

00366



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología  
Universidad Nacional Autónoma de México



U N A M

**“Simulación de la distribución vertical de huevos de  
*Maurolicus muelleri*”**

**T E S I S**

Que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias  
(Biología Marina)**

p r e s e n t a

**JUANA BAUTISTA HERNÁNDEZ**

**DIRECTORES DE TESIS: DRA. MARÍA ADELA MONREAL GÓMEZ  
DR. VIRGILIO ARENAS FUENTES**

**COMITÉ TUTORAL: DR. MANUEL GALLARDO CABELLO  
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA  
DR. DAVID ALBERTO SALAS DE LEÓN**

México, D. F. 2001

299466



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## DEDICATORIA

*Ésto es por y para ustedes querida familia*

*A MIS PADRES:*

*Petra y Tiburcio*

*A esas dos personas que han hecho de mi lo que soy, a pesar de que no vivamos juntos y a veces pase mucho tiempo sin verlos, siempre los tengo presentes en mi pensamiento y corazón en donde quiera que yo ando. Gracias a ustedes he aprendido a valorar muchas cosas, la principal de ellas es el amor y la unión familiar. Gracias por la confianza que han depositado en mi, ojala y algún día pueda recompensar todos los sacrificios y esfuerzos que han hecho por mi. Saben hay momentos en que creo ya no poder más, la verdad es que me hacen mucha falta.*

*A MIS HERMANOS:*

*Evo, Efi, Chilín, Vicky, Tela (flaca), Javi, Gari y a mis tres cuñados que son como mis hermanos: Pila, Toño y Marus.*

*Gracias por todos esos momentos que compartimos siempre que estamos juntos. Saben en la vida hay momentos tristes, de angustia, pero también momentos muy felices en los cuales he deseado y deseo compartirlos con ustedes. Hoy es uno de ellos. Gracias por su comprensión amor y confianza.*

*A MIS SOBRINOS:*

*Titan, Yaquí, Mimiam, Yami y el más bebesito –Pechu (Omar)-.*

*A ustedes, aunque son muy pequeños y todavía no saben de lo que se trata ésto. Gracias por permitirme gozar de sus sonrisas tiernas y delicadas. Espero que me recuerden siempre como su tía Jamish ó Manis.*

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar quiero expresar mi más grato agradecimiento a mis directores de tesis los Dres. María Adela Monreal Gómez y Virgilio Arenas Fuentes por el tiempo dedicado en la elaboración de este trabajo, por su gran paciencia y consejos académicos, sobre todo por su gran sencillez. Sin dejar fuera de este párrafo al Dr. David Alberto Salas de León, quien me resolvió gran parte de los problemas que se presentaron durante el desarrollo de este trabajo, ya que siempre estuvo presente.

A los Dres. Manuel Gallardo Cabello y Xavier Chiappa Carrara por formar parte del jurado, por su gran interés, dedicación y valiosas aportaciones en el desarrollo del presente trabajo.

Este agradecimiento en particular es para la Dra. Adela Monreal Gómez, quien siempre me ha brindado su apoyo y valiosa amistad y a quien admiro como investigadora, estimo como persona y aprecio por ser como es.

Al Dr. David Alberto Salas de León quien participa de las características deseables de un investigador, y a quien admiro y estimo también como persona sencilla que es y sobre todo por su gran amistad brindada. Muchas gracias Dr. David.

A Kari porque somos como las hermanitas reigual. Gracias porque siempre has estado dispuesta a escucharme, porque hemos llorado y reído juntas, porque hemos salido adelante una apoyándose en la otra. A ti Nica por el tiempo que compartimos cuando estuviste aquí en México. Gracias por de flacas. A ti Marco porque eres una persona superespecial. A ti Claudia por esos consejos y apoyo moral que ya ves que lo necesito y mucho. A Ali, Diana, Yeini, y Elia por ser muy buenas amigas.

A mis compañeros del Laboratorio de Oceanografía Física, quienes hacen muy agradable el trabajo en el laboratorio: Miguel (cachimiro), Ikebana, Jovanna, Habacuc, Aldeco, Ana Ligia, Chucho y Angeles.

A Nachito, quien además de ser un gran amigo me apoyó mucho para rescatar información casi pérdida, en general en todo el soporte técnico.

A Jorge Arturo Castro Sánchez por su gran trabajo y apoyo brindado en la digitalización de los datos físicos.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, por la formación académica que he adquirido.

A la señora Teresita y el señor Jesús, y a mis vecinitos Rosy, Paco, Pablito y Vicky por hacer del lugar donde vivo un ambiente muy agradable.

**Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado ya que sin su apoyo económico este trabajo no hubiese sido posible.**

**Al Proyecto Procesos Oceánicos y Mecanismos de Producción Biológica en el Sur del Golfo de México ICMYL-CONACyT por el apoyo recibido.**

---

## RESUMEN

En este estudio se desarrolló un modelo numérico general de advección-difusión para simular la distribución vertical de huevecillos planctónicos de peces, aplicado a *Maurolicus muelleri* en la región de Cabo Columbine en la zona oceánica, frente de surgencia y zona de surgencia costera. La distribución vertical de huevecillos de peces está determinada por la interacción entre las propiedades fisiológicas de estos y las características físicas de la columna de agua. Para simular dicha distribución vertical es necesario contar con la hidrografía de la región, con información sobre el tamaño y la densidad de los huevecillos de la especie de interés, así como con mediciones de la concentración de estos huevecillos en la columna de agua. La capa de desove se consideró utilizando dos condiciones iniciales; una función unimodal y una escalonada. El modelo simuló satisfactoriamente la distribución vertical de los huevecillos de *M. muelleri* en la región de aplicación. Los resultados permiten concluir que en las estaciones oceánicas el desove puede ocurrir en la capa de la termoclina y abajo de ella, en tanto que en la zona frontal y en la zona de surgencia costera el desove se lleva a cabo básicamente debajo de la termoclina. El desove en la zona oceánica ocurre en una capa de mayor espesor y a mayor profundidad con respecto a la zona frontal. La función escalonada describe mejor la región de desove en la zona oceánica, mientras que en la zona frontal la función unimodal es más adecuada como condición inicial. Excepto en la región oceánica, la solución numérica que mejor describe las concentraciones observadas fue la obtenida alrededor de 6 horas. El tiempo que toma el modelo en alcanzar la distribución observada depende principalmente de la profundidad y espesor de la capa de desove y de la turbulencia. La distribución vertical de estos huevecillos, en la zona oceánica es determinada por la difusión inducida por el viento. En las dos zonas restantes tanto la difusión como la advección vertical son determinantes en el perfil de concentraciones.

---

## ÍNDICE

<b>CAPÍTULO I</b>	
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>CAPÍTULO II</b>	
<b>MÉTODOS</b> .....	4
II.1 MODELO DE ADVECCIÓN-DIFUSIÓN .....	4
II.1.1 Coeficiente de difusión turbulenta vertical .....	6
II.1.2 Velocidad terminal .....	7
II.2 ESQUEMA NUMÉRICO .....	8
II.2.1 Condición de estabilidad .....	8
II.3 APLICACIÓN DEL MODELO .....	9
II.3.1 Condiciones iniciales y de frontera .....	15
II.3.2 Supuestos del modelo .....	17
II.3.3 Mínimos cuadrados .....	18
<b>CAPÍTULO III</b>	
<b>RESULTADOS</b> .....	19
III.1 REGIÓN OCEÁNICA .....	19
III.2 REGIÓN FRONTAL .....	25
III.3 REGIÓN DE SURGENCIA COSTERA .....	33
III.4 ESPESOR DE LA TERMOCLINA Y CAPA DE DESOVE .....	35
<b>CAPÍTULO IV</b>	
<b>DISCUSIÓN</b> .....	36
IV.1 SENSIBILIDAD DEL MODELO .....	36
IV.2 DISTRIBUCIÓN DE HUEVECILLOS EN LA REGIÓN DE APLICACIÓN DEL MODELO .....	37
IV.3 TERMOCLINA Y CAPA DE DESOVE .....	43
IV.3.1 Termoclina .....	43
IV.3.2 Capa de desove .....	43
IV.3.2.1 Función unimodal .....	43
IV.3.2.2 Función escalonada .....	45
IV.3.3 Relación entre la termoclina y la capa de desove .....	45
IV.4 MEJOR SOLUCIÓN NUMÉRICA .....	47
IV.4.1 Función unimodal .....	47
IV.4.2 Función escalonada .....	47
IV.5 TEMPERATURA DE MÁXIMA CONCENTRACIÓN DE HUEVECILLOS .....	49
IV.6 INFLUENCIA DE LA TURBULENCIA .....	51
<b>CONCLUSIONES</b> .....	54
<b>REFERENCIAS</b> .....	56

---

## CAPÍTULO I

### INTRODUCCIÓN

La distribución vertical de los huevos de peces está determinada por la interacción entre las propiedades fisiológicas de los huevos y las características físicas de la columna de agua (Sundby, 1983; Cambalik *et al.*, 1998). En particular, esta distribución es una consecuencia de la gravedad específica del huevo relacionada con la densidad del agua marina (John y Kloppmann, 1993).

La densidad de los huevos de peces varía ontogenéticamente, es decir varía según su desarrollo embrionario (Page *et al.*, 1989), mientras que su flotabilidad está relacionada con las condiciones hidrográficas y se define como la diferencia entre la densidad del agua marina y la densidad del huevo (Sundby, 1983; Cambalik *et al.*, 1998).

No todos los huevos de peces tienen la misma distribución, huevos de la misma especie tienen diferente distribución vertical en diferentes masas de agua (John y Kloppmann, 1993), así como también huevos de diferentes especies tienen diferente distribución vertical en la misma masa de agua (Westgard, 1989). Las diferentes distribuciones verticales son originadas por las propiedades de los huevos, tales como su diámetro y flotabilidad, así como por las características ambientales, corrientes y mezcla (Sundby, 1983). Por lo anterior, al simular o analizar la distribución de huevos de peces es necesario contar con la hidrografía de la región, con información sobre el tamaño y la densidad de los huevecillos de la especie, así como con mediciones de la concentración de estos huevecillos en la columna de agua.

---

El principal interés de este estudio es desarrollar un modelo numérico de advección-difusión para simular la distribución vertical de huevecillos planctónicos de peces y aplicarlo a *Maurolicus muelleri* en la región de Cape Columbine.

Dado que se trata de un modelo general, éste puede ser aplicado a otras regiones geográfica y a huevecillos de otras especies, teniendo en cuenta su forma, y sin perder de vista que para correr el modelo es necesario contar con datos de buena calidad tanto físicos como biológicos y tener un conocimiento de la biología de la especie en estudio. Este modelo representaría la base para realizar estudios posteriores de este tipo, además, de permitirnos diseñar estrategias de muestreos de huevos planctónicos de peces.

*M. muelleri* es una especie mesopelágica y pseudo-oceánica (Merrett, 1986) con desove múltiple o serial a lo largo de todo el año. Se distribuye en los océanos Pacífico y Atlántico, Mar Mediterráneo y Golfo de México. Existen altas concentraciones de huevos y larvas de esta especie en el talud continental (Flores-Coto y Ordoñez-López, 1991) y sus estadios constituyen un eslabón muy importante en la cadena alimenticia (Payne *et al.*, 1987). Su contribución económica es indirecta, ya que forma parte del alimento de peces con valor comercial (Armstrong y Prosch, 1991). Su gran biomasa y conducta gregaria sugieren una pesquería potencial en ciertas áreas (Boehlert *et al.*, 1994).

A partir de una recopilación de datos de *Maurolicus muelleri* en diferentes partes del mundo John y Kloppmann (1993) observaron gran variabilidad en la distribución vertical de huevecillos, los cuales se distribuyen desde los 20 hasta los 500 m de profundidad. Shelton (1979) al estudiar la distribución de huevos de esta especie observó que el máximo se encuentra en un intervalo de temperatura de 7.6 a 16.6 ° C.

Dentro de las características hidrográficas que influyen en la distribución vertical de los huevos se encuentran la temperatura, la salinidad y la densidad. Cuando la salinidad

---

es muy baja, los huevos de *Maurolicus muelleri* desarrollan una estrategia adaptativa, la cual consiste en reducir su gravedad específica vía un gran espacio perivitelino, evitando así su hundimiento (Hohendorf, 1968). En aguas con salinidades bajas, tales como las del hemisferio sur o las del Japón, los huevos están adaptados a esta condición. Aparentemente no existe una adaptación similar a densidades por arriba del promedio, tal es el caso del Mar Mediterráneo, en donde los huevos de *M. muelleri* tienen una distribución muy somera (John y Kloppmann, 1993).

Los modelos de advección-difusión son utilizados en diversas disciplinas científicas con diferentes enfoques. Entre los cuales está el estimar la mezcla vertical en la superficie del océano, basándose en la distribución de sustancias químicas como clorofluorocarbonos (Matear y Wong, 1997); en estudios de procesos de difusión de giros en el océano utilizando trazadores; para calcular el tiempo de residencia de larvas (De Young *et al.*, 1994), y en general de cualquier constituyente (Buffoni y Cappelletti, 1996). Otra de las aplicaciones de estos modelos es para simular la distribución vertical de huevos, la cual es importante debido a que la distribución influye en el éxito del reclutamiento (Cushing, 1982); y permite realizar estimaciones de stock pesquero disponible (Weiss *et al.*, 1988; Armstrong y Prosch, 1991). Los modelos pueden ser aplicados para estimar la zona de desove de alguna especie y determinar patrones de movimiento.

**El Objetivo General** de este trabajo es desarrollar un modelo numérico de advección-difusión para componentes conservativos en la capa superficial del mar.

**El Objetivo Particular** es analizar el efecto advectivo y difusivo en la distribución vertical de huevecillos de *Maurolicus muelleri*.

---

## CAPÍTULO II

### MÉTODOS

El modelo numérico de advección-difusión es desarrollado para simular la distribución vertical de huevecillos de peces. En este trabajo se aplica a la distribución vertical de huevecillos de *Maurolicus muelleri* en una región influenciada por el fenómeno de surgencias. Este modelo relaciona las características biológicas de los huevecillos, las concentraciones de éstos a diferentes niveles en la columna de agua con los parámetros físicos de la región.

#### II.1 MODELO DE ADVECCIÓN-DIFUSIÓN

La concentración de huevos de *M. muelleri* a lo largo de la columna de agua puede ser simulada usando el modelo de advección-difusión vertical (Page *et al.*, 1989), como una función de la profundidad ( $z$ ) y del tiempo ( $t$ ) (Westgard, 1989):

$$\frac{\partial}{\partial t} [c(z,t)] = \frac{\partial}{\partial z} [w(z)c(z,t)] + \frac{\partial}{\partial z} \left\{ K(z) \frac{\partial}{\partial z} [c(z,t)] \right\} \quad (1)$$

donde:

$c(z,t)$  es la concentración de huevos.

$w(z)$  es la velocidad vertical (o terminal) de los huevos.

$K(z)$  es el coeficiente de difusión turbulenta vertical.

$z$  es la coordenada vertical, positiva hacia donde se incrementa la profundidad.

$t$  es el tiempo.

El viento crea turbulencia oceánica que influye en la distribución vertical de la concentración de huevos. La velocidad terminal del huevo depende del diámetro, de la viscosidad cinemática molecular en la columna de agua y de la flotabilidad. La temperatura ( $T$ ), la salinidad ( $S$ ) y la presión ( $P$ ) en la columna de agua son los determinantes de la densidad del agua ( $\rho_w$ ) y por lo tanto influye en la flotabilidad ( $b$ ) (Fig. II.1).

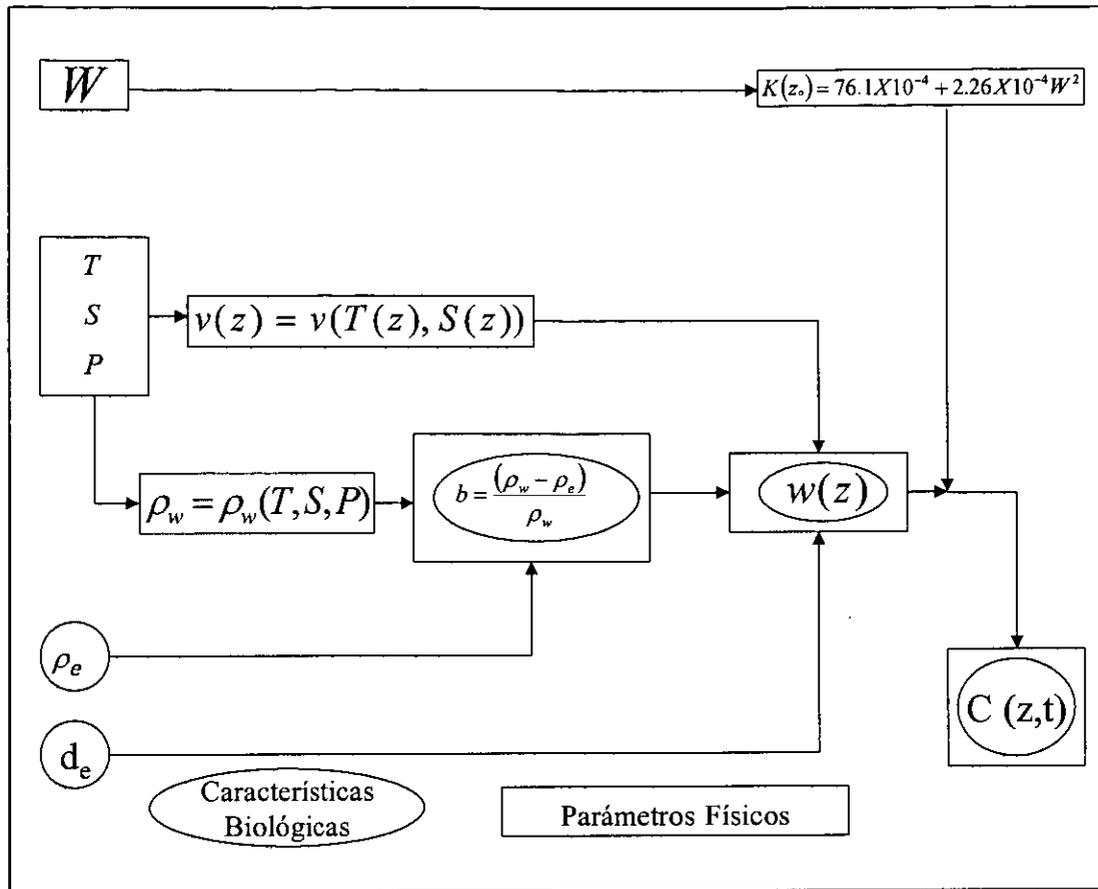


Figura II.1 Diagrama de flujo de la relación entre los parámetros físicos y los biológicos.

Donde:

$W$  es la rapidez del viento

$v(z)$  es la viscosidad cinemática molecular

$b$  es un parámetro sin dimensiones que depende de la diferencia de densidad entre el agua marina  $\rho_w$  y la densidad del huevo  $\rho_e$

$d_e$  es el diámetro del huevo

---

### II.1.1 Coeficiente de difusión turbulenta vertical

La turbulencia representada por el coeficiente de difusión turbulenta es una función de la profundidad y es uno de los procesos más importantes que influyen en la distribución vertical de los huevos de peces. Como se mencionó anteriormente, el viento produce turbulencia en la capa superficial y crea una disminución de la estratificación vertical (Kullenberg, 1976; Nihoul, 1982; Gargett, 1984). El valor de este coeficiente es mayor en la capa superficial debido al esfuerzo del viento, decrece hasta un mínimo en la pycnoclina debido a la estratificación y se incrementa insignificamente en el fondo debido a la fricción. Kullenberg (1971) y Gargett (1984) estimaron la magnitud de este coeficiente en zonas someras y en sistemas estratificados, respectivamente. Sundby (1983) y Thorpe (1984) calcularon los valores de este coeficiente en la capa de mezcla usando diferentes métodos. Sundby (1991) basándose en estudios previos, concluyó que en general el coeficiente de difusión turbulenta vertical varía de  $10^{-3} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$  a  $10^3 \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ , dependiendo de la profundidad, velocidad del viento, estratificación, energía de la marea y fricción del fondo.

En este estudio se consideraron dos perfiles verticales de difusión turbulenta. En el primer caso, se usó la relación obtenida por Sundby (1983), en el cual el coeficiente de difusión en la capa superficial es calculado como una función cuadrática de la rapidez del viento. El coeficiente en la capa superficial cuando la velocidad del viento ( $W$ ) es menor a  $13 \text{ m s}^{-1}$  puede ser calculado en mks mediante la siguiente ecuación:

$$K(z_0) = 76.1 \times 10^{-4} + 2.26 \times 10^{-4} W^2 \quad (2)$$

---

Este coeficiente se estableció hasta la profundidad a la cual inicia la termoclina, por debajo de ella se considera como una décima parte del valor de  $K(z_0)$ . En el segundo caso, se tomó en cuenta la picnoclina debido a que generalmente, en aguas estratificadas, la turbulencia vertical puede ser parcialmente inhibida, reduciendo la magnitud del coeficiente de difusión turbulenta debido a que hay una dependencia inversa entre  $K$  y  $\partial\rho/\partial z$  (Gargett, 1984). Este caso fue aplicado sólo en regiones donde la termoclina o picnoclina está bien definida.

### II.1.2 Velocidad terminal

La velocidad vertical de los huevos depende no únicamente de su diámetro y flotabilidad. También depende inversamente de la viscosidad cinemática molecular de la columna de agua, la cual es una función de la temperatura y de la salinidad. La velocidad terminal  $w(z)$  se obtiene usando alguna de las siguientes dos ecuaciones, la ecuación de Stokes (e.g. Streeter, 1961):

$$w(z) = \frac{1}{18} \frac{gd_e^2}{\nu(z)} b \quad (3)$$

ó la ecuación de Dallavalle (e.g. Sundby, 1983):

$$w(z) = \frac{19}{\nu(z)^{1/3}} [d_e - 0.4D(z)] b_1^{2/3} \frac{b}{|b|} \quad (4)$$

donde:

$$b = \frac{(\rho_w - \rho_e)}{\rho_w} \quad (5)$$

$$D(z) = \left[ \frac{9}{gb} \right]^{1/3} \nu(z)^{2/3} \quad (6)$$

---

$g$  es la aceleración debida a la gravedad

$D(z)$  es el límite superior del diámetro del huevo, para el cual se aplica la ecuación de Stokes (Ec. 3). Si  $d_e \leq D(z)$  entonces se usa (Ec. 3), y (Ec. 4) si  $d_e > D(z)$ .

Ambas ecuaciones se expresan en cgs. La ecuación de Stokes es la más utilizada para la mayoría de los huevos pelágicos (Sundby, 1983).

## II.2 ESQUEMA NUMÉRICO

La ecuación diferencial parcial unidimensional de advección-difusión en forma conservativa se resolvió numéricamente, usando diferencias finitas adelantadas en el tiempo y centradas en el espacio; este método es conocido en inglés como FTCS: Forward-Time Centered-Space (Roache, 1985):

$$\begin{aligned} C_k^{n+1} = & C_k^n \left[ 1 - \frac{2\Delta t K_k}{\Delta z^2} + \frac{\Delta t}{2\Delta z} (w_{k+1} - w_{k-1}) \right] \\ & + C_{k+1}^n \left[ \frac{\Delta t w_k}{2\Delta z} + \frac{\Delta t K_k}{2\Delta z^2} + \frac{\Delta t}{4\Delta z^2} (K_{k+1} - K_{k-1}) \right] \\ & + C_{k-1}^n \left[ -\frac{\Delta t w_k}{2\Delta z} + \frac{\Delta t K_k}{\Delta z^2} + \frac{\Delta t}{4\Delta z^2} (K_{k+1} - K_{k-1}) \right] \end{aligned} \quad (7)$$

Mediante este esquema numérico se calcula la concentración de huevecillos  $C_k^{n+1}$  a la profundidad  $k$  de la columna de agua, para el tiempo  $n+1$ , a partir de la concentración en el tiempo anterior  $n$  en los niveles  $k-1$ ,  $k$ ,  $k+1$ .

### II.2.1 Condición de estabilidad

Para que la solución numérica, conocida como solución aproximada de una ecuación diferencial, sea aceptada debe tender hacia la solución exacta de dicha ecuación diferencial. Por lo que es necesario que el esquema numérico sea consistente, estable y convergente.

---

De la misma forma en que la ecuación diferencial de advección-difusión (Ec. 1) se aproxima en diferencias finitas utilizando desarrollos en series de Taylor mediante el método FTCS; la ecuación en diferencias (Ec. 7) se escribe en función de derivadas parciales, por medio de un desarrollo en cada uno de los términos. En este caso cuando  $\Delta t \rightarrow 0$  y  $\Delta z \rightarrow 0$ , la ecuación 7 coincide con la ecuación diferencial, lo que prueba que el esquema numérico es consistente.

Un esquema numérico es estable, si el error de truncación tiende a cero, cuando  $\Delta t \rightarrow 0$  y  $\Delta z \rightarrow 0$ . Para que el esquema numérico (Ec. 7) sea estable se requiere de un cierto valor para el intervalo de integración en el tiempo ( $\Delta t$ ). Esta condición establece que el intervalo de integración temporal depende de los valores establecidos por el intervalo de integración espacial ( $\Delta z$ ), por la velocidad terminal y el coeficiente de difusión turbulenta vertical (Roache, 1985).

$$\Delta t \leq \frac{2}{\left(2K/\Delta z^2\right) + \frac{w}{\Delta z}} \quad (8)$$

Finalmente, según el teorema de Lax, cuando un esquema es consistente y estable entonces es convergente. En la integración numérica, se utilizó un intervalo de integración temporal y uno espacial de 10 s y 1 m, respectivamente, con lo que se cumple con la condición establecida en la ecuación 8.

### II.3 APLICACIÓN DEL MODELO

Para aplicar el modelo numérico y probar su validez es necesario contar con datos de parámetros físicos y biológicos de buena calidad. Por esta razón se eligió simular la distribución vertical de huevos de la especie *Maurolicus muelleri* en la región de Cabo

---

Columbine al Sur de la Corriente de Benguela (Fig. II.2) debido a que en la literatura se encontraron datos disponibles para el modelo.

En dicha región se realizaron mediciones de parámetros físicos midiéndolos repetidamente durante 6 días en diciembre de 1984 (Armstrong *et al.*, 1987). La concentración de huevos de *Maurolicus muelleri* en estratos predeterminados se obtuvo realizando arrastres oblicuos con redes de apertura-cierre en el último día del muestreo, el cual fue continuo a lo largo de un transecto perpendicular a la costa (John y Kloppmann, 1993). En este trabajo, en particular se consideraron 3 zonas denominadas: zona oceánica, la cual no tiene influencia de la surgencia (estaciones 10, 9 y 8), frente de surgencia (7, 6, 5 y 4) y zona de surgencia costera (estación 3).

La velocidad promedio del viento durante las mediciones fue de  $6.7 \text{ m s}^{-1}$ , la cual se consideró uniforme para todas las estaciones. Los datos de temperatura, salinidad y densidad del agua en cada una de las estaciones, fueron interpolados a partir de las secciones transversales publicadas (Fig. II.3). No obstante que no se usaron las estaciones 1 y 2 en el modelo, se conservó la nomenclatura para que los resultados fueran comparables con los datos originales.

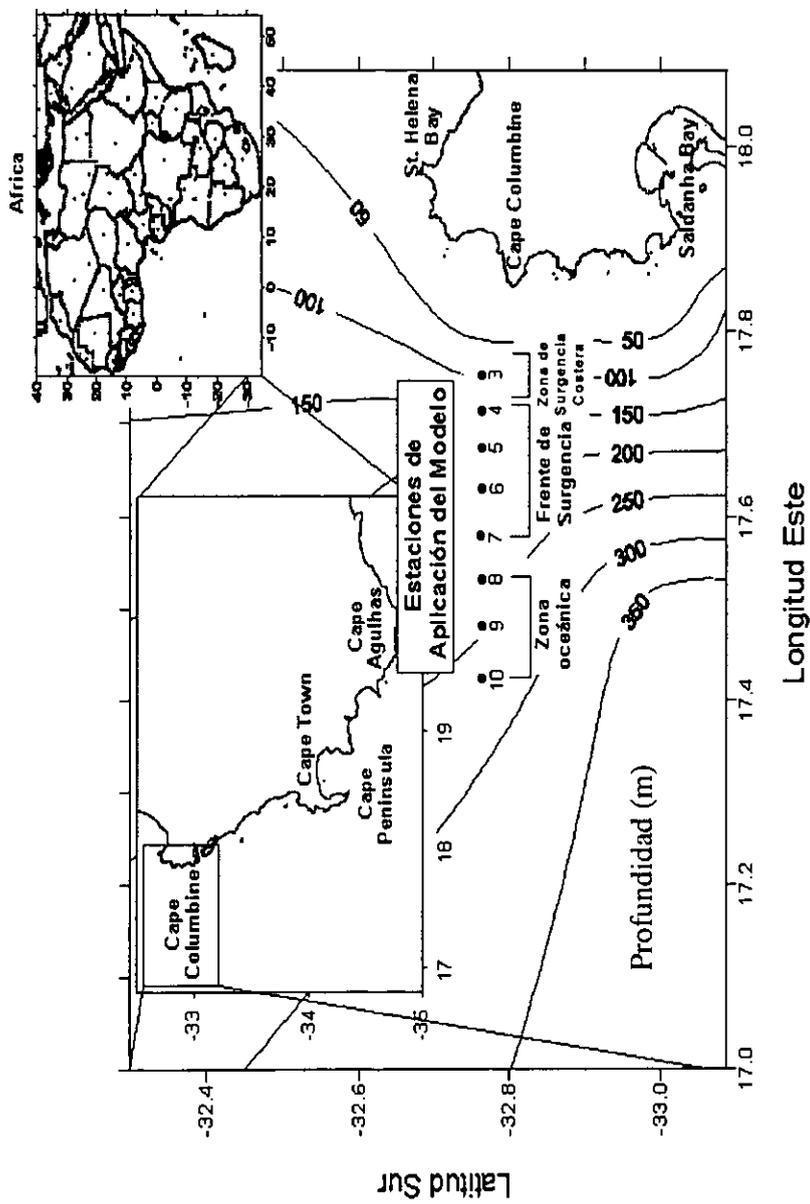


Figura II.2. Ubicación de Cabo Columbine, área de aplicación del modelo de advección-difusión en la distribución vertical de huevecillos de *Maurolicus muelleri*. (Modificado de Armstrong *et al.*, 1987).

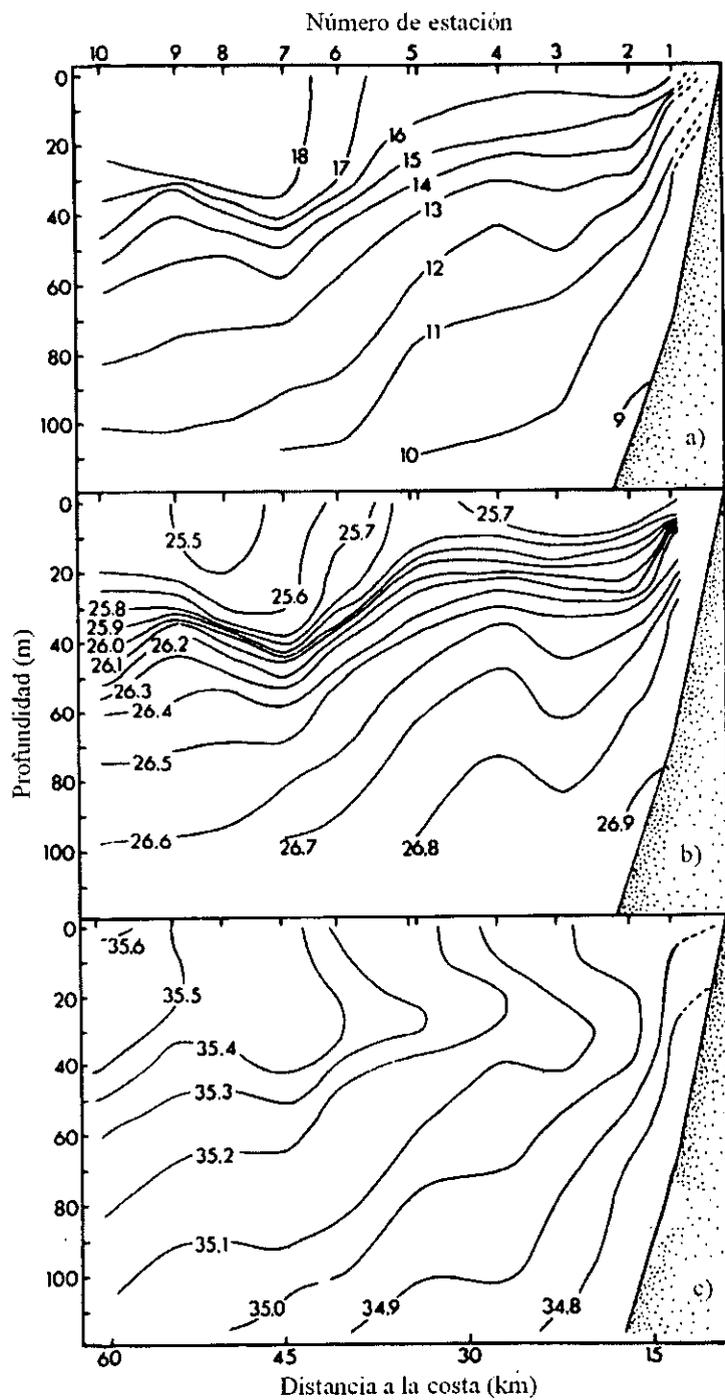


Figura II.3. Sección transversal de: a) temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), b) densidad y c) salinidad del 12 de diciembre de 1984, (modificada de Armstrong *et al.*, 1987).

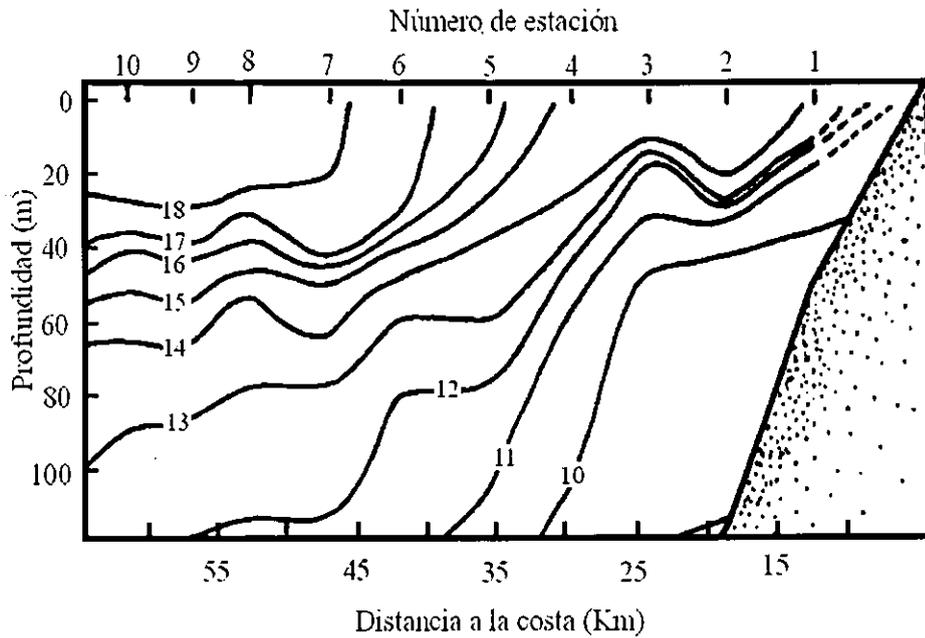


Figura II.4. Sección transversal de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) del 6 de diciembre de 1984, (modificada de Armstrong *et al.*, 1987).

La velocidad vertical del agua en cada estación, se estimó a partir de la evolución de las isotermas a lo largo de los 6 días de muestreo (Figs. II.3 y II. 4)

La concentración de huevecillos se estimó a partir de arrastres realizados en 3 estratos de diferentes espesores para cada estación. Para fines del modelo, la concentración se colocó en la parte central de cada estrato. La concentración total por estación se obtuvo sumando la concentración de cada estrato (Tabla I).

Tabla I. Concentración de huevecillos de *Maurolicus muelleri* en la parte media de cada estrato.

Estación	Estratos de muestreo (m)	Profundidad (m)	Concentración (huevecillos/100m <sup>3</sup> )	Concentración total (huevecillos/100m <sup>3</sup> )
3	0-42	21	215	343
	42-62	52	122	
	62-104	83	6	
4	0-42	21	164	201
	42-83	62	33	
	83-120	102	4	
5	0-42	21	143	253
	42-62	52	110	
	62-104	83	0	
6	0-31	16	84	90
	31-52	42	5	
	52-102	77	1	
7	0-42	21	23	35
	42-73	57	12	
	73-104	89	0	
8	0-42	21	2	7
	42-83	62	5	
	83-124	104	0	
9	0-42	21	4	32
	42-83	62	26	
	83-124	104	2	
10	0-40	20	18	167
	40-60	50	149	
	60-100	80	0	

La densidad de equilibrio de los huevos de *M. muelleri* para diferentes regiones geográficas ha sido reportada con valores entre 1.02560 a 1.02920 g cm<sup>-3</sup> (John y Kloppmann, 1993). Con diámetros promedio del huevo igual a 1.5 mm y densidad de equilibrio de 1.0263 gcm<sup>-3</sup> (John y Kloppmann, 1993) los cuales fueron considerados constantes para todas las estaciones.

Para las estaciones oceánicas, en las cuales no hay influencia de la surgencia se aplicó el modelo de difusión. Para el resto de las estaciones además de la difusión, se

---

incluyó la advección vertical que es otro proceso que influye en la distribución vertical de huevos. Por lo cual a la ecuación de difusión se le añadió el término advectivo, es decir, considerando la velocidad de ascenso del agua.

### II.3.1 Condiciones iniciales y de frontera

Como condiciones iniciales del modelo se impuso la concentración total de huevecillos en una capa, que en términos biológicos es la capa de desove a partir de la cual se empiezan a distribuir los huevecillos. Shelton y Davies (1979) mencionan que en una región al sur llamada Cape Península (Fig. II. 2), ésta especie desova justo abajo de la termoclina. Por lo que en este estudio fue necesario obtener la profundidad a la cual se encontraba la termoclina en cada estación durante los arrastres.

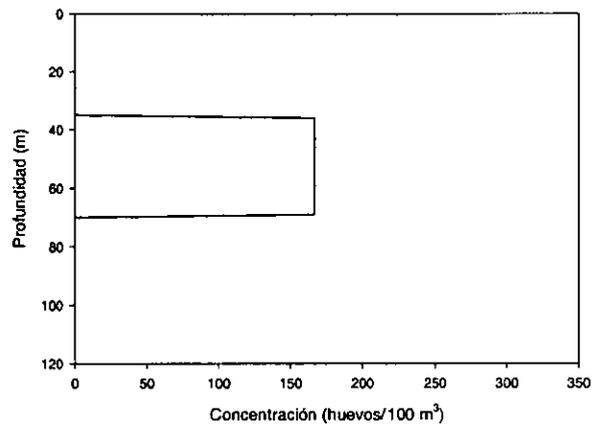
El espesor de la capa, como condición inicial por estación que mejor resultados dió, se estableció haciendo diferentes experimentos numéricos, en los cuales se usaron diferentes espesores, con el supuesto de que esta especie desova por debajo de la termoclina y analizando la solución que mejor reprodujo las observaciones.

Se consideraron dos condiciones iniciales para la distribución vertical de los huevecillos. Una función unimodal, que biológicamente supone que todos los organismos de la especie *Maurolicus muelleri* desovan masivamente en una sola capa (Fig. II. 5a) y una función escalonada que considera que el desove se lleva a cabo en una capa de máximo desove y dos capas adyacentes en las que el desove es menor (Fig. II. 5b), en todos los casos se conservó el área bajo la curva, de tal manera que el total de huevecillos utilizado en las dos funciones en cada una de las estaciones siempre fue igual. La función escalonada se estructuró a partir de la función unimodal, se tomó la segunda mitad del área bajo la función unimodal, dividida de acuerdo a una concentración uniforme, y se tomó el 30 % del

---

espesor en su parte superior e inferior, para después sumar esta área resultante al extremo de la capa central, pasando de esta manera a constituir la capa de máximo desove.

a)



b)

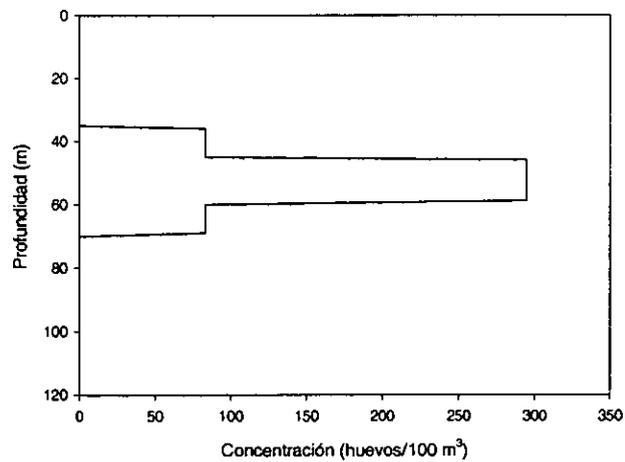


Figura II.5. Ejemplificación de las condiciones iniciales del modelo numérico de advección-difusión usando dos funciones: a) unimodal y b) escalonada.

---

Como condiciones de frontera las concentraciones de huevecillos en la superficie  $c(0,t)$  y en el fondo  $c(H,t)$  son nulas.

### II.3.2 Supuestos del modelo

Durante la fase de huevecillo la distribución vertical de las propiedades físicas tales como salinidad, temperatura, densidad, viscosidad cinemática molecular del agua, coeficiente de viscosidad turbulenta, así como la velocidad terminal de los huevecillos son estacionarias, es decir;  $S \neq S(t)$ ,  $T \neq T(t)$ ,  $\rho \neq \rho(t)$ ,  $v \neq v(t)$ ,  $K \neq K(t)$ , y  $w \neq w(t)$ .

En lo que se refiere a datos biológicos, el modelo supone que los organismos desovan simultáneamente produciendo una capa uniforme (función unimodal), o bien una capa que comprende el máximo desove y dos capas adyacentes a ésta, en donde se supone que se encuentra una menor cantidad de huevos desovados (función escalonada). El tiempo de eclosión es aproximadamente de 48 horas.

No existe mortalidad, por lo que el número de huevecillos en cada estación se mantiene constante. Otras de las características biológicas que también se mantienen constantes es el diámetro promedio de los huevecillos, así como su densidad de equilibrio, entendida ésta como la densidad de los huevecillos que se asume igual a la densidad del agua marina circundante.

Bajo la termoclina el coeficiente de difusión turbulenta es considerado como un décimo de su valor en la capa superficial.

El efecto de la advección sólo es incluido en las estaciones (7, 6, 5, 4 y 3) donde el ascenso de las isotermas es importante durante los días de observación.

---

### II.3.3 Mínimos cuadrados

En la simulación de la distribución vertical de huevos se utilizaron Mínimos Cuadrados, los cuales consideran que la mejor aproximación es aquella en cual la sumatoria de las diferencias entre las concentraciones observadas y las simuladas al cuadrado es mínima.

$$\sum_{i=1}^N (C_{i0} - C_{is})^2 = \text{Mínimo} \quad (9)$$

donde:  $C_{i0}$  y  $C_{is}$ , son las i-esimas concentraciones observadas y simuladas, respectivamente.

No existe información sobre el tiempo que permanece *Maurolicus muelleri* en estadio de huevo, sin embargo, Richards y Vásquez-Yeomans (1996) mencionan que en general, para la mayoría de los peces, los tiempos de incubación, de la fecundación a la eclosión, son menores a 48 horas. Por lo que en este trabajo se tomó en cuenta ese dato para la especie en estudio, ésto es importante ya que si las concentraciones simuladas para cada una de las estaciones llegan a la mejor solución en un tiempo mayor a 48 horas, entonces el modelo no estaría respetando las características biológicas necesarias en la simulación.

---

## CAPÍTULO III

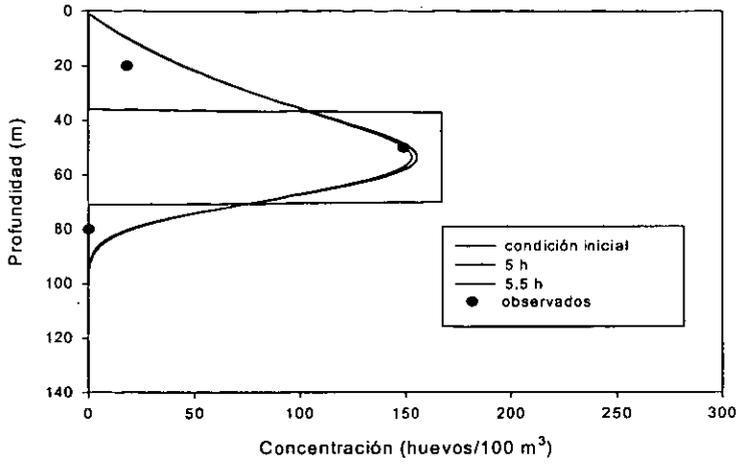
### RESULTADOS

#### III.1 REGIÓN OCEÁNICA

En la zona más alejada de la costa, estación 10, se analizó una capa de 100 m de profundidad, en la cual John y Kloppman (1993) realizaron arrastres para cada uno de los 3 estratos establecidos, los cuales en esta estación fueron de 0-40, 40-60 y de 60-100 m de profundidad. Las concentraciones reportadas para dichos estratos son 18, 149 y 0 huevecillos/100 m<sup>3</sup>, respectivamente. Para fines del modelo estas concentraciones se colocaron a 20, 50 y 80 m de profundidad correspondientes a la parte central de cada estrato. En total se impuso una concentración de 167 huevecillos/100 m<sup>3</sup>. En esta estación la termoclina se extendió desde los 37 m hasta los 62 m de profundidad. La simulación de la concentración de huevecillos, utilizando una función unimodal como condición inicial, se ajustó mejor cuando se impuso como condición inicial una capa con espesor de 33 m, cuya profundidad se extiende a partir de donde comienza la termoclina (a los 37 m) y termina hasta los 70 m. El mejor ajuste a los datos observados se obtuvo a las 5.5 h (Fig. III.1a).

En la simulación de la distribución vertical de huevecillos utilizando como condición inicial una función escalonada, se considera una capa de 13 m de espesor con una concentración de 295 huevos/100 m<sup>3</sup>, la cual se extiende desde los 47 hasta los 60 m de profundidad, a ambos lados de dicha capa se encuentran otras capas con espesores de 10 m y concentraciones de 83 huevos/100 m<sup>3</sup>, las cuales comprenden respectivamente los intervalos de profundidad de 37 a 47 y de 60 a 70 m. La mejor solución para los datos observados fue a las 6.3 h (Fig. III.1b).

a)



b)

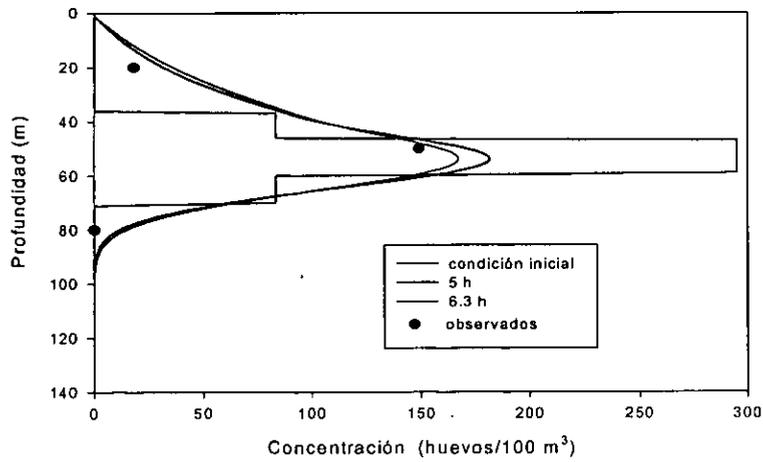


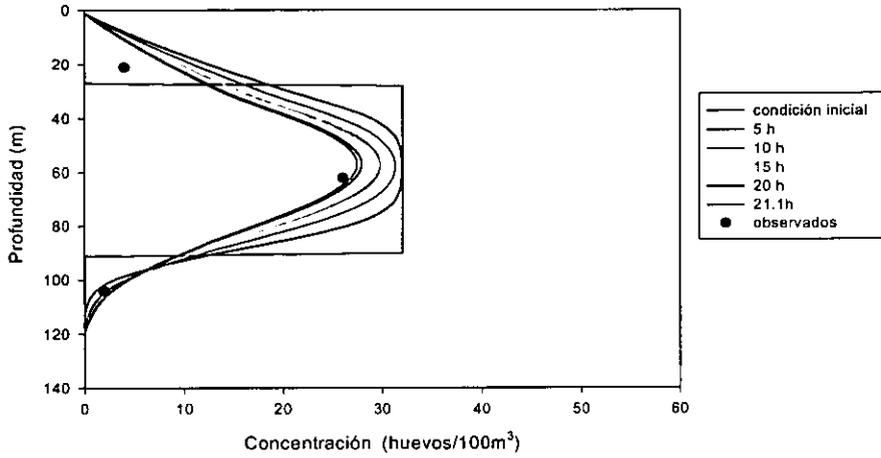
Figura III.1. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 10, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

---

Para la estación 9 se analizó una capa de 124 m de profundidad, cuyos estratos van de 0 a 42, de 42 a 83 y 83 a 124 m, con concentraciones de 4, 26 y 2 huevos/100 m<sup>3</sup>, respectivamente, situadas a 21, 62 y 104 m de profundidad en los estratos correspondientes. Para esta estación se obtuvo una concentración total de 32 huevos/100 m<sup>3</sup>. En este caso la termoclina se ubicó en las profundidades de 28 a 33 m. Para la función unimodal la mejor simulación de la concentración de huevecillos en la vertical fue estableciendo como condiciones iniciales una capa de espesor de 62 m, la cual se extiende desde los 28 hasta los 90 m, obteniendo de esta manera el mejor ajuste con los datos observados a las 21.1 h (Fig. III.2a).

Al realizar el experimento numérico para esta estación, utilizando una función escalonada como condición inicial se consideró una capa de máxima concentración de huevos cuya concentración y espesor fue de 56 huevos/100 m<sup>3</sup> y 25 m respectivamente, dicha capa se extiende de los 47 m hasta los 71 m de profundidad. A cada lado se situó otra capa con concentraciones de 16 huevos/100 m<sup>3</sup> y espesor de 19 m. El mejor ajuste a los datos de concentración observados se dió a las 26.6 h (Fig. III.2b).

a)



b)

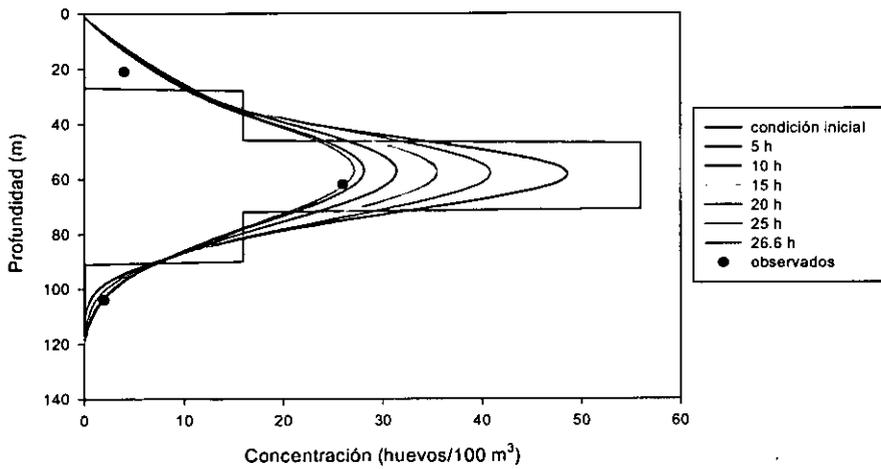


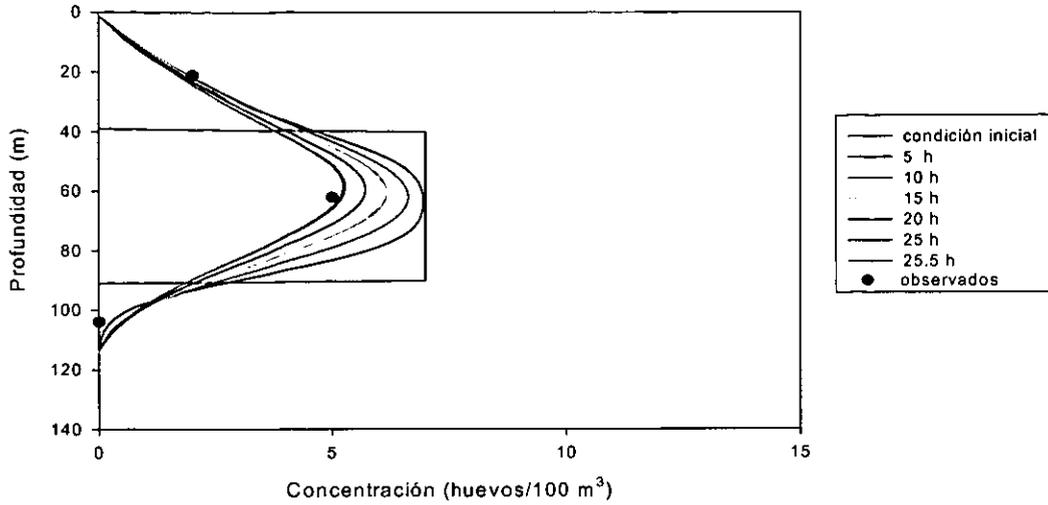
Figura III.2. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 9, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

---

En el caso de la estación 8, se analizó una capa de 124 m de espesor, comprendiendo 3 estratos: 0-42, 42-83 y 83-124 m de profundidad; situando las concentraciones de 2, 5 y 0 huevos/100 m<sup>3</sup> a 21, 62 y 104 m respectivamente. En dichos estratos, la concentración total de huevecillos fue de 7 huevos/100m<sup>3</sup>, y la termoclina se extendió desde la profundidad de 30 m hasta los 42 m. Para obtener el mejor ajuste a las concentraciones observadas en el caso unimodal, se impuso como condiciones iniciales una capa de 50 m de espesor, extendiéndose de 40 a 90 m de profundidad. La mejor solución con respecto a los datos observados se presentó a las 25.5 h (Fig. III.3a).

En esta estación, para obtener la mejor simulación usando una función escalonada, fue necesario colocar una capa de concentración máxima de huevecillos con espesor de 20 m, la cual se extiende desde los 55 m a los 75 m de profundidad y cuya concentración fue de 12 huevos/100 m<sup>3</sup>. En este caso se colocó una capa de 15 m de espesor y 3 huevos/100 m<sup>3</sup> de concentración a cada lado de la capa de máxima concentración, dichas capas se extendieron respectivamente desde los 40 a 55 y 75 a 90 m de profundidad. En este tipo de función la solución que simuló mejor las condiciones observadas fue la que se obtuvo a las 26.6 h (Fig. III.3b).

a)



b)

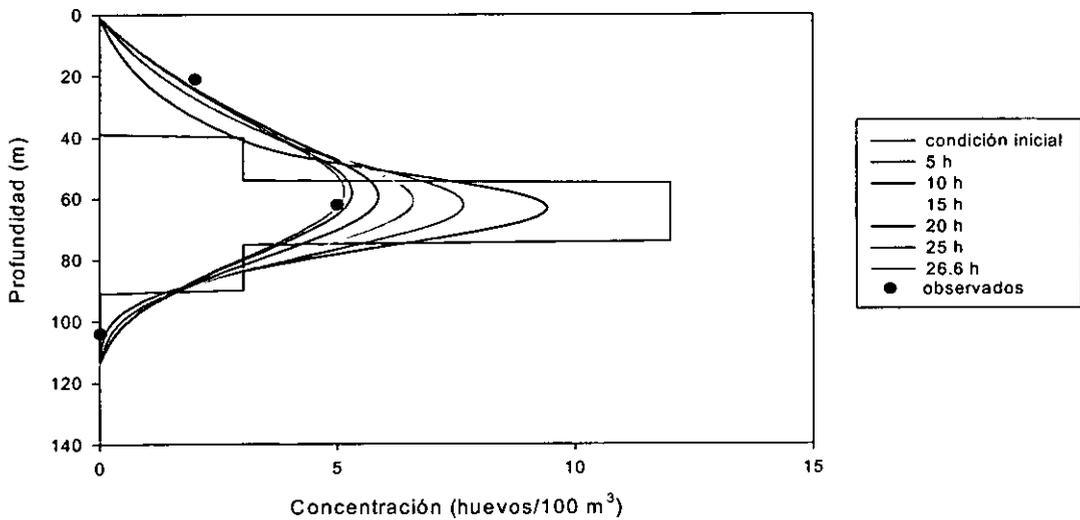


Figura III.3. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 8, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

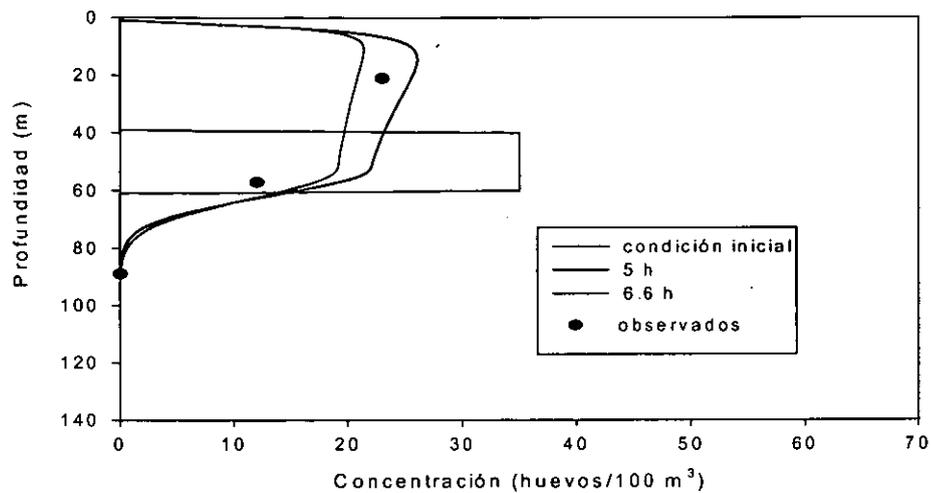
---

## III.2 REGIÓN FRONTAL

Los datos analizados en la estación 7 comprendieron una profundidad de 104 m, la cual fue dividida en los siguientes estratos: 0-42, 42-73 y 73-104 m de espesor, en los cuales en sus profundidades intermedias, 21, 57 y 89 m; se colocaron respectivamente las siguientes concentraciones 23, 12 y 0 huevos/100 m<sup>3</sup>, sumando un total de 35 huevos/100 m<sup>3</sup>. La termoclina se encontró desde los 33 m hasta los 46 m de profundidad. Para obtener la mejor simulación mediante la función unimodal, se consideró necesario imponer como condiciones iniciales una capa de 20 m de espesor, extendiéndose a partir de los 40 m hasta los 60 m de profundidad. El tiempo en el cual se tuvo un mejor ajuste fue a las 6.6 h (Fig. III.4a).

Para obtener el mejor ajuste a los datos observados en esta estación, usando la función escalonada, se aplicó una capa de mayor concentración de huevecillos de 10 m de espesor con concentración de 52 huevos/100 m<sup>3</sup>, esta capa se colocó a partir de los 45 m y se extendió hasta 55 m de profundidad. A ambos lados de esta capa se colocaron otras capas de 5 m de espesor, las cuales comprendieron las profundidades de 40 a 45 y 55 a 60 m, la concentración para cada una de estas capas fue de 17 huevos/100 m<sup>3</sup>. El mejor ajuste a los datos observados a partir de la función escalonada se obtuvo a las 5.5 h (Fig. III.4b).

a)



b)

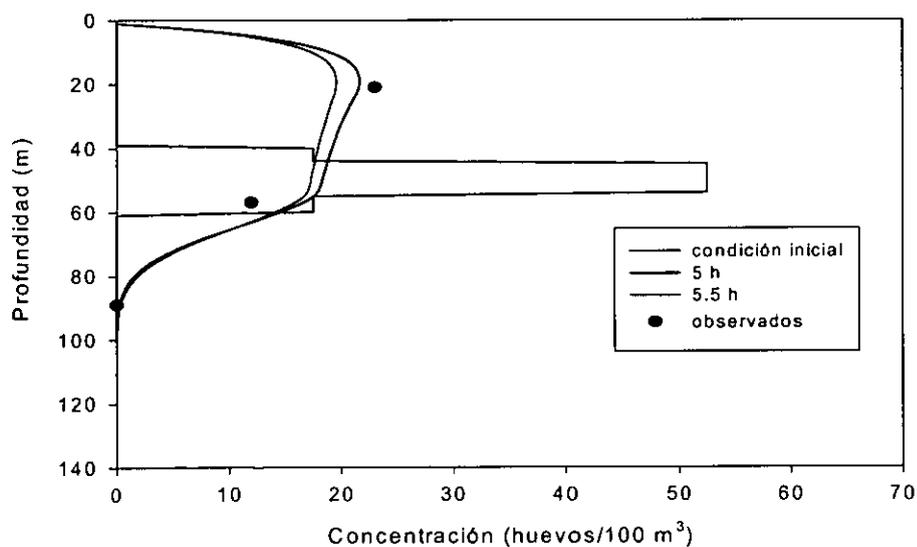


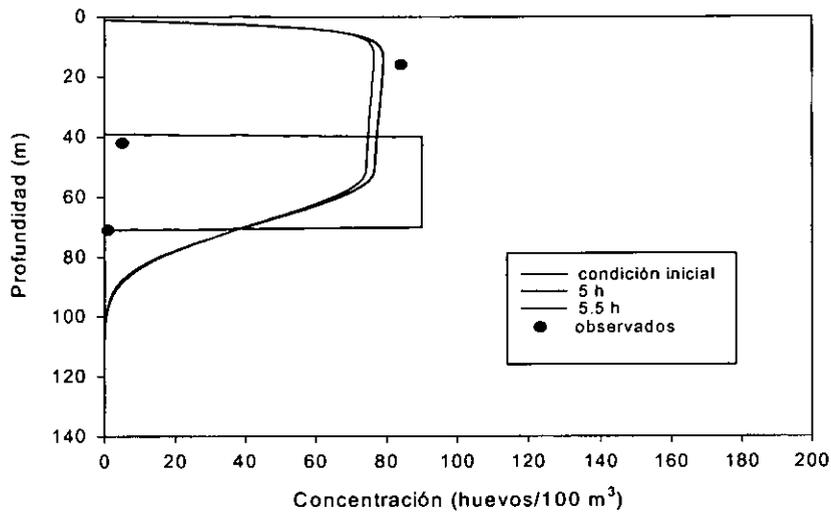
Figura III.4. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 7, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

---

Para la estación 6 se analizó una capa de 108 m de profundidad, en la cual se encontraron las siguientes concentraciones: 84, 5 y 1 huevos/100 m<sup>3</sup>, las cuales fueron situadas en la parte central de los estratos de 0-31, 31-52 y 52-102 m respectivamente, para esta zona la concentración de huevecillos da un total de 90 huevos/100 m<sup>3</sup> y la termoclina se localizó a partir de los 35 hasta 45 m de profundidad. Como condiciones iniciales de la función unimodal se impuso una capa de 30 m de espesor, abarcando la capa de los 40 a los 70 m de profundidad. Por último, la mejor solución con respecto a los datos observados para esta zona se presentó a las 5.5 h (Fig. III.5a).

Conservando la concentración de huevos en la estación se simuló la concentración observada mediante la función escalonada, para lo cual se requirió colocar una concentración máxima de huevecillos, la cual fue de 158 huevos/100 m<sup>3</sup> situada en una capa de 12 m de espesor, extendida desde los 49 hasta los 61 m de profundidad; a ambos lados de ésta se situó una capa de menor concentración (45 huevos/100 m<sup>3</sup>), con espesor de 9 m, ésta fue colocada de los 40 a los 49 m y de los 61 a los 70 m de profundidad, para esta estación se obtuvo la mejor solución a las 5.5 h (Fig. III.5b).

a)



b)

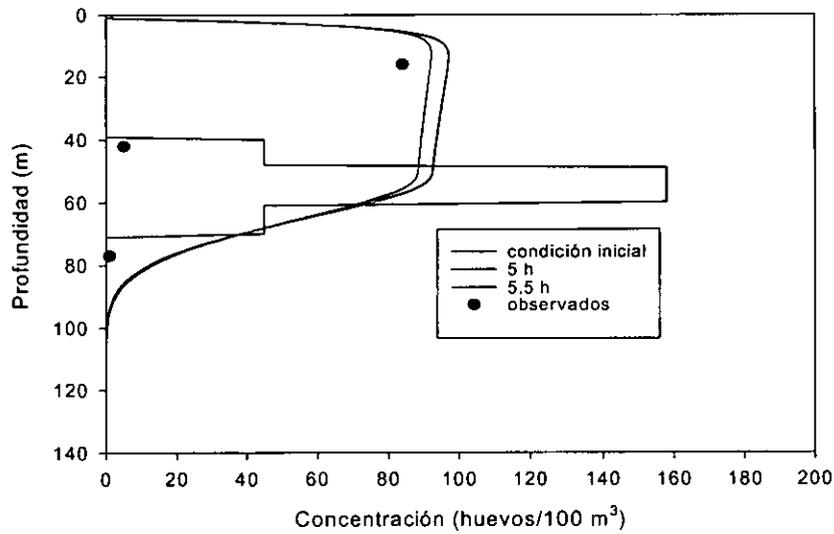


Figura III.5. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 6, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

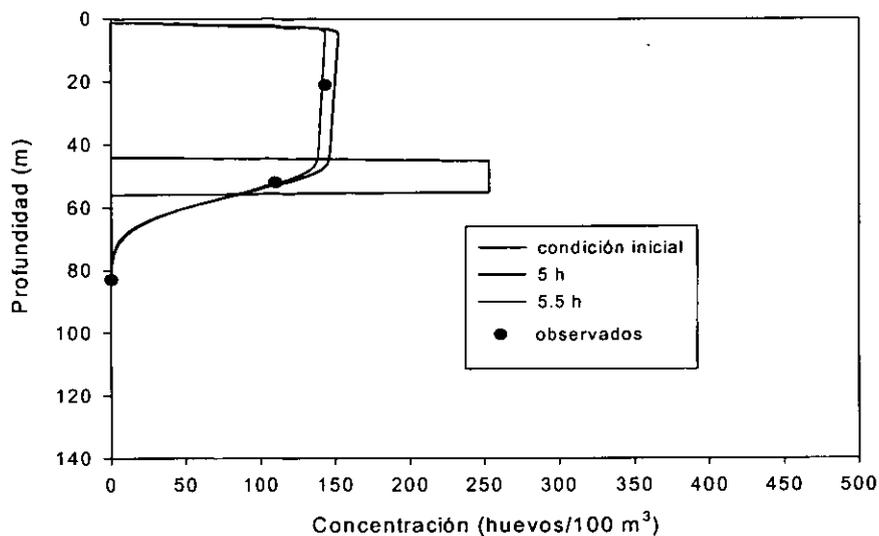
---

Una capa de profundidad de 104 m fue analizada en la estación 5, los estratos establecidos en esta estación fueron: 0-42, 42-62 y 62-104 m de profundidad. A profundidades intermedias de cada uno de éstos se colocaron respectivamente las siguientes concentraciones 143, 110 y 0 huevos/100 m<sup>3</sup>, sumando un total para la estación de 253 huevos/100 m<sup>3</sup>. En esta estación la termoclina se localizó entre los 20 y los 40 m de profundidad.

La mejor solución que simula la distribución vertical de los huevecillos para esta estación, utilizando una función unimodal, se obtuvo a partir de colocar como condiciones iniciales una capa de 10 m de espesor, que va desde los 45 hasta los 55 m de profundidad. Para esta estación, la curva que mejor simuló las concentraciones de huevecillos reportadas fue la que se obtuvo a las 5.5 h (Fig. III.6a).

La mejor curva que simula la distribución vertical de huevos utilizando una función escalonada, fue la obtenida a partir de imponer una concentración de 442 huevos/100 m<sup>3</sup> en una capa cuya espesor y extensión fue de 6 m y 44.5 a 50.5 m de profundidad respectivamente, colocando a cada lado de ésta una capa de menor concentración: 126 huevos/100 m<sup>3</sup>, la cual tuvo un espesor de 4.5 m, extendiéndose de 40 a 44.5 y de 50.5 a 55 m de profundidad. En esta estación la mejor solución se obtuvo a las 6.0 h (Fig. III.6b).

a)



b)

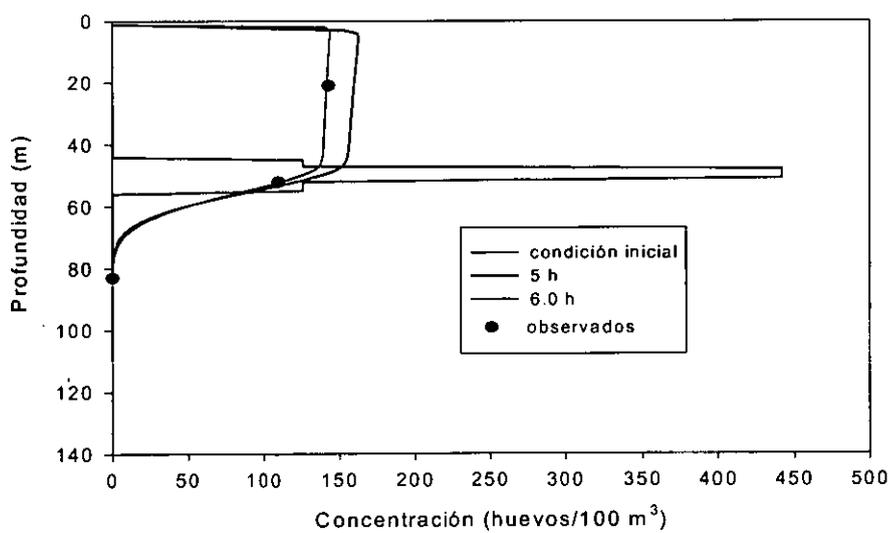


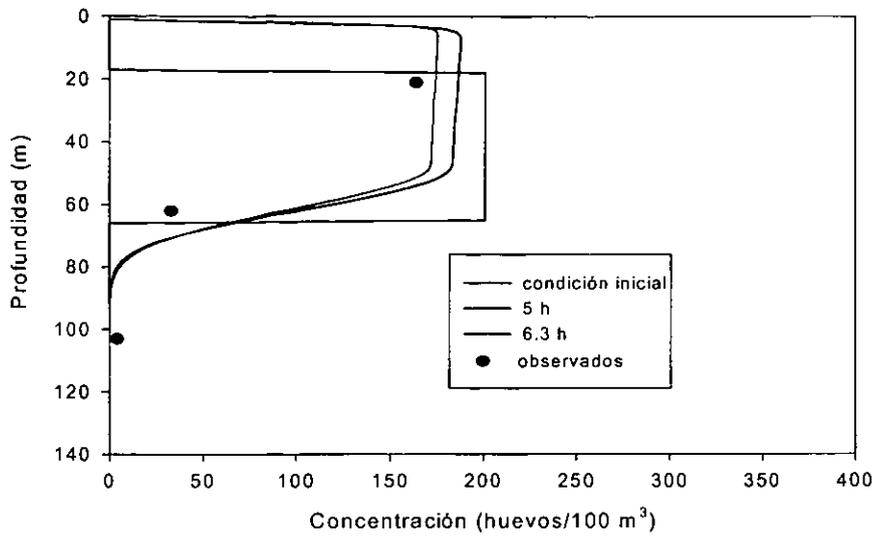
Figura III.6. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 5, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

---

Para la estación 4 se analizó una capa de 120 m de profundidad, los estratos establecidos fueron de 0 a 42, de 42 a 83 y de 83 a 120 m de profundidad, con concentraciones de 164, 33 y 4 huevos/100 m<sup>3</sup>, respectivamente, estas concentraciones se colocaron a 21, 62 y 102 m de profundidad, respectivamente, obteniendo en total una concentración de 201 huevos/100 m<sup>3</sup>. Para esta estación la termoclina se encontró en la capa comprendida que va desde los 18 hasta los 30 m de profundidad. El mejor ajuste se obtuvo a las 6.3 h, imponiendo como condición inicial una capa con espesor de 47 m, cuya profundidad se extiende partir de la profundidad mínima de la termoclina hasta los 65 m (Fig. III.7a).

Con respecto a la función escalonada, las concentraciones se repartieron de tal manera que se conservara la concentración registrada, por lo que se consideró una capa de mayor concentración de huevecillos de 349 huevos/100 m<sup>3</sup>, con espesor de 19 m, la cual fue colocada de los 32 a los 51 m de profundidad. Tanto en la parte superior como en la inferior de esta capa se extendió otra con una concentración menor, 100 huevos/100 m<sup>3</sup>, estas últimas capas se extendieron de 18 a 32 m y de 51 a 65 m de profundidad. La mejor solución a los datos observados se obtuvo a las 5.5 h (Fig. III.7b).

a)



b)

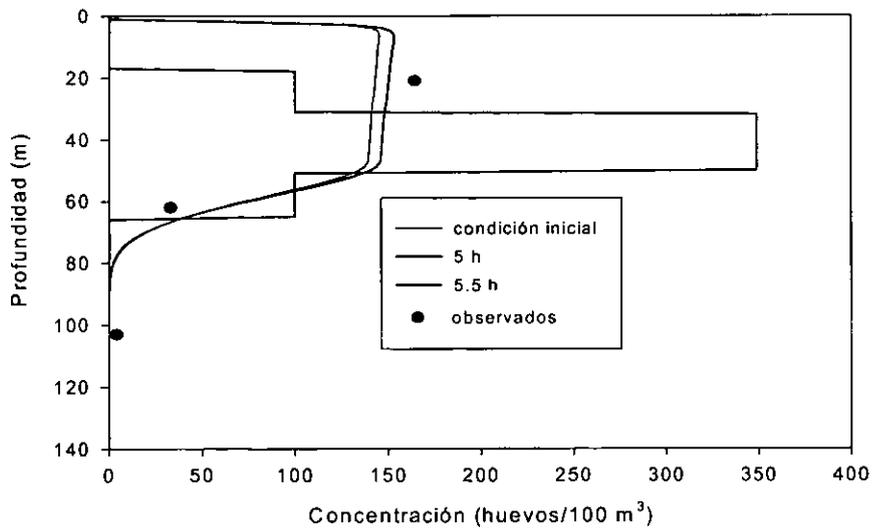


Figura III.7. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 4, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

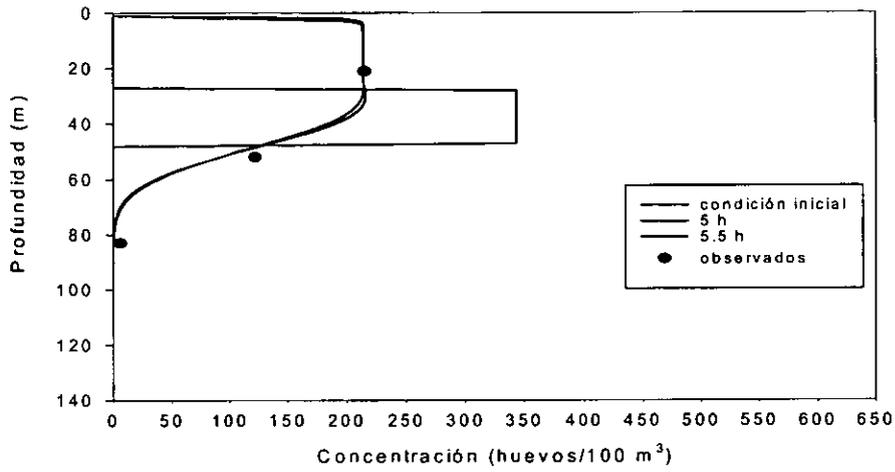
---

### III.3 REGIÓN DE SURGENCIA COSTERA

En la estación 3 la columna de agua analizada fue de 104 m de profundidad, para la cual se reporta una concentración total de 343 huevos/100 m<sup>3</sup>, dicha concentración fue dividida en tres concentraciones diferentes 215, 122 y 6 huevos/100 m<sup>3</sup>, colocadas respectivamente, para el fin de este estudio en la parte central de los siguientes estratos: 0-42 m, 42-62 m y 62-104 m. La termoclina en esta estación se encontró ubicada a partir de los 19 m hasta los 30 m de profundidad. En la simulación de la distribución vertical de huevecillos mediante la función unimodal se utilizó una capa de espesor de 19 m como condición inicial, la cual comprendió la profundidad de 28 a 47 m y la concentración total observada en esta estación, 343 huevos/100 m<sup>3</sup>. El coeficiente de difusión turbulenta se vio influenciado por el viento únicamente en los primeros 20 m de profundidad. Sin embargo, el hecho de que exista un movimiento turbulento importante, como efecto de la surgencia, nos permitió aumentar este coeficiente a un valor de  $200 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ . La mejor solución que simuló las concentraciones observadas en los diferentes estratos se obtuvo a las 5.5 h (Fig. III.8a).

Para simular las concentraciones observadas utilizando una función escalonada se colocó una concentración de 638 huevos/100 m<sup>3</sup> en la capa de mayor concentración, la cual abarcó desde los 34 a los 41 m de profundidad, a ambos lados, es decir en la parte superior e inferior de la capa se colocaron dos subcapas con espesor de 6 m y concentraciones de 172 huevos/100 m<sup>3</sup>, las que se extendieron desde los 28 a los 34 m y de los 41 a los 47 m de profundidad. El mejor ajuste a los datos observados se obtuvo a las 5.5 h (Fig. III.8b).

a)



b)

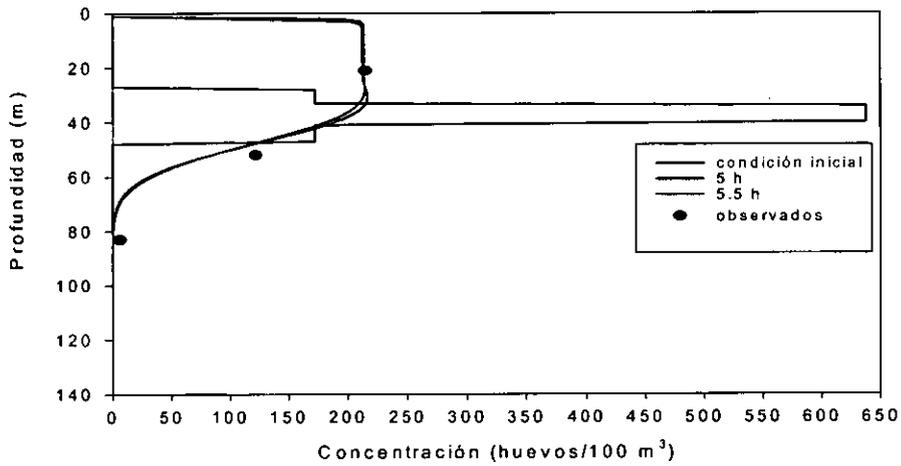


Figura III. 8. Simulación de la distribución vertical de huevecillos en la estación 3, imponiendo como condiciones iniciales: a) función unimodal, b) función escalonada.

### III.4 ESPESOR DE LA TERMOCLINA Y CAPA DE DESOVE

La figura III.9 resume los espesores tanto de la termoclina como de la capa de desove y sus respectivas profundidades en cada una de las estaciones analizadas. Estos resultados revelan que el espesor de la termoclina, al igual que el espesor de la capa de desove presentan una tendencia a disminuir hacia la costa. No obstante, en la mayoría de las estaciones, éstas no están acopladas. En las dos primeras estaciones oceánicas (9 y 10) la capa de desove abarcó la termoclina e incluso es de mayor espesor que ésta. En cambio en algunas estaciones en donde se encuentra el frente, la capa de desove está colocada por debajo de la termoclina (5 y 6), en algunos casos abarca una pequeña parte de ésta (estaciones 3, 4, 7 y 8). Un aspecto importante que se desprende de los resultados es que la capa de desove nunca se sitúa por arriba de la termoclina.

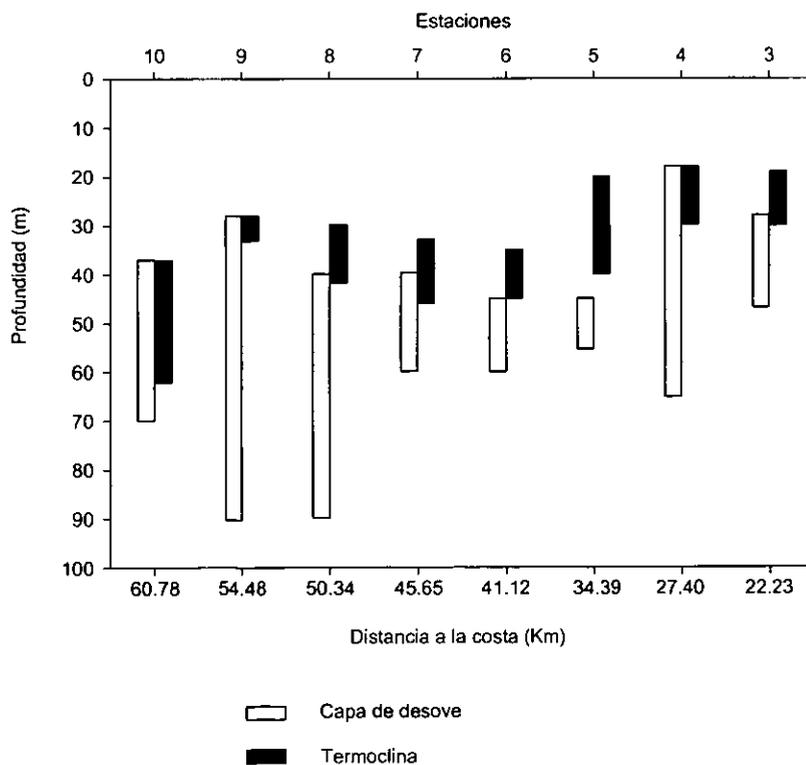


Figura III.9. Espesor de la capa de la termoclina y de la capa de desove a lo largo del transecto donde se aplicó el modelo.

---

## CAPÍTULO IV

### DISCUSIÓN

#### IV.1 SENSIBILIDAD DEL MODELO

El modelo simuló satisfactoriamente la distribución vertical de huevecillos de *Maurolicus muelleri* en la región de Cape Columbine.

En la zona de estudio se han registrado huevecillos de *M. muelleri* con diámetro desde 1.2 mm hasta 1.8 mm (John y Kloppmann, 1993). El valor promedio (1.5 mm) se utilizó en las simulaciones en cada una de las estaciones. No obstante, se analizó el efecto del tamaño de los huevecillos. En la estación 3 donde se tienen los efectos difusivo y advectivo se realizó un experimento en el cual se simuló la distribución vertical utilizando el tamaño máximo y mínimo de los huevecillos reportados, en dicho experimento la distribución vertical es similar a la simulada con el diámetro promedio. Sin embargo, el tiempo de simulación fue diferente. El tiempo de ajuste fue mayor (6.1 h) en el caso de huevecillos pequeños (1.2 mm), al realizar la simulación con huevecillos de diámetro de 1.5 y 1.8 mm, el tiempo de mejor ajuste fue de 5.5 h. De lo anterior se desprende que el modelo no es tan sensible a los cambios en el diámetro de los huevecillos, pero, si es capaz de marcar diferencias, principalmente en cuanto al tiempo que tarda la simulación.

Se realizaron experimentos numéricos utilizando diferentes densidades de equilibrio a la considerada en el modelo y se observaron diferencias marcadas en la distribución vertical de los huevecillos, al imponer una densidad de equilibrio mayor la distribución cambia y los huevecillos se encuentran a mayores profundidades y visceversa, lo cual quiere decir que es necesario conocer el intervalo de densidad de equilibrio que puede adquirir la especie de interés, para estar seguros de que no se está simulando la distribución de otra especie.

---

En este trabajo se utilizó un modelo unidimensional, por lo que únicamente podemos simular la distribución vertical de los huevecillos dejando fuera la distribución horizontal de éstos, ya que en dicho caso es necesario conocer las velocidades horizontales de las corrientes.

El modelo puede ser utilizado únicamente para partículas de forma esférica, por lo que no sería recomendable utilizarlo para simular la distribución de partículas con otras características (huevos de otras especies ó larvas), en cuyo caso se deberá remplazar la Ley de Stokes y de Dallavalle por otra que considere formas irregulares de partículas.

Se realizaron varios experimentos con diferentes velocidades verticales del agua teniendo en cuenta el correspondiente coeficiente de difusión turbulenta y se puede concluir que el modelo puede ser utilizado para simular la distribución vertical de huevecillos en zonas de surgencia.

## IV.2 DISTRIBUCIÓN DE HUEVECILLOS EN LA REGIÓN DE APLICACIÓN DEL MODELO

En las concentraciones de huevecillos de *Maurolicus muelleri* reportadas para la zona de estudio, se observa que en las tres estaciones más alejadas de la costa, la mayor concentración se localizó en un estrato intermedio. Esto hace suponer que los huevecillos en la columna de agua en estas estaciones siguen una distribución de tipo normal centrada a una profundidad intermedia en la columna de agua. En lo que respecta a las siguientes estaciones aproximándose hacia la costa, éstas presentan una distribución vertical diferente a las anteriores, con concentración máxima de huevecillos en el estrato superficial, seguido de un estrato de concentración intermedia y finalmente el estrato más profundo que posee las concentraciones menores, lo que conduce a pensar que en esta región no solamente son

---

influenciados por la difusión, sino que la advección vertical juega un papel importante en la distribución vertical de estos huevecillos.

La relación entre la densidad de los huevecillos y la de la columna de agua define en gran medida la distribución vertical de éstos. Cuando la gravedad específica de los huevos es menor que la del agua superficial, la concentración de huevos decrece con la profundidad. Mientras que cuando la gravedad específica de los huevos excede la del agua, el perfil de concentración de huevos es caracterizado por un máximo subsuperficial (Page *et al.*, 1989). Ambos tipos de distribución están acordes con la distribución vertical y horizontal de la densidad del agua en el transecto de estudio. En la superficie cerca de la costa, el agua tiene mayor densidad que en la región más alejada de ella debido al fenómeno de surgencias.

La profundidad donde se encuentra el máximo en la concentración de huevecillos es donde la gravedad específica del huevo es muy similar a la densidad del agua circundante, es decir, en donde los huevecillos adquieren una flotabilidad neutra.

En las estaciones denominadas oceánicas (8, 9 y 10) la distribución vertical de los huevos de *Maurolicus muelleri*, está gobernada tal como lo sugieren Myrberget (1965), Zaitsev (1971) y Russell (1976) por los efectos combinados del movimiento pasivo de los huevos hacia una posición de flotabilidad neutra y la redistribución debido a la mezcla turbulenta dentro de la columna de agua.

Es importante resaltar que la estación más alejada de la costa (10) presentó 167 huevos/100 m<sup>3</sup>, la concentración disminuye hacia las estaciones 9 y 8 con 32 y 7 huevos/100 m<sup>3</sup> respectivamente, incrementándose a partir de la estación 7, en la cual se tiene una concentración de 35 huevos/100 m<sup>3</sup>; en la estación 6 la concentración alcanza 90

---

huevos/100 m<sup>3</sup> y las mayores concentraciones se encuentran en las estaciones 5, 4 y 3 con valores de 253, 201 y 343 huevos/100 m<sup>3</sup>, respectivamente.

Las estaciones oceánicas presentaron la menor concentración de huevecillos, a este respecto Boehlert *et al.* (1994) mencionan que *M. muelleri*, tiene mayor abundancia cerca de la plataforma continental y que es escasa en el océano abierto, por lo que los huevecillos pueden estar presentes en regiones oceánicas adyacentes. Según Merrett (1986) *M. muelleri* es una especie mesopelágica y pseudo-oceánica, abundante sobre la plataforma, cerca del talud (Gjøsaetr y Kawaguchi, 1980). En México *M. muelleri* se ha encontrado en el Sur del Golfo de México, con mayor abundancia de larvas sobre el talud continental, en primavera y verano. Sin embargo, también se encuentra en la región oceánica (Flores Coto y Ordóñez López, 1991).

Se puede considerar que *M. muelleri* es característica del talud continental, y que presenta menor concentración de huevecillos en las estaciones oceánicas (10 a 8), debido a que el frente localizado entre las estaciones 7 y 4 pudo haber funcionado como una barrera que limita el transporte de huevos hacia aguas más oceánicas (Iles y Sinclair, 1982).

Su presencia en las estaciones oceánicas puede deberse a que carecen de movimiento propio y pueden ser transportados horizontalmente desde la plataforma continental hasta esas estaciones producto de las surgencias características de la región.

Lo anterior, puede explicar también el caso de *Lampanyctodes hectoris* fuera de Namibia. Olivar *et al.* (1992) mencionan que ambas fueron las especies que dominaron el área oceánica bajo intensos regímenes de surgencia. Esta advección de la plataforma hacia la zona oceánica explica el comportamiento que Linkowski (1983) observó en *M. muelleri* en regiones de montañas submarinas en el Pacífico Norte, donde observó básicamente

---

organismos inmaduros, los cuales supuso fueron advectados desde Argentina y de la Isla Tristan da Cunha. Adicionalmente, Boehlert *et al.* (1994) comentan que la advección puede ser un patrón común en la historia de vida de *M. muelleri*.

En el área de aplicación del modelo, durante el muestreo se encontró un frente cuyo margen interno y externo está entre las estaciones 4 y 5 y 6 y 7 respectivamente (Armstrong *et al.*, 1987). Como se mencionó, la máxima concentración de huevecillos abarcó la zona frontal y la estación comprendida dentro de la zona de surgencia costera. La alta concentración de huevecillos en estas estaciones puede asociarse con la presencia de este proceso oceánico. Scrope-Howe y Jones (1986) y Richardson *et al.* (1986) mencionan que las zonas frontales son importantes para el desarrollo larvario. A su vez, Parrish *et al.* (1983), Lasker (1978), Cury y Roy (1989) y Bakun (1993), comentan que los frentes son zonas de concentración de partículas que se utilizan en la primera alimentación de las larvas. Otro factor importante que influye en la concentración de huevecillos, es la convergencia que se presenta en los frentes. Según Brink (1987), ésto influye en la concentración de organismos flotantes pasivos, como podría ser el caso de los huevecillos de *Maurolicus muelleri*, haciendo que los frentes sean sitios de concentración de alimento ó “chorros energéticos” y por tanto de agregación biológica.

El sistema frontal tiene influencia significativa en la distribución de los organismos pelágicos debido a que las corrientes secundarias asociadas al frente resultan en zonas de convergencia y giros donde se acumulan detritus y organismos (Wolanski y Hamner, 1988). Un frente, además de ser una zona de retención de huevos, también es importante para el transporte de éstos a través del mismo (Green e Hinojosa, 1997). La mayor concentración de huevecillos en esta zona pudo deberse también a un desove en esta zona frontal. A este respecto Botsford *et al.* (1995) mencionan que muchos peces pelágicos

---

pequeños desovan en lugares donde hay una frontera entre agua cálida y fría, ya que es en esta interfase donde ocurre un enriquecimiento de nutrientes y/o concentración de partículas alimentarias. Font *et al.* (1988) mencionan que los grandes desoves de pelágicos menores están asociados a frentes hidrográficos. A su vez, Olivar y Rubiés (1987) encuentran que *M. muelleri* es una especie que desova durante periodos de surgencia activa, lo cual, además explica la mayor concentración de huevecillos en la superficie dentro del frente.

*M. muelleri* se alimenta principalmente de copépodos y eufásidos (Rasmussen y Giske, 1994). Armstrong *et al.* (1987) en esta misma zona de estudio, encontraron que la máxima concentración de nauplios de copépodos se localizó entre las estaciones 4 y 7 y que a partir de aquí las densidades declinaron rápidamente con la profundidad y con la distancia a la costa. Por lo que el mismo patrón de distribución horizontal y vertical tanto de huevecillos de *M. muelleri* como de copépodos en la zona frontal puede estar relacionada con los requerimientos alimenticios inmediatos de las futuras larvas y de los adultos progenitores.

Las grandes concentraciones o la elevada productividad de zooplancton en la vecindad de frentes costeros proporciona potencialmente condiciones favorables de alimentación (Nakata, 1989). Dentro de la Corriente de las Canarias y fuera de Nueva Zelanda, el desove de peces mesopelágicos coincide aparentemente con la máxima estacionalidad en la producción de zooplancton (Prosch, 1991).

Kingsford y Choat (1986) sugirieron que la mayor concentración de peces o larvas en un frente, es debido a que en esta zona ocurre un acumulamiento de algas, que proporciona refugio para las larvas. Una gran cantidad de peces han sido reportados como

---

residentes en regiones de aglomeración algal, las cuales en efecto tienden a estar acumuladas en el frente (Senta, 1965).

En Cape Peninsula, en el Sur de La Corriente de Benguela el desove de esta especie ocurre alrededor de los 40 m de profundidad (John y kloppmann, 1993) esta zona es cercana al área de estudio, es posible que el desove en Cape Columbine se presente aproximadamente a la misma profundidad, por lo que el haber encontrado la mayor cantidad de huevecillos en la superficie dentro del frente se explica por la advección vertical de éstos a través de la surgencia. En la superficie tendrían una ventaja alimenticia en su posterior estadio larvario, ya que es la capa más productiva, donde las partículas alimenticias son abundantes (Coombs *et al.*, 1992, Coombs *et al.*, 1994).

A pesar de que la distribución vertical de huevecillos de *M. muelleri* es bastante amplia y profunda en otras áreas del océano, en esta zona se sugiere una distribución somera, menor de 100 m, como consecuencia de la topografía y la surgencia que se presenta en la región. Ésto coincide con lo observado por Olivar *et al.* (1992), quienes reportan que fuera de Namibia, a pesar de que la distribución vertical de huevos fue bastante amplia dentro de los primeros 200 m de la columna de agua, los huevos tendieron a concentrarse en los primeros 60 m. Prosch (1991) reporta que fuera de la Bahía de Santa Helena en 1985, la mayor abundancia de huevecillos de *M. muelleri* se presentó entre los 20 y los 60 m, y a profundidades mayores de 100 m se observó poca abundancia. En Masfjorden en verano durante el día, la fracción dominante de huevos de *M. muelleri* fue encontrada en las muestras superficiales, en la capa de los 30 m (Rasmussen y Giske, 1994).

---

## IV.3 TERMOCLINA Y CAPA DE DESOVE

### IV.3.1 Termoclina

El espesor de la capa que se define como termoclina, tiende a disminuir no de forma gradual hacia la costa. En las estaciones comprendidas dentro del frente, el espesor de la termoclina tiende a conservarse. En las estaciones oceánicas, en la estación 10 la termoclina se presentó como una capa amplia de 25 m de espesor. La estación 9 fue la que presentó una termoclina más estrecha de sólo 5 m; a partir de la estación 8 y hasta la 3, el espesor fue semejante, entre 10 y 13 m, a excepción también de la estación 5 en donde la termoclina presentó espesor mayor (20 m).

Es importante resaltar que en la estación 10 fue donde se encontró la termoclina más profunda desde los 37 a los 62 m, tendiendo a ser más somera en las demás estaciones. En las estaciones 5, 4 y 3 se encontró desde los 20 hasta los 40 m, de los 18 hasta los 30 m y de los 19 hasta los 30 m, respectivamente. Este comportamiento de ascenso y reducción de espesor de la termoclina hacia la costa se explica por la presencia de la surgencia, ya que esta implica un afloramiento ó surgimiento de aguas profundas más frías y densas, que las de la superficie.

### IV.3.2 Capa de desove

#### *IV.3.2.1 Función unimodal*

El espesor de la capa de desove es variable y es importante mencionar que en las estaciones en donde se encuentra menor concentración de huevecillos, el espesor de dicha capa es mayor comparado con aquel de las estaciones en donde se tienen mayores concentraciones. En el caso de las estaciones 9 y 8 se tienen concentraciones de 32 y 7 huevos/100 m<sup>3</sup>, respectivamente, con una capa de desove con espesor de 62 y 50 m. Las

---

estaciones 5 y 3 que son las estaciones en donde se encuentran las mayores concentraciones, la capa de desove es de 10 y 19 m respectivamente. En general, el espesor de la capa presenta una tendencia a disminuir hacia la costa a excepción de la estación 4 en donde se colocó una capa de desove con un gran espesor (47 m).

Es importante hacer notar que en las estaciones oceánicas la capa de desove es de mayor espesor, con respecto a las estaciones más costeras en las cuales este espesor tendió a disminuir con forme se aproxima a la costa, lo que indica que el desove de esta especie podría estar directamente relacionado con el gradiente de temperatura. Sin embargo, Prosch (1991) a partir de un estudio con *M. muelleri* en la Corriente de las Canarias y fuera de Nueva Zelanda, concluye que el desove de esta especie no estuvo relacionada con la temperatura del agua, debido a que el rango fue demasiado pequeño para propiciar el desove.

La profundidad de la capa de desove en la mayoría de las estaciones fue colocada hasta una profundidad que no excedió los 70 m, a excepción de las estaciones 9 y 8 en donde la capa de desove se colocó hasta los 90 m de profundidad. De lo anterior se sugiere que esta especie en esta zona, desova entre los 20 y los 70 m, lo cual coincide con lo reportado por John y Kloppmann (1993) quienes mencionan que en Cape Peninsula en el Sur de Africa, esta especie desova en una profundidad de alrededor de los 40 m de profundidad. En aguas neríticas templadas la mayoría de huevos de peces pelágicos marinos son desovados en profundidades menores a los 50 m de profundidad, los cuales son de flotabilidad neutra o positiva (Sundby, 1991). Sin embargo, en otras regiones el desove de esta especie se lleva a cabo a profundidades mayores. En un estudio realizado por Robertson (1976) en Nueva Zelanda se encontró que los desoves fueron centrados en profundidades de 250 a 500 m.

---

### *IV.3.2.2 Función escalonada*

Como ya se mencionó se utilizaron tres capas como condición inicial en este tipo de función, dos de menor concentración adyacentes a la de máxima concentración, la cual en la estación 10 tiene un espesor de 13 m, aumenta este en la estación 9 con 25 m y tiende a disminuir conforme disminuye la distancia a la costa, con espesores que son de 20 m para la estación 8; 10 m para la estación 7; 6 m para las estaciones 6 y 5, y 7 m para la estación 3. Sin embargo, en la estación 4 este espesor se incrementa.

La capa de mayor concentración en cada una de las estaciones, está situada casi a la misma profundidad, excepto en las dos últimas estaciones (3 y 4), en donde es más somera, como consecuencia del efecto advectivo ocasionado por la surgencia .

### *IV.3.3 Relación entre la termoclina y la capa de desove*

El espesor de la termoclina, al igual que el espesor de la capa de desove presentan una tendencia a disminuir hacia la costa. No obstante, en la mayoría de las estaciones, éstas no están acopladas, es decir que no están a la misma profundidad, ni tiene el mismo espesor. En las estaciones oceánicas, en donde las condiciones hidrográficas son más estables, el desove puede ocurrir a lo largo de la termoclina y bajo ésta. Luego entonces, en esta zona se requiere de un mayor gradiente de temperatura para inducir el desove. En cambio en algunas estaciones en donde se encuentra el frente, la capa de desove está colocada por debajo de la termoclina (5 y 6). En algunos casos abarca una pequeña parte de ésta (estaciones 3, 4, 7 y 8). Sin embargo, el espesor de la capa de desove en ellas es grande, pero menor al de las estaciones oceánicas. Otro de los aspectos que se desprenden de los resultados es que la capa de desove no abarca profundidades menores a la termoclina.

---

La distribución vertical de los huevecillos en esta zona de estudio comprende desde la superficie hasta aproximadamente los 100 m de profundidad. Sin embargo, la capa de desove se sitúa en general entre los 18 y los 70 m y nunca se coloca por encima de la termoclina. En las estaciones oceánicas la distribución vertical de huevos nunca alcanza un máximo de concentración en la superficie, por lo que se puede decir que la termoclina puede estar actuando como una barrera física, como lo menciona Palomera (1991), para la distribución superficial de los huevecillos. En las estaciones comprendidas en la zona frontal la distribución vertical de los huevecillos si alcanza un máximo en la superficie, lo cual puede ser debido a la flotabilidad del huevo y a que la termoclina sea más débil, y en su mayor parte a la advección del agua.

Coombs *et al.* (1985) encontraron que la termoclina actúa como una barrera parcial para el transporte de huevos de sprat (*Sprattus sprattus*) y pilchard (*Sardina pilchardus*) fuera de Plymouth, U. K. Palomera (1991) en un estudio llevado a cabo con huevos y larvas del género *Engraulis*, encontró que la máxima abundancia de huevos y larvas siempre se presentó arriba de la termoclina, mientras que la máxima concentración de clorofila fue localizada debajo de la termoclina.

A pesar de que en la mayoría de las estaciones la capa de desove y la termoclina no están acopladas, si se mantienen muy cerca entre ellas. Esto es debido a que al desovar cerca de la termoclina ó de la piconclina cuando ocurra la eclosión de los huevecillos, sus larvas tendrán alimento disponible inmediatamente. Según Wolanski y Hamner (1988), y Cury y Roy (1989) una gran cantidad de partículas alimenticias son encontradas en los frentes térmicos y termoclinas, las cuales son utilizadas por las larvas para alimentarse.

Holligan y Harbour (1977) mencionan que una gran concentración de plancton se presenta asociada a la termoclina. El hecho de encontrar la termoclina y la capa de desove

---

muy cercanas, sugiere que esta especie requiere de un gradiente moderado de temperatura para inducir el desove y que en el océano abierto ésta puede desovar en la termoclina, pero, nunca desovaré en la capa superior de mezcla.

## IV.4 MEJOR SOLUCIÓN NUMÉRICA

### IV.4.1 Función unimodal

Para obtener la solución que mejor reproduce la distribución vertical observada se requiere de un cierto tiempo. Cuando se utiliza una función unimodal como condición inicial en las estaciones 9 y 8 se requiere un mayor tiempo de ajuste (21.1 h y 25.5 h, respectivamente) con respecto a las demás estaciones, en las cuales para encontrar la mejor solución se requirió de un tiempo entre 5.5 h y 6.6 h.

El gran tiempo requerido para llegar a la mejor solución en las estaciones 9 y 8 se debe tal vez, a que en éstas estaciones hay muy pocos huevos y se tienen que distribuir a partir de una capa más amplia, la cual es de 62 m para la estación 9 y 50 m para la estación 8. En estas estaciones es en donde las concentraciones observadas se encuentran más ampliamente distribuidas en la columna de agua; van desde los 21 hasta los 104 m de profundidad.

### IV.4.2 Función escalonada

En lo que respecta a los tiempos de mejor ajuste al utilizar una función escalonada, estos estuvieron también entre 5.5 h y 6.3 h en la mayoría de las estaciones, exceptuando nuevamente las estaciones 9 y 8, en las cuales dichos valores fueron de 26.6 h en ambas.

Los tiempos de ajuste, en los cuales se obtuvo la mejor solución utilizando ambas funciones son menores a los reportados por Sundby (1991) quien desarrolló dos modelos

---

con huevos pelágicos, en una columna de agua de 120 m, y desove cercano al fondo. Uno de los modelos lo corrió sin tomar en cuenta la turbulencia y otro tomándola en cuenta, para el primer caso, el tiempo que tomó la distribución en alcanzar el estado de equilibrio fue de 48 h y en el segundo caso el tiempo fue de 18 horas menos.

En el presente estudio al comparar los tiempos de mejor solución utilizando ambas funciones, se observa que en las estaciones que no están influenciadas por el afloramiento del agua (estaciones oceánicas de la 8 a la 10), éstos siempre fueron mayores cuando se utilizó la función escalonada con respecto a los de la función unimodal. En las estaciones situadas en la región del frente los tiempos obtenidos por la función unimodal fueron ligeramente mayores o iguales a los de la función escalonada en las estaciones 3, 4, 6 y 7. En la estación 5 el tiempo de mejor solución en la función escalonada fue mayor que en la unimodal. Se puede observar que cuando se colocó una capa de desove más profunda y con mayor espesor, el tiempo de ajuste fue mayor en ambas funciones, que es lo que ocurrió en las estaciones 9 y 8, utilizando en éstas una capa de espesor de 62 y 50 m situadas respectivamente desde los 28 a los 90 m y de los 40 a los 90 m. En las demás estaciones el tiempo está entre 5.5 y 6.3 h con espesores entre 10 y 37 m, situadas en los primeros 70 m. Con excepción de la estación 4 en donde se utilizó un espesor de 47 m, colocada antes de los 70 m. De lo anterior se puede concluir que el tiempo que toma el modelo en alcanzar la distribución observada depende principalmente de la profundidad y espesor de la capa de desove.

El tiempo de mejor solución obtenido en las estaciones correspondientes al frente de surgencias y zona de surgencia costera utilizando ambas funciones fue menor, comparado con dos de las estaciones oceánicas (8 y 9), debido a que la turbulencia permite alcanzar más rápido la distribución de huevecillos observada, lo cual coincide con los resultados de

---

Sundby (1991) quien desarrolló dos modelos, uno de ellos sin turbulencia y el otro tomándola en cuenta, en el primero, el tiempo de mejor solución se presentó a las 48 h mientras que en el segundo el tiempo fue a las 30 h. Sundby (1991) y Palomera (1991) mencionan que el tiempo que se toma en alcanzar una distribución en un estado de equilibrio depende de la profundidad del desove, de la flotabilidad del huevo y de la turbulencia. Por otro lado, estos autores mencionan que cuando hay turbulencia los huevos suben más rápido.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

#### IV.5 TEMPERATURA DE MÁXIMA CONCENTRACIÓN DE HUEVECILLOS

Los huevecillos en esta zona se encuentran dentro de un rango de temperatura de 9.5 a 18.01 °C. En Bahía Santa Helena, los huevos de *M. muelleri* fueron capturados únicamente donde la temperatura del agua fue mayor a 8.5 °C. *L. hectoris* en el sureste de Benguela ha sido reportado en un rango muy parecido al de *M. muelleri* el cual va de 11.9 a 17.6 °C. Para los huevos de anchoveta en la Corriente de California (1990 a 1994) se han reportado temperaturas que van desde los 9.9 hasta los 23.3 °C, con la mayoría de huevos colectados entre los 12 y 18.9 °C.

La mayor concentración de huevecillos en esta zona se sitúa en un intervalo que se extiende desde los 12.3 hasta los 18.0 °C, este rango de temperatura es un poco más amplio que el reportado por Prosch (1991) quien reporta la mayor abundancia de *M. muelleri* en Bahía Santa Helena (Sur de Africa) en temperaturas que van de 12.3 a 16.3 °C, pero menos amplio que el rango reportado por Shelton (1979) para diferentes partes del mundo en donde encontró que la mayor abundancia de huevecillos de esta misma especie se sitúa entre 7.6 y 16.6 °C. Sin embargo, el rango de temperatura en el cual se encontró a *M.*

---

*muelleri* en este estudio es muy diferente de otros rangos de temperatura reportados para la misma especie; por ejemplo: en el Mar Mediterráneo dicho rango comprende desde los 7.6 hasta los 8.3 °C (Gamulin y Hure, 1985), en el Oeste de las Islas Británicas este valor es de 8 °C a 10 °C (William y Hart, 1974) y fuera de Nueva Zelanda los huevos fueron más abundantes en temperaturas entre 9.0 y 9.5 °C (Robertson, 1976).

En las zonas donde no hay una influencia de la surgencia (zonas oceánicas) la mayor concentración de huevecillos se localiza en un rango que va de 12.7 a 16.7 °C. En la región donde se localiza el frente la mayor concentración de huevecillos comprende un rango de temperatura de 12.3 a 18.0 °C.

En la zona frontal se tiene un rango más amplio de temperatura que a su alrededor, por ello es que los huevecillos en el frente se distribuyen en un rango de temperatura muy amplio en comparación con los que se encuentran en las zonas sin influencia de la surgencia.

Dentro del frente los huevecillos se encontraron en un rango que va de 9.5 hasta 18.0 °C. Tomando en cuenta la concentración, se observa que la mayoría de los huevecillos se ubican en temperaturas menores a 18.0 °C y mayores a 12.3 °C.

En lo que se refiere al rango de temperatura en el que se ubicó a las capas de desove de las estaciones muestreadas, éste abarca un intervalo que va de 11.3 °C a 17.7 °C, en la región de estudio. Sin embargo, *M. muelleri* en Nueva Zelanda desova a una temperatura alrededor de los 9 °C (Robertson, 1976).

En la región sin influencia de la surgencia las capas de desove se ubicaron en una temperatura que va de 12.4 °C a 17.8 °C, y en la zona del frente dichas capas se colocaron en un rango de temperatura menor que va de 11.3 a 16.4 °C. La mayor concentración de huevecillos se localizan en las capas de temperatura menor a 15.08 °C y mayor a 11.3 °C.

---

## IV.6 INFLUENCIA DE LA TURBULENCIA

La turbulencia que ha sido parametrizada mediante el coeficiente de difusión turbulenta depende principalmente de la intensidad del viento. La turbulencia es menor en las estaciones oceánicas, es decir, en las estaciones 9 y 10 en donde el viento influye solamente hasta los 28 y 37 m respectivamente. Conforme nos acercamos a la costa, la turbulencia es mayor, debido al viento y al afloramiento de aguas a causa de la surgencia.

Con respecto a la influencia de la turbulencia sobre la distribución de huevecillos, se observa que en las estaciones 3 y 4 los huevecillos estuvieron más ampliamente distribuidos verticalmente con respecto a las demás estaciones, ésto como consecuencia de la inestabilidad en la columna de agua, que se manifiesta por una reducción en su estratificación, la falta de una termoclina bien marcada y a la susceptibilidad de los huevos a la mezcla turbulenta (Conway *et al.*, 1997). Esto es coincidente con Olivar (1990), quien menciona que *M. muelleri* en el Norte de Benguela desova durante periodos activos de surgencia.

Durante un evento de surgencia, se crea turbulencia inducida por el viento, la cual juega un papel importante en la disponibilidad del alimento para la primera alimentación de las larvas. Rothschild y Osborn (1988) describen la importancia de condiciones turbulentas para incrementar la probabilidad de contacto entre depredador y presa. Sin embargo, el viento que crea la turbulencia también tiene un efecto en el transporte del agua superficial hacia fuera de la costa, el transporte actúa en una escala de tiempo muy grande e indirectamente puede causar mortalidad de larvas por el desplazamiento de ellas desde ambientes costeros favorables. El transporte de huevos y larvas junto con un incremento en la intensidad de la surgencia es a menudo citado como una causa de mortalidad larval

---

(Bakun y Parrish, 1980). A este respecto, Olivar *et al.* (1992) consideran que las especies que se reproducen en periodos y áreas de surgencia activa han desarrollado una estrategia de distribución vertical amplia, con poca concentración de huevos y larvas en la capa superior de la columna de agua, para evitar el movimiento hacia fuera de la costa de estadios tempranos.

Cury y Roy (1989) mencionan que cuando la intensidad de la surgencia se incrementa de débil a moderada tendrá un efecto positivo en el reclutamiento, debido a que la producción primaria incrementada mejora la disponibilidad de alimento, es decir la probabilidad de encuentro entre la larva y la partícula alimenticia se incrementa como resultado de la turbulencia. En tanto que una fuerte turbulencia generada por la velocidad del viento tendría un efecto negativo en la sobrevivencia larval y por lo tanto en el éxito del reclutamiento, debido a que el alimento y los parches de larvas se dispersan (Peterman y Bradford, 1987)

Ware y Thompson (1991) sustentan la existencia de una ventana ambiental óptima para el reclutamiento de la sardina del pacífico en un rango de velocidad del viento de 7-8  $\text{m s}^{-1}$ . No obstante, Cury y Roy (1989) sugieren que en un área de surgencia, ésta beneficia al reclutamiento cuando la velocidad del viento se sitúa entre 5-6  $\text{m s}^{-1}$ , por arriba de este valor la turbulencia tiene un efecto negativo en el reclutamiento, lo cual confirma la existencia de una ventana ambiental óptima para el reclutamiento.

En cuatro diferentes áreas de surgencia los picos de desove de la mayoría de los peces coinciden con velocidades de viento de alrededor de 6  $\text{m s}^{-1}$ . *M. muelleri* desovó posiblemente cuando la velocidad del viento fue menor a este valor. Durante el evento de surgencia en áreas donde la velocidad del viento es aproximadamente 6  $\text{m s}^{-1}$ , considerado como el máximo valor óptimo para el reclutamiento; el desove tiene lugar en este periodo

---

para beneficiarse de la producción alimenticia enriquecida. En cambio, en áreas donde la velocidad del viento es más alta que el valor umbral ( $6 \text{ m s}^{-1}$ ) el desove ocurre fuera del área de surgencia o cuando el afloramiento es mínimo. Esto minimiza el efecto negativo de la fuerte mezcla del viento en la sobrevivencia larval. En general, en los peces pelágicos costeros el mayor esfuerzo reproductivo ocurre cuando el efecto de los factores limitantes para el éxito del reclutamiento son minimizados. Desde el punto de vista evolutivo este patrón puede ser interpretado como la respuesta de una adaptación a largo plazo de reproducción al ambiente para maximizar el éxito del reclutamiento

Para las estaciones oceánicas, las cuales están más estratificadas se realizaron dos experimentos numéricos uno en donde debajo de la termoclina el valor del coeficiente de difusión turbulenta es un décimo de su valor en la capa superficial, al cual corresponden los resultados presentados. En el segundo experimento, en la termoclina se tiene un mínimo en el valor de dicho coeficiente, los resultados en ambos experimentos fueron similares.

---

## CONCLUSIONES

- El modelo de advección-difusión simuló satisfactoriamente la distribución vertical de huevecillos de *Maurolicus muelleri* en la región de Cabo Columbine.
- La distribución vertical de huevecillos de *M. muelleri* en la región oceánica es influenciada básicamente por la difusión turbulenta inducida por el viento. Mientras que en la región frontal y zona costera, tanto la difusión turbulenta, como la advección vertical juegan un papel importante.
- En la zona oceánica donde la concentración de huevecillos es baja, el perfil de dicha concentración tiene una distribución normal, mientras que en la zona frontal donde se presenta la máxima concentración y la advección es importante, se tiene un máximo superficial.
- En las estaciones oceánicas el desove puede ocurrir en la capa de la termoclina y abajo de ella, en tanto que en la zona frontal el desove se lleva a cabo básicamente abajo de la termoclina.
- El desove en la región oceánica ocurre en una capa de mayor espesor y a mayor profundidad que en la zona frontal.
- La función escalonada describe mejor la región de desove en la zona oceánica. Mientras que en la zona frontal la función unimodal es más adecuada como condición inicial.
- Excepto en la región oceánica, la solución numérica que mejor describe las observaciones fue la obtenida alrededor de 6 horas.
- El tiempo que toma el modelo en alcanzar la distribución observada depende principalmente de la profundidad y espesor de la capa de desove y de la turbulencia.

- 
- El modelo permite observar que *M. muelleri* ha desarrollado una estrategia adaptativa para desovar en zonas de surgencia activa cuando el viento no excede los  $7 \text{ m s}^{-1}$ .
  - Desde el punto de vista evolutivo, en los peces que desovan en áreas de surgencia el mayor esfuerzo reproductivo ocurre cuando el efecto de los factores limitantes para el éxito del reclutamiento son minimizados.

---

## REFERENCIAS

- Armstrong, D. A., B. A. Mitchell-Ines, F. Verheye-Dua, H. Waldron, y L. Hutchings. 1987. Physical and biological features across an upwelling front in the southern Benguela. *In: The Benguela and Comparable Ecosystems*. Payne, A. I. L., Gulland, J. A. and K. H. Brink (Eds). *S. Afr. J. mar. Sci.* 5:171-190.
- Armstrong, M. J. y R. M. Prosch. 1991. Abundance and distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* in the souther Benguela System. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 10: 13-28.
- Bakun, A. 1993. The California Current, Benguela Current, and Southwest Atlantic Shelf Ecosystems: a comparative approach to identifying factors regulating biomass yields. *In: Cole, T. J. F. y McGlade, J.* 1998. Temporal and spatial patterning of sea surface temperature in the Northern Benguela upwelling system: possible environmental indicators of clupeoid production. *S. Afr. J. mar. Sci.* 19: 143-157.
- Bakun, A. y R. H. Parrish. 1980. Environmental inputs to fishery population models for Eastern boundary current regions, p. 67-104. *In G. D. Sharp (ed.) Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. IOC Workshop Rep. 28.*
- Boehlert, G.W., C. D. Wilson, y K. Mizuno. 1994. Populations of the Sternoptychid Fish *Maurolicus muelleri* on Seamounts in the Central North Pacific. *Pacific. Sci.*, 48(1):57-69.
- Botsford, L., J. P. Castello, G. Esqueda, J. Field, A. García, Y. A. Green, H. Nakata, P. E. Smith y P. T. Strub. 1995. Retention and transportation processes. *In: Green, R. Y. A. y C. A. Hinojosa.* 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *J. Plankton Res.* 19(8): 957-968.
- Brink, K. H. 1987. Upwelling Fronts: Implications and unknowns. *S. Afr. J. mar. Sci.* 5:3-9.
- Buffoni, G. y A. Cappelletti. 1996. Advection-diffusion processes and residence times in semi enclosed marine basins. *Int. J. Numer. Methods Fluids*, 22(12): 1207-1229.
- Cambalik, J. J., D. M. Jr. Checkley, y D. Kamykowski. 1998. A new method to measure the terminal velocity of small particles: A demonstration using ascending eggs of the Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*). *Limnol. Oceanogr.*, 43(7): 1722-1727.
- Conway, P. D. V., S. H. Coombs y C. Smith. 1997. Vertical distribution of fish eggs and larvae in the Irish Sea at southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 54: 136-147.
- Coombs, S. H., C. A. Fosh, y M. A. Keen. 1985. The buoyancy and vertical distribution of eggs of sprat (*Sprattus sprattus*) and pilchard (*Sardina pilchardus*). *J. mar. boil. Ass. U. K.* 65: 461-474.

- 
- Coombs, S. H., J. H. Nichols, D. V. P. Conway, S. Milligan y N. C. Halliday. 1992. Food availability for sprat larvae in the Irish Sea. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 72: 821-834.
- Coombs, S. H., D. B. Robins, D. V. P. Conway, N. C. Halliday y A. J. Pomroy. 1994. Suspended particulates in the Irish Sea and feeding conditions of fish larvae. *Mar. Biol.* 118: 7-15. In: Conway, P. D. V., S. H. Coombs y C. Smith C. 1997. Vertical distribution of fish eggs and larvae in the Irish Sea at southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 54: 136-147.
- Cury, P. y C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46(4): 670-680.
- Cushing, D. H. 1982. Climate and fisheries. Academic Press. London.
- De Young, B., J. Anderson, R. J. Greatbatch y P. Fardy. 1994. Advection-diffusion modelling of larvas capelin (*Mallotus villosus*) dispersion in Conception Bay, Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51(6): 1297-1307.
- Flores-Coto, C. y U. Ordoñez-López. 1991. Larval distribution and abundances of Myctophidae, Gonostomatidae and Sternoptychidae from the southern Gulf of Mexico. In: (Ed.) Hoyt, R. D. Larva fish recruitment and research in the Americas: proceedings of the thirteenth annual fish conference, 21-26 May, Merida, Mexico 1989. *NOAA. Tech. Rep. NNIFS 95*, pp. 55-64.
- Font, J., J. Salat y J. Tintoré. 1988. Permanent features of the circulations in the Catalan Sea. *Oceanol. Acta.* 51-57. In: Palomera, I. 1991. Vertical distribution of eggs and larvae of *Engraulis encrasicolus* in stratified waters Mediterranean. *Mar. Biol.* 111: 37-44.
- Gamulin, T. y J. Hure. 1985. The distribution of midwater fish *Maurolicus muelleri* (Gmelin) eggs in the Jabuka Pit region of the Adriatic Sea. *P. S. Z. N. I., Mar. Ecol.* 6, 321-328. In: John, H. Ch. y M. Kloppmann. 1990. Are stock estimates of *Maurolicus muelleri* valid when based on egg counts in the upper 200 m ?. *Meeresforsch.* 32: 354-356.
- Gargett, A. E. 1984. Vertical eddy diffusivity in the ocean interior. *J. Mar. Res.*, 42: 359-393.
- Gjøsaeter, J. y K. Kawaguchi. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tech. Pap.* No. 193, 151 pp.
- Green, R. Y. A. y C. A. Hinojosa. 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *J. Plankton Res.* 19(8): 957-968.
- Hohendorf, K. 1968. Zur Schwebefähigkeit pelagischer Fischeier in der Ostsee. *Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch.* 19(3): 181-193.
-

- 
- Holligan, P. M. y D. S. Harbour. 1977. The vertical distribution of succession of phytoplankton in the western English Channel in 1975 and 1976. *J. mar. boil. Ass. U. K.* 57 (4): 1075-1093. In: Coombs, S. H., R. K. Pipe y S. E. Mitchell. 1981. The vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) and mackerel (*Scomber scombrus*) in the Eastern North Atlantic and North Sea. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 178: 188-195.
- Iles, T. D. y M. Sinclair. 1982. Atlantic herring: Stock discreteness and abundance. *Science*. 215: 627-633. In: Nakata, H. 1989. Transport and distribution of fish eggs and larvae in the vicinity of coastal fronts. *Réun. Cons. int. Explor. Mex.* 191: 153-159.
- John, H. Ch. y M. Kloppmann. 1993. The vertical distribution of eggs of *Maurolicus muelleri*. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 13: 161-174.
- Kingsford, M. J. y J. H. Choat. 1986. Influence of surface slicks on the distributions and onshore movements of small fish. *Mar. Biol.* 91: 161-171. In: Nakata, H., 1989. Transport and distribution of fish eggs and larvae in the vicinity of coastal fronts. *Réun. Cons. int. Explor. Mex.* 191: 153-159.
- Kullenberg, G. E. B. 1971. Vertical diffusion in shallow waters. *Tellus*, 23: 129-135.
- Kullenberg, G. E. B. 1976. On the vertical mixing and the energy transfer from the wind to the water. *Tellus*, 28: 159-165.
- Lasker, R. 1978. The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 173: 212-230. In: Cole, T. J. F. y J. McGlade. 1998. Temporal and spatial patterning of sea surface temperature in the Northern Benguela upwelling system: possible environmental indicators of clupeoid production. *S. Afr. J. mar. Sci.* 19: 143-157.
- Linkowski, T. B. 1983. Some aspects of biology of *Maurolicus muelleri* (Sternoptychidae) from the South Atlantic. *Int. Counc. Explor. Sea*, ICES-CM-1983/H:17. In: Boehlert, G.W., C. D. Wilson y K. Mizuno. 1994. Populations of the Sternoptychid Fish *Maurolicus muelleri* on Seamounts in the Central North Pacific. *Pac. Sci.* 48(1):57-69.
- Matear, R. J. y C. S. Wong. 1997. Estimation of vertical mixing in the upper ocean at Station P from chlorofluorocarbons. *J. Mar. Res.* 55(3): 507-521.
- Merrett, N. R. 1986. Biogeography and the oceanic rim: a poorly known zone of ichthyofaunal interaction. In: A. C., Pierrot-Bults, S., B. J. Van der Spoel y R. K. J. Rahrancand (Eds.), *Pelagic Biogeography, UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.* No.49 (Proceedings of an International Conference, The Netherlands, May/June 1985), pp.201-209.
- Myrberget, S. 1965. Distribution of mackerel eggs and larvae in the Skagerrak, 1957-1959. *Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders.*, 13 (8):20-28. In: Coombs, S. H., R. K. Pipe, y S. E.
-

- 
- Mitchell. 1981. The vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) and mackerel (*Scomber scombrus*) in the Eastern North Atlantic and North Sea. *Rapp. P.-v. Reün. Cons. Int. Explor. Mer.* 178: 188-195.
- Nakata, H. 1989. Transport and distribution of fish eggs and larvae in the vicinity of coastal fronts. *Reün. Cons. int. Explor. Mex.* 191: 153-159.
- Nihoul, J. C. J. 1982. Hydrodynamic Models of Shallow Continental Seas. Application to the North Sea. E. Riga Ed. Liège, Belgium. 198 pp.
- Olivar, M. P. 1990. Spatial patterns of ichthyoplankton distribution in relation to hydrographic features in the Northern Benguela region. *Mar. Biol.* 106: 39-48.
- Olivar, M. P. y P. Rubiés. 1987. Resultados preliminares sobre la distribución vertical del ictioplancton recogido en la campaña SNEC I (septiembre 1985). *Colln scient. Pap. Int. Common SE. Atl. Fish.* 14: 149-167. In: Olivar, M. P. 1990. Spatial patterns of ichthyoplankton distribution in relation to hydrographic features in the Northern Benguela region. *Mar. Biol.* 106: 39-48.
- Olivar, P. M., P. Rubiés y J. Salat. 1992. Horizontal and vertical distribution patterns of ichthyoplankton under intense upwelling regimes off Namibia. *S. Afr. J. mar. Sci.* 12: 71-82.
- Page, F. H., K. T. Frank y K. R. Thompson. 1989. Stage dependent vertical distribution of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) eggs in a stratified water column: observations and model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 (Suppl. 1): 55-67.
- Palomera, I. 1991. Vertical distribution of eggs and larvae of *Engraulis encrasicolus* in stratified waters Mediterranean. *Mar. Biol.* 111: 37-44.
- Parrish, R. H., A. Bakun, D. M. Husby y C. S. Nelson. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. In: Cole, T. J. F. y J. McGlade. 1998. Temporal and spatial patterning of sea surface temperature in the Northern Benguela upwelling system: possible environmental indicators of clupeoid production. *S. Afr. J. mar. Sci.* 19: 143-157.
- Payne, A. I. L., B. Rose y R. W. Leslie. 1987. Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the South African west coast marine environment. In: Payne A. Y. L., J.A. Gulland y K. H. Brink (Eds). *The Benguela and Comparable Ecosystems. S. Afr. J. Mar. Sci.* 5: 471-501.
- Peterman, M. R. Y M. J. Bradford. 1987. Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Science, N. Y.* 235(4786): 354-355.
- Prosch, R. M. 1991. Reproductive Biology and Spawning of the Myctophid *Lampanyctodes hectoris* and the Sternoptychid *Mauroliticus muelleri* in the Southern Benguela Ecosystem. *S. Afr. J. mar. Sci.* 10: 241-252.
-

- 
- Rasmussen, O. I. y J. Giske. 1994. Life-history parameters and vertical distribution of *Maurolicus muelleri* in Masfjorden in summer. *Mar. Biol.* 120: 649-664.
- Richards, W. J. y L. Vásquez-Yeomans. 1996. Ictioplankton. In: Gasca, R. y M. E. Suárez (Eds). *Introducción al Estudio del Zooplankton Marino*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACyT. México. 711 pp.
- Richardson, K., M. R. Heath. y N. J. Pihl. 1986. Studies of a larval herring (*Clupea harengus* L.) patch in the Buchan area. 1. The distribution of larvae in relation to hydrographic features. *Dana. Charlottenlund.* 6: 1-10.
- Roache, P. J. 1985. Computational fluid dynamics, Hennosa Publishers. Albuquerque, New Mexico 446 pp.
- Robertson, D. A. 1976. Planktonic stages of *Maurolicus muelleri* (Teleostei: Sternoptychidae) in New Zealand waters. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 10, 311-328. In: John, H. Ch. y M. Kloppmann. 1990. Are stock estimates of *Maurolicus muelleri* valid when based on egg counts in the upper 200 m ?. *Meeresforsch.* 32: 354-356.
- Rothschild, B. J. y T. R. Osborn. 1988. Small-scale turbulence and Plankton contact rates. *J. Plankton Res.* 10:465-474.
- Russell, F. S. 1976. The eggs and planktonic stages of British Marine Fishes. Academic Press, London, 524 pp. In: Coombs, S. H., R. K. Pipe y S. E. Mitchell. 1981. The vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) and mackerel (*Scomber scombrus*) in the Eastern North Atlantic and North Sea. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 178: 188-195.
- Scrope-Howe, S. y D. A. Jones. 1986. The vertical distribution of zooplankton in the western Irish Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 22 (6): 785-802.
- Senta, T. 1965. Importance of drifting seaweeds in the ecology of fishes. *Fish. Res. Ser.* 13, Japan Fish. Resour. Conserv. Ass. Tokyo. 55 pp. In: Nakata, H., 1989. Transport and distribution of fish eggs and larvae in the vicinity of coastal fronts. *Réun. Cons. int. Explor. Mex.* 191: 153-159.
- Shelton, P. A. 1979. The effect of environmental factors on spawning and recruitment of the anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist compared with the lightfish *Maurolicus muelleri* (Gmelin). M. Sc. Thesis, University of Cape Town. 75 pp.
- Shelton, P. A. y S. L. Davies. 1979. Occurrence of lightfish off the Cape coast. *S. Afr. Shipp. News Fishg Ind. Rev.* 34 (6): 28-29.
- Streeter, V. L. 1961. Handbook of fluid dynamics. McGraw-1111 book Company, Inc. New York. 1190 pp.
- Sundby, S. 1983. A one-dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. *Deep-Sea Res.* 30(6A): 645-661.
-

- 
- Sundby, S. 1991. Factors affecting the vertical distribution of eggs. *ICES mar. Sci. Symp.*, 192: 33-38.
- Thorpe, S. A. 1984. A model of the turbulent diffusion of bubbles below the sea surface. *J. Phys. Oceanogr.*, 14: 841-854.
- Ware, D. M. y R. E. Thompson. 1991. Link between long-term variability in upwelling and fish production in the northeast Pacific Ocean. *Can. J. Fish aquat. Sci.* 48(12): 2296-2306.
- Weiss, G., G. Hubold, y T. A. C. Bonecker. 1988. Eggs and larvae of *Maurolicus muelleri* (Gmelin, 1789)(Teleostei, Sternoptychidae) in the Southwest Atlantic. *Meeresforsch.* 32 (1): 53-60.
- Westgard, T. 1989. Two models of the vertical distribution of pelagic fish eggs in the turbulent upper layer of the ocean. *Papp. P.v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer.* 191: 195-200.
- Williams, R. y P. J. B. Hart. 1974. Vertical and seasonal variability of fish eggs and larvae at ocean weather station "India". In: John, H. Ch. y Kloppmann, M., 1990. Are stock estimates of *Maurolicus muelleri* valid when based on egg counts in the upper 200 m?. *Meeresforsch.* 32: 354-356.
- Wolanski, E. y W. M. Hamner. 1988. Topographically controlled fronts in the ocean and Their biological influence. *Science.* 241: 177-181.
- Zaitsev, Y. P. 1971. Marine neustonology. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 207 pp. In: Coombs, S. H., Pipe, R. K. y Mitchell, S. E., 1981. The vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (*Micromesistius poutassou*) and mackerel (*Scomber scombrus*) in the Eastern North Atlantic and North Sea. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer.* 178: 188-195.