

# Substratu gogorreko bentos itsastarra (I): hainbat aniztasunen gunea

*Santiago Pagola Carte*

Zoologia eta Animalia Zelulen Dinamika Saila  
Euskal Herriko Unibertsitatea  
644 P.K.; 48080 BILBAO  
ggbpacas@lg.ehu.es

**Laburpena:** Ekologian itsas substratuak sailkatzeko «gogor/bigun» dikotomia erabili ohi da. Artikulu honetan substratu gogor edo harritsueto bentosaren hainbat ezaugarri azalduko dira. Ideien antolaketa eta garapenerako, komunitate hauen aniztasuna ardatz nagusizat harturik, ondoko ikuspuntu hirukoitzari jarraiki zaio: 1. bizidunen aniztasuna: itsas bentosaren osagaiak eta animalia eta landareen dibertsitatea aurkeztuko dira; 2. fenomeno aniztasuna: substratu gogorreko bentosean sortu edo garapen handia izan duten ekologiaren hainbat hipotesi edo kontzeptu bateratzaile (giltzarri-espezieak, perturbazio ertainen hipotesia, aldizkako egoeren hipotesia eta hornidura-ekologia) eta bertan oso nabariak suertatzen diren beste hainbat fenomeno (zonazio bertikala, kolonialismoa, sesilitatea eta suspentsiborismoa) azalduko dira; 3. ingurune aniztasuna: espazioaren erabilerarekin lotutako estrategiak edota marearteko eta mareazpiko ingurune arteko ezberdintasunak aztertuko dira.

## **SUBSTRATU GOGORREKO BENTOS ITSASTARRA. OROKORTASUNAK**

Edozein ur-sisteman, substratuarekiko estuki lotuta bizi diren organismoen multzoari bentos deritzo. Substratuaren gaineko bizidunak direnean, epibentos berba erabiliko dugu eta substratuaren barnean bizi baldin badira, endobentos berba. Hortaz, komunitate bentikoek, kokapen topografiko finkoa izaten dute eta, uretako komunitaterik egonkorrenzat eta helduentzat hartu ohi dira, bizi-ziklo luze samarreko espezieez osaturik baitaude [1].

Itsas bentos delako osagai biologikoaren kasuan ondoko bi bereizgarriak aipatu behar ditugu: 1. ur-zutabeko konpartimentuekin alderatuz, izaera «bidimentsionalagoa», zeren komunitate planktonikoak zein pelagikoak espazioaren hiru dimentsioetan hedatzen baitira ia eragozpenik gabe; 2. planktonarekiko mendekotasun funtzionala, bentosaren ekoizpen pri-

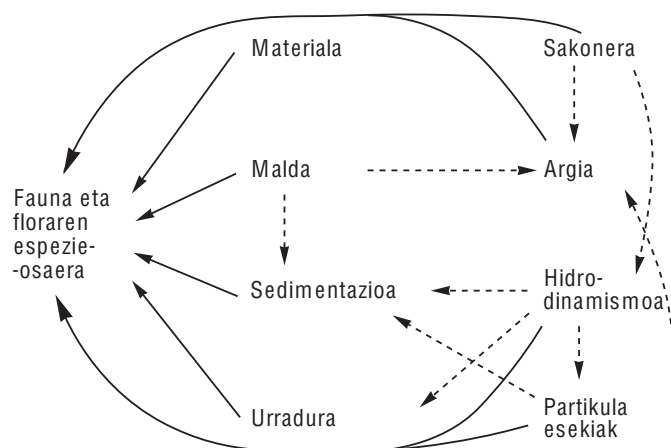
marioa urria izaten baita. Hortaz, bentosak, ekoizle baino kontsumitzaile gehiago edukirik, «ekoizpen-soberakinak» dituzten beste komunitate itsas-tarrak ustiatzean oinarrituko du bere iraupena. Izan ere, bentoseko ekoizle primarioez elikatzen den animalia-multzoa mugatu samarra da. Bestalde, bentoseko ekoizpen primarioaren zatirik handiena detritu modura sartzen da sistema planktonikoan [2, 3].

Substratu motari dagokiola, komunitate bentikoak bi taldetan sailka ditzakegu: 1. substratu gogor edo harritsuak, batez ere bizidun epibentikoez (xartatzaileak eta zulatzaileak barne) osaturik daudenak (1. irudia); 2. substratu bigunekoak edo jalkinetakoak, batez ere bizidun endobentikoez (endofaunalez, hain zuzen) osaturik daudenak [4]. Sailkapen hori aintzat hartuta ere, ikuspegi errealistagoa baina erabilera praktikoko murriztagokoa Raffaelli eta Hawkins-ena [5] dateke; egile horiek bentosaren inguruko ikerketetan «gogor/bigun» dikotomiari erreparatu arren, aipaturiko bereizketaren erlatibotasuna nabarmendu dute. Azken finean, substratu gogorak eta bigunak habitat-*continuum* baten muturrak baino ez dira, eta bai substratu gogorretan batzuetan gertatzen diren jalkin-metaketek [6] bai eta substratu bigunetan ager daitezkeen elementu harritsuak ere [7] ingurune ezberdinetako bizidunen bizikidetzak ekarriko dute hainbat kasutan.



**1. irudia.** Substratu gogorak normalean makroorganismo epibentikoek modurik trinkoenean betetako itsas habitatak dira. Bertan, algak eta animaliak, espezie sesilak nahiz lekuzaldatzaileak eta bizimodu murgildu edo urgaineratuak aurki daitezke. (Egilearen argazkia).

Hartnoll-ek [4] substratu gogorreko bentos itsastarraren egitura eta espezie-osaera mugatzen dituzten aldagai abiotiko nagusiak aurkeztu ditu (2. irudia). Sakonera, argiaren ezaugarriak eta intentsitatea, ur-higidura edo hidrodinamismoa eta ur-zutabearen dauden partikula esekien ugaritasuna aldagai estrintsekoztat har daitezke baina ondoko lauak aldiz, aldagai intrintsekoak dira: substratuaren ezaugarri fisiko-kimikoak (materiala), haren malda, azaleko materia partikulatu mehearen kantitatea eta material higikor urratzaileen metaketetatiko gertutasuna. Halaber, aldagai abiotikoez gain, badaude kontuan hartzeko beste hainbat faktore edo ezaugarri garrantzitsu, hala nola, espezieen arteko elkarrekintzak (herbiborismoa, harraparitza, lehiaketa, etab.), bizidunen errekrutatzearen eta finkapenaren ezaugarriak, espazio- edo denbora-aldakortasuna edota gizakiaren eragina [8].



**2. irudia.** Substratu gogorretako fauna eta floraren espezie-osaerari eragin diezaioketen aldagai abiotiko nagusiak eta haien arteko elkarrekintzak. Ezkerraldeko lauak faktore intrintsekoak diren bitartean, eskuinaldeko beste lauak faktore estrintsekoak dira. ([4] erreferentziatik hartua).

## 1. BIZIDUNEN ANIZTASUNA

Ikuspuntu ekologikotik, marearteko eta mareazpiko eremu harritsueta bizi diren organismoak zenbait unitate antzemangarritan sailka daitezke. Honela, Lewis ikertzaileak substratu gogorreko bentosean hiru osagai besterik ez ditu bereizi [9]: a) bizidun finkoak edo «espazio-betetzailer» nagusiak (animalia suspentsiboroak eta algak, bereziki); b) kimujaleak eta harrapariak (gastropodo eta ekinodermatu asko, adibidez); c) bizidun sekundarioak, aurrekoak baino txikiagoak eta «(a)» taldekoen mendekoak direnak, ez trofiki baina bai espazioari dagokiola (epiflora, epifauna, bibalbio-salden «infauna», etab.). Turner-en arabera eta espazioaren erabilera

kontuan harturik, hurrengo lau maila edo geruza aurki daitezke harkaitzeta-ko bentosean [10]: a) geruza primarioa, zuzenean azal harritsuaren gainean; b) geruza basala, azal harritsutik 10 cm baino gutxiagoko altueraraino; c) adaburu maila, substratutik 10 cm-tik gora; d) maila epifitikoa, algen azalaren gainean.

Ikuspegia edozein delarik, eremu harritsueta-ko itsas bentos ez-mikroskopikoak (beraz, makrobentosak) bi osagai biologiko nagusi hartzen ditu bere baitan: landareena, algez eta fanerogamo (landare lore-dun) gutxi batzuek osatua, eta animaliena, zeinak *phylum* ugariren nahiz ekologi-estrategia anitzen ordezkariak erakusten baititu. Faunari dagokionez, organismo bentiko gehienak ornogabeak dira, hainbat arrain ere itsas hondoen substratu-arekiko estuki lotuta bizi badira ere [11, 12]. Bestalde, flora argiaren esku-ragarritasunak mugatzen du; animaliak aldiz, argiztatu gabeko alde sakonetan bizirik iraun eta nagusiak izatera ere iritsi daitezke. Edonola, horrelako ingurune sakon eta kostaldetik urrundu samarretan, paisaia nagusia sedi-mentazio-lautada zabalak izaten dira eta ez hainbeste eremu arrokat-suak.

Kostal-de arrokat-suak, ordea, ingurune heterogeneoak dira, bertan alda-kortasun handiko komunitateak bizi baitira. Izan ere, bizidun sesil nahiz mugikorren eta bizimodu murgildu nahiz urgaineratuen sare korapilotsu batek egituratzen du komunitate hauen bizia [13]. Hortaz, aldakortasuna ekosistema hauen bereizgarritzat hartu izan da [14], eta espazio-heteroge-neotasuna, beren komunitate biologikoen eskala desberdinetan zeharreko egitura eta prozesuen eragile nagusitzat [15]. Zenbait egilek aipatu dute-nez, itsas kostalde harritsuaren eremua oso lerro mehe eta ia antzemanekin batzuek besterik ez lukete osatuko mundu-mapa batean. Hala ere, ez da erraz aurkituko beste habitatik kostalde horietakoa bezalako «bizi-oparota-suna» aurkezten duenik, eta are gutxiago, biziaren narotasun hori hainbeste motatako bizidunen aniztasunarekin bateratzen duenik ere [16]. Kostalde-habitat guztien artean, koralezko arrezifeez edota arrokez osatutakoak dira makroorganismoek modu trinkoenean betetzen dituztenak [17, 18, 19].

Bianchi eta Morri [20], hainbat iturritara jo ondoren, deskribatutako 137.000 espezie itsastar bizi zenbatzera iritsi dira (flora: 8.000 spp.; orno-gabeak: 116.500 spp.; ornodunak: 12.500 spp.), beste egile batzuek [21] bi urte lehenago 274.000 espezieko kopurua proposatu bazuten ere. Edozelan ere, argi dago makrofauna itsastarrak 100.000 espezie baino gehiago bil-tzen dituela. Kopuru ederra, baina ziuraski benetako dibertsitatearen %1a besterik ez [22, 23]. Horra hor, bada, ezagutzeko falta bide zaiguna. Bestalde, bizimodu ez-sinbiotikodun 29 *phylum*en artean, 28 bizi dira ozeanoetako uretan, lehorrean ordezkariarik 11k besterik ez duten bitartean [22, 24, 25]. Aipatutako 28 horietatik 13 habitat itsastarretan eta beste inon ez dira bizi eta guztiek dute ordezkari bentikoren bat behintzat [25]. Izan ere, espezie-aberastasuna osagai pelagikoan baino handiagoa izaten da bentosean. Itsas

dibertsitatearen zatirik handiena, lehorreko inguruneetan bezala, ornogabeei dagokie. Ingurune lehortar eta itsastarren arteko desberdintasunik nabarierena, ordea, Insecta klasean datza: itsasoan ia ez da agertzen baina lehorrean berak monopolizatu du dibertsitate biologikoa.

## 2. FENOMENOEN ANIZTASUNA

Azken hamarkadetan zehar, kostalde harritsuak ekologi ikerketa ugariaren gunea izan dira eta, horrela, ekologiaren hainbat kontzeptu bateratzailearen hazkuntza-ingurunea ere. Kontzeptu horien artean, giltzarri-espeziearena (*keystone species*) [26], perturbazio ertainen hipotesiarena (*intermediate disturbance hypothesis*) [27, 28] edota, itsasoan garraio fisikoak duen garrantzia gero eta egiaztatuago dagoelarik, hornidura-ekologiarena (*supply-side ecology*) [29]. Halaber, substratu gogorreko bentosean, bertan oso nabariak edo, batzuetan, berezkoak diren fenomenoek beste sorta bat ere aurki daitezke, hala nola, zonazio bertikala, kolonialismoa, sesilitatea eta suspentsiborismoa.

**Giltzarri-espezie** delako berba, beren tamaina, forma, ugartitasun edota jarduerarengatik komunitatearen osakeran eragin handia izan dezaketenez bizi-dunak izendatzeko erabili da [6]. Hasiera batean kontzeptua harrapari haragijaleak aintzat harturik garatu bazen ere, denboraren poderioz, zabalduz joan zen. Hala ere, usuena da terminoa bere jarduera trofikoa dela medio, elika-katean «goitik beherako» kontrola daukan mota bateko zein besteko kontsumitzaileentzat gordetzea [30]. Substratu harritsuaren bentosean hobe-kien ikerturiko giltzarri-harraparietan (*keystone predator*) ezin aipatu gabe utzi itsas izarrak (Echinodermata Asteroidea) eta bibalbio-populazioen gainean duten eraginak [ikus xehetasunak 1, 5, 22 eta 31 erreferentzietan].

**Perturbazio ertainen hipotesia** ulertzeko, inguru teoriko zabalago batean kokatu behar dugu. Izan ere, perturbazioek, berrezarpenak eta lehiaketak komunitateen antolaketarako garrantzi handiko ondorioak dituen zikloa osatzen dute, bereziki itsas bentosean. Hortaz:

a) Perturbazio fisikoen (olatuak, enbatak, lehorteak...) nahiz biologikoen (harraparitza, herbiborismoa...) eraginez, substratuan eremu irekiak edo soilguneak sortzen dira, eta hauek ezarpen-baldintza egokiak eskaintzen dizkiete segida ekologikoaren hasierako espezieei. Ondorioz, heterogeneotasun espaziala emendatu eta espezie gutxi batzuen substratu-monopolizazioa eragozten da. Begibistakoa denez, tokiari dagokion segida ekologikoaren etapa guztien «adabaki-mosaiko» baten antzeko zerbait sortuko da horrela. Substratu harritsuaren bentos itsastarrean oso nabaria suertatzen da fenomeno hau, bestela espazialki mugatuta leudekeen espezie kopuru oso altuak izatera iristen baita [17, 32, 33, 34] (3. irudia).



**3. irudia.** Perturbazio fisiko nahiz biologikoen eraginez substratuan soilguneak sortzen direlarik, hasiera ematen zaio segida ekologikoari. Ondorioz, heterogeneotasun espaziala emendatu eta espezie gutxi batzuen substratu-monopolizazioa eragozten da, irudiak erakusten duen bezalako «mosaikoak» agertuz. Intentsitate ertaineko perturbazioek maximizatu egiten dute espezie-dibertsitatea horrelako prozesuei esker. (Egilearen argazkia).

b) Perturbazioek eragindako ondorioen artean, lehiaketan menderatzai-leak diren espezieen ugaritasuna edota biomasa erlatiboaren murrizpena da ezagunenetako bat. Horrexegatik hain zuzen aztertu izan dira perturbazioen komunitate biologikoen gaineko eraginak komunitate horien dibertsitatearen aldetik bereziki [35]. Testuinguru honetan kokatu behar dugu Connell ikertzaileari [27] egotzen zaion aipaturiko perturbazio ertainen hipotesiaren jatorria eta garapena. Hipotesi horren arabera, intentsitate ertaineko perturbazioek espezie-dibertsitatea maximizatzen dute, zeren eta perturbazio-maila baxuak direnean espezie nagusiek (beti ere lehiaketaren ikuspuntutik) mendeko espezieak kanpoan uzten dituzten bitartean, perturbazio-maila altuetan suntsipen lokalak gerta baitaitezke [36]. Esan beharra dago hipotesiaren garapenean gehien lagundu duten landa-saio eta lanak marearteko eremu arroksuetako harraparien eta herbiboroen ingurukoak izan direla.

Komunitateen dibertsitatearen araberrako antolaketari buruzko hipotesiak aurkako bi ikuspuntutatik taldekatu ohi dira: oreka hipotesiak eta ez-oreka hipotesiak [27, 28]. Perturbazio ertainen hipotesia ez-oreka hipotesien (edota oreka dinamikoaren hipotesien) artean dago. Multzo honetako hipotesien arabera, komunitatearen espezie-osaera nekez aurkitzen da orekatuta eta dibertsitate lokal altuak espezie-osaera hori etengabe aldatzen denean baino ezin lor daitezke. Etengabeko espezie-aldaketa bai perturbazio bortitz eta berehalakoek bai eta mailaz mailako aldaketek ere eragin dezakete.

Halaber, perturbazio ertainen hipotesia Menge eta Sutherland-en [37] komunitateen erregulazio-ereduaren baitan koka daitezke. Aipatutako ere-

duari jarraiki, perturbazioen, lehiaketaren eta harraparitzaren garrantzi erlatiboa, maila trofikoaren, errekrutamenduaren eta inguru-baldintzen araberakoak dira modu auresangarrian.

c) Garrantzi handiko perturbazioek komunitate biologiko bat egoeraz aldaraz dezakete eta egonkorrago suertatzen den beste oreka berri baterantz eramanez, Sutherland-en [38] **aldizkako egoeren hipotesiak** aurreikusten duen bezala. Substratu harritsuak dagokiela, Dye-k [39] adierazi du epe luzeko egonkortasuna engainagarria den bezala, komunitateen iraupena zenbait egoera itxuraz egonkorretan datzala.

**Hornidura-ekologia** terminoa Lewin-ek [29] sortu eta lehenengo aldiz erabili zuen, propagulu edo larba berrien iristea eta iriste edo ekarpen horrek komunitate irekietako espezieen ugaritasunean nahiz espezieen arteko elkarrekintzetan daukan eragina izendatzeko. Hortaz, banako berrien sarrearen menpe dauden komunitateen barruko dinamikaren elementuak identifikatzen saiatu dira ekologoak ikuspuntu honetatik. Horrela ulerturiko «larba-horniduraren» komunitateen gaineko eragina aztertu duten ikerketetan, gertakizun estokastikoen kostalde arrokatuen bentosaren egituraketarako duten garrantzia azpimarratu da. Dirudienez, barneko antolamendufenomenoek (elkarrekintza biologikoen zein perturbazio fisikoen) eragin bortitzagoa dutela errekrutez asetako komunitateetan larba-ekarpen muga-tuagokoetan baino. Beste komunitate asegabe hauek aldiz, zorizko prozesuen mendekotasun handiagoa erakusten bide dute [5, 29] (4. irudia).



**4. irudia.** Indar abiotikoen gain, faktore biotikoen eraginak ere oso konplexuak izaten dira substratu harritsuaren bentosaren. Hornidura-ekologiaren ikuspuntutik, larba berriak iristea ondorio erabat desberdinak izan ditzake komunitateetan, hauek errekrutez aseta ala asegabe daudenean. Azken kasuan, larbekin erlazioaturiko zorizko prozesuen menpe suertatuko dira. Argazkiko itsas ezkurak animalia ohikoak izaten dira gai hauei buruzko ikerketetan. (Egilearen argazkia).

Itsas alga eta animalia bentikoen banaketa bertikala ez da edonolakoa izaten, eta **zonazioa** da horren agerpenik agerikoena (5. irudia). Hitz honen bidez, bizidunen zenbait gerriko edo lerro horizontalen araberako antolaketa eman nahi da aditzera. Ekosistema itsastarretako eta ez beste inongo ezaugarria ez bada ere, kostaldeko eremu harritsueta oso fenomeno nabarmena eta espazialki kondentsatua suertatzen da [40]. Stephenson senar-emazteek, Hegoafrikako kostalde arrokatuak sakonki ikertu eta mundu zabaleko hainbat kostalde ere aztertu ondoren, zenbait zonazio-patroi unibertsal atzeman eta 1949an argitaratu zituzten [ikus 5, 40]. Dagoeneko klasiko bihurtu den ikerketa-lan horretan ondoko alde nagusiak bereizita zeuden: a) zerrenda supralitoralak, likenez, zianobakterioez eta barraskilo txikiez osatua; b) zona mediolitoralak, zabal samarra eta zeinean usuena baita zirripedioak edota bibalbioak nagusiak izatea; hau ere oso eremu konplexu eta aldakorra da ordea; c) zerrenda infralitoralak, estuagoa eta alga errodofizeoek menderatua, askotan alga laminarialez edo, hego hemisferioko zenbait aldetan bezala, aszidia handiez ere osatua. Hiru zerrenda edo gerriko litoral hauei Lewis-en [41] «zerrenda litoralak», «zona eulitoralak» eta «zerrenda sublitoralak» sinonimoak dagozkie, hurrenez hurren.



**5. irudia.** Zonazioa bizidunen zenbait gerriko edo lerro horizontalen araberako antolaketa da, eta kostaldeko harkaitzetan oso nabarmena suertatzen da. Argazkian zerrenda mediolitoralak edo eulitoralak besterik ageri ez bada ere, bertako azpizerrendak edo gerrikoak ikus daitezke kolorazioari erreparatuz gero. (Egilearen argazkia).

Zonazioaren ikuspuntuaren eragozpenik handiena hauxe dugu: behatzen diren komunitate biologikoen kokapen erlatiboetan eta ez aurretik zehazturiko inongo marea-mailetan oinarriturik izatea. Horrekin lotuta, olatuek zerrenda horizontalen zabaleraren gainean duten eragina oso nabaria izaten da. Era berean, aipagarriak dira zonazio-patroien desberdintasun bio-



geografikoak, eskualde edo area biogeografiko desberdinetako zerrenda berebean ondoko komunitate motak aurki baitaitezke: a) komunitate uniformeak, espezie berberetz osatuak; b) komunitate paraleloak, estuki ahaideturiko espezieez osatuak; c) komunitate isomorfikoak edo konbergen-teak, osatzen dituzten espezieak ez-ahaideturik edo oso urrutian ahaideturik egonik, antzeko itxura aurkezten dutenean; d) komunitate anisomorfikoak, taxon nagusiek ezaugarri funtzional berdin batzuk besterik aurkezten ez dituztenean [40].

Bestalde, zonazio-eskemetako goiko aldean mugak ingurune-muturren aurreko tolerantzia desberdinek, eta beheko mugak elkarrekintza biologikoen eraginek baldintzatzen dituztelako ustea itsas ekologoen artean oso zabalduta egotera iritsi bada ere, badirudi ez dela guztiz (edo beti) zuzena.

**Sesilitatea** substratu gogorreko bizidun gehien bereizgarria da [22], ez soilik landareena. Eboluzioaren ikuspuntutik, makrofauna sesila metazooen talde ekologiko zaharrenetako bat dateke, honelako bizimodua substratuaren ezegonkortasunak eta irregulartasunak bultzatzen bide baituzte [42]. Bizimodu sesilerako moldapenen artean, ondokoak aipa daitezke: ugalketa asexuala, hermafroditismoa, hazkunde- eta errekrutamendu-tasa altuak, gorputz-zatien birsorkuntza edota larba bidezko barreiatzea [42]. Edonola, ez dira guztiak beti agertzen.

Animaliei dagokiela, sesil izateak abantailak eta desabantailak ditu. Abantailen artean, elikagai-iturri gisa partikula esekien «horniduraz» baliatzearen bidez lortutako energia-eraginkortasun handia nabarmen daiteke. Helburu horrekin, fauna sesila hazkunde-patroi adarkarietaranzko joera garatuz joan da. Mota horretako gorputz itxura egokia bide da ingurunea elikagaien iturri lausoa bailitza ustiatu ahal izateko. Testuinguru honetan, ezarri eta hazteko espazioa janaria bezain baliabide ezinbestekoa suertatzen da [2, 13]. Hala eta guztiz ere, espazioarekiko lehiaketa ez da epe motzetan begibistakoa izaten substratu gogorreko bentosean; aitzitik, hainbat estrategia eta portaera biltzen dituen fenomeno motela dela esan daiteke [13]. Bestetik, sesilitatearen desabantaila nagusia mugikortasunaren eskasia edo eza dateke, elikagaien, bikotearen edota erruteko nahiz gordetzeko aterpeen bilaketan murrizpenak baitakarzkie animaliei.

**Kolonialismoa** oso ohizkoa izaten da itsas bentosean eta substratua «betetzeko» gaitasuna edo trebetasuna emendatzeko balio duen moldapen-ezaugarritzat hartu behar da [42]. Substratu harritsuari dagokiola, marearteko goiko eta erdiko aldeetan, animalia bakartiak nagusitzen dira, askotan zonazio-lerro desberdinak modu bereizgarrian monopolizatuz, eta marearteko beheko aldeetan zein mareazpikoetan aldiz, bizidun kolonialak [13, 33]. Jackson-ek [33] bi estrategien (bakartiaren eta kolonialaren) moldapen-esanahia aztertu zuen eta, marearteko eremuan animalia kolonialentzako txo-

ko edo ingurune egokiak animalia bakartientzakoak baino askoz ere murritzagoak zirela ondorioztatzeaz gain, animalia bakartietan kanpo-eskeletoa askoz ere usuagoa zela antzeman zuen.

Sesiliteari eta kolonialismoari estuki lotuta dagoelarik, **suspentsiborismo** delako janaria eskuratzeko sistema ur-inguruneetan baino ez da existitzen eta haren garrantzia bereziki nabarmena da komunitate itsastar bentikoeetan [43]. Gainera, substratu gogorretan, animalia suspentsiboro gehienak sesilak izaten dira, ingurune sedimentarioan ez bezala, eta bentosari esku-ragarri suertatzen zaion elikagai esekirik gehiena fitoplanktona izaten da [22]. Partikula esekiak harrapatzeko mekanismo ugari badaude ere, askotan «suspentsiboro» eta «iragazle» hitzak ez dira bereizten eta bata zein bestea erabiltzen da. Kontuan hartu beharko litzateke, ordea, iragazketa bidezko elikabidea suspentsiborismo mota bat besterik ez dela, hori bai, oso hedatuta dagoen mota. Munduan zeharreko kostalde arrokatsuetako suspentsibororik garrantzitsuenen artean, hainbat egilek [22] zirripedio eta bibalbioen nagusitasuna azpimarratu dute, eta azken horien artean, mitilidoena. Euskal Herrian ere, aipaturiko iragazleen garrantzia azpimarragarria dela konturatu gara (6. irudia).



**6. irudia.** Mundu zabaleko kostalde harritsueta, baita Euskal Herrian ere, zirripedioak eta bibalbio mitilidoak izan ohi dira suspentsiboro nagusiak. Irudiko bizidun guztiak (*Chthamalus* zirripedioak, *Mytilus* muskuiluak eta *Patella* lapak) ez-kolonialak dira, kontrakoa iruditzen diren arren. Gainera, lapak mugikorak dira, besteak ez bezala. (Egilearen argazkia).

### 3. INGURUNEEN ANIZTASUNA

Substratu harritsueta bizi diren espezieen espazio-eskakizunen arabera, Connell-ek (1985) ondoko sailkapena proposatu zuen: 1. espezie menderatzaileak, espezieen arteko lehiaketan edota ingurune-muturren aurrean gaitasun handiagoa dutenak; 2. espezie aterpetuak, horrelako gaitasunik gabekoak baina aterpe edo babes espaziala lortzen dutenak; 3. espezie iheslariak, zeintzuen babesa tenporala baita. Izan ere, substratu gogorretan hainbeste espezie elkarrekin nolatan bizi daitezkeen galdetzerik badago kasu askotan, eta erantzuna, arroken gaineko espazioa hain baliabide mugatu izanik, espezieek baliabide hori espazialki nahiz tenporalki banatu eta azpi-banatu egiten dutela ulertzean datza [17].

Azal harritsueta sorturiko mikrohabitat-ugaritasuna dela eta, bentoseko animalia-espezieak gutxienez zazpi multzotako estrategia ekologikoen barnean koka daitezke [2]:

1. espezie xartatzaileak, substratua estaltzen dutenak eta, alga kareduen antzera, azpiko harkaitzaren egitura aldatzera ere irits daitezkeenak (hainbat belaki, poliketo edota brio zoo adibidez);
2. espezie sedentarioak, substratuari irmoki lotuak (moluskuak eta krustazeoak batez ere);
3. jarduera mugatuko espezieak, denbora gehiena beste espezie batzuek eraiki eta utzitako zulo eta kofaduretan bizi direnak (poliketo, krustazeo, molusku eta ekinodermatu asko);
4. alga tartean higitzen diren eta frondeei atxikitzen zaizkien tamaina askotako espezieak (anfipodo eta isopodo anitz eta zenbait gastro-podo eta poliketo);
5. tamaina handiko espezie sesilak, algekin batera erdiko maila edo geruza osatzen dutenak eta algekin espazioarekiko lehian bizi ohi direnak (belakiak, knidarioak, brio zooak, aszidiak edo poliketo tubikolak);
6. tamaina handiko espezie mugikorak, gehienetan algen komunitateekin nolabaiteko lotura edo erlazioa izaten dutenak (haien artean hainbat dekapodo, molusku, ekinodermatu eta arrain).
7. espezie epibionteak, algen zein beste animalien gainean bizi direnak (hidro zoo, brio zoo edo poliketo askoren kasua).

Marearteko harkaitzek ingurunearen eta sistema biologiko baten arteko elkarrekintza aztertzeo aukera paregabea eskaintzen dute, zeren eta, itsasaldiek kontrako baldintzak eraginda ere, faunak ingurune horietan irauteko egiturari nahiz fisiologiari dagozkien espezializazioak garatu baititu [13]. Ildo honetatik, eta ingurune-heterogeneotasunaren harira, marearteko putzuek moldapen-prozesuen adibide oso interesgarriak erakutsi ohi dituzte [45].

Mareazpiko eremu arroksuen bentosa ezin izan zuten zehaztasunez aztertu 1960.eko hamarkada arte [31]. Urrutiko ikerketa-metodoak ez ziren egokiak suertatzen eta, soilik eskafandra autonomoaren edo SCUBAren (*Self-Contained Underwater Breathing Apparatus* delakoaren) garapen eta erabilera zabalari esker hasi ziren itsas ekologoak hondo harritsuaren konplexutasun espaziala zuzenean atzematen eta aintzat hartzen. Izan ere, zenbait egileren arabera [adibidez 31], sakonera txikiko ingurune sublitoralaren definizioak zehaztu beharko luke aipaturiko ekipamendua erabiliz bakarrik iker daitekeen aldea dela.

Ondorioz, mareazpiko eremu harritsueta kanpaina biologikoen historia mareartekoena baino askoz ere laburragoa da [46]. 1970.eko hamarkadatik aurrera urpeko ikerketa sorta zabalera ugaritzen hasi zen, marearteko inguruneetan lehenagotik burutzen zirenen parekoak, hain zuzen. Sakonera txikiko ingurune sublitorala iragaite-zonatzat hartu izan da, behaketa zehatz samarrak onartzen dituen ingurune litoralaren eta urrutiko laginketak eta besterik baimentzen ez dituen sakoneko bentosaren arteko iragaite-zonatzat, alegia. Oso eskualde konplexua eta heterogeneoa izaten da hau, eta, honela, berebiziko habitat-aniztasunak dibertsitate-balio oso altuak ekarri ohi ditu azalera ez oso handietan [31]. Sebentzatik ikertzaileak [34] ingurune sublitoralaren ondoko bereizgarriak proposatu ditu marearteko inguruneekin konparatuz: 1. zonazio-patroi zabalagoa, 10 metro baino gehiagoko zabalera izateraino ere irits daitezkeen zonak biltzen dituen; 2. zonak egituratzen dituzten espezie sesilen espazio-monopolizazio mugatuagoa; 3. uradura fisikoak sortutako soilguneen maiztasun baxuagoa eta arestian aipaturiko «adabaki-mosaikoa», atal txikiagokoa.

### **Esker onak**

J.I. Saiz Salinas-i, substratu gogorraren atea ireki eta nire sarrera bigundu izateagatik. Artikulua hobetu dutenei, K. Altonaga, A. Eloseggi, J.M. Txurruka eta I. Zabalari bereziki.

### **BIBLIOGRAFIA**

- [1] CASTRO, P. eta HUBER, M.E. 1997. *Marine Biology (second edition)*. WCB/McGraw-Hill, Boston.
- [2] ROS, J.D., ROMERO, J., BALLESTEROS, E. eta GIL, J.M. 1985. «Diving in blue water. The benthos». In: MARGALEF, R. (Ed.). *Key environments. Western Mediterranean*. Pergamon Press, Oxford.
- [3] DAME, R.F. 1996. *Ecology of marine bivalves. An ecosystem approach*. CRC Press, Boca Raton.
- [4] HARTNOLL, R.G. 1983. «Substratum». In: EARLL, R. eta ERWIN, D.G. (Edk.). *Sublittoral ecology*. Clarendon Press, Oxford.

- [5] RAFFAELLI, D. eta HAWKINS, S. 1996. *Intertidal ecology*. Chapman & Hall, London.
- [6] BALL, B.J., COSTELLOE, J., KÖNNECKER, G. eta KEEGAN, B.F. 1995. «The rocky subtidal assemblages of Kinsale Harbour (south coast of Ireland)». In: ELEFThERIOU, A. (Ed.). *Biology and ecology of shallow coastal waters*. 28 *EMB Symposium*. Olsen & Olsen, Fredensborg.
- [7] CUSSON, M. eta BOURGET, E. 1997. «Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighbouring intertidal endobenthic macrofaunal community». *Marine Ecology Progress Series*, **150**, 181-193.
- [8] DYE, A.H. 1998b. «Dynamics of rocky intertidal communities: analyses of long time series from South African Shores». *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **46**, 287-305.
- [9] LEWIS, J.R. 1976. «Long-term ecological surveillance: practical realities in the rocky littoral». *Oceanography and Marine Biology. Annual Review*, **14**, 371-390.
- [10] TURNER, T. 1985. «Stability of rocky intertidal surfgrass beds: persistence, preemption and recovery». *Ecology*, **66**, 83-92.
- [11] RIEDL, R. 1986. *Fauna y flora del mar Mediterráneo*. Omega, Barcelona.
- [12] HAYWARD, P.J. eta RYLAND, J.S. 1996. *Handbook of the marine fauna of North-West Europe*. Oxford University Press, Oxford.
- [13] HARRIS, V.A. 1990. *Sessile animals of the sea shore*. Chapman and Hall, London.
- [14] MENCONI, M., BENEDETTI-CECCHI, L. eta CINELLI, F. 1999. «Spatial and temporal variability in the distribution of algae and invertebrates on rocky shores in the northwest Mediterranean». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **233**, 1-23.
- [15] BLANCHARD, D. eta BOURGET, E. 1999. «Scales of coastal heterogeneity: influence on intertidal community structure». *Marine Ecology Progress Series*, **179**, 163-173.
- [16] BREHAUT, R.N. 1982. *Ecology of rocky shores*. *Studies in Biology*, 139. Edward Arnold Publishers (The Institute of Biology), London.
- [17] SEBENS, K.P. 1985b. «The ecology of the rocky subtidal zone». *American Scientist*, **73**, 548-557.
- [18] JAN, R.-Q., DAI, C.-F. eta CHANG, K.H. 1994. «Monitoring of hard substrate communities». In: KRAMER, K.J.M. (Ed.). *Biomonitoring of coastal waters and estuaries*. CRC Press, Boca Raton.
- [19] AIROLDI, L. 1998. «Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf». *Ecology*, **79**, 2.759-2.770.
- [20] BIANCHI, C.N. eta MORRI, C. 2000. «Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research». *Marine Pollution Bulletin*, **40**, 367-376.
- [21] SCHLACHER, T.A., NEWELL, P., CLAVIER, J., SCHLACHER-HOENLINGER, M.A., CHEVILLON, C. eta BRITTON, J. 1998. «Soft-sediment benthic community structure in a coral reef lagoon-the prominence of spatial heterogeneity and “spot endemism”». *Marine Ecology Progress Series*, **174**, 159-174.
- [22] LITTLE, C. eta KITCHING, J.A. 1996. *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, Oxford.
- [23] SNELGROVE, P.V.R. 1998. «The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments». *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1.123-1.132.

- [24] RAY, G.C. et al GRASSLE, J.F. 1991. «Marine biological diversity». *BioScience*, **41**, 453-457.
- [25] SNELGROVE, P.V.R. 1999. «Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats». *BioScience*, **49**, 129-138.
- [26] PAINE, R.T. 1966. «Food web complexity and species diversity». *The American Naturalist*, **100**, 65-75.
- [27] CONNELL, J.H. 1978. «Diversity in tropical rain forests and coral reefs». *Science*, **199**, 1.302-1.310.
- [28] SOUSA, W.P. 1979. «Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity». *Ecology*, **60**, 1.225-1.239.
- [29] LEWIN, R. 1986. «Supply-side ecology». *Science*, **234**, 25-27.
- [30] MENGE, B.A., BERLOW, E.L., BLANCHETTE, C.A., NAVARRETE, S.A. et al YAMADA, S.B. 1994. «The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat». *Ecological Monographs*, **64**, 249-286.
- [31] EARLL, R. et al ERWIN, D.G. 1983. *Sublittoral ecology*. Clarendon Press, Oxford.
- [32] DAYTON, P.K. 1971. «Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community». *Ecological Monographs*, **41**, 357-389.
- [33] JACKSON, J.B.C. 1977. «Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies». *The American Naturalist*, **111**, 743-767.
- [34] SEBENS, K.P. 1985a. «Community ecology of vertical rock walls in the Gulf of Maine, U.S.A.: small-scale processes and alternative community states». In: MOORE, P.G. et al SEED, R. (Edk.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder and Stoughton, London.
- [35] AUSTEN, M.C., WIDDICOMBE, S. et al VILLANO-PITACCO, N. 1998. «Effects of biological disturbance on diversity and structure of meiobenthic nematode communities». *Marine Ecology Progress Series*, **174**, 233-246.
- [36] HUSTON, M.A. 1994. «Non-equilibrium processes and the maintenance of local species diversity». In: HUSTON, M.A. 1994. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, London.
- [37] MENGE, B.A. et al SUTHERLAND, J.P. 1987. «Community regulation, variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment». *The American Naturalist*, **130**, 730-757.
- [38] SUTHERLAND, J.P. 1974. «Multiple stable points in natural communities». *The American Naturalist*, **108**, 859-873.
- [39] DYE, A.H. 1998a. «Community-level analyses of long-term changes in rocky littoral fauna from South Africa». *Marine Ecology Progress Series*, **164**, 47-57.
- [40] RUSSELL, G. 1991. «Vertical distribution». In: MATHIESON, A.C. et al NIENHUIS, P.H. (Edk.). *Ecosystems of the world, 24. Intertidal and littoral ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.
- [41] LEWIS, J.R. 1964. *The ecology of rocky shores*. Hodder and Stoughton, London.
- [42] SARÀ, M. 1986. «Sessile macrofauna and marine ecosystem». *Bollettino di Zoologia*, **53**, 329-337.
- [43] GILL, J.-M. et al COMA, R. 1998. «Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs». *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 316-321.

- [44] CONNELL, J.H. 1985. «Variation and persistence of rocky shore populations». In: MOORE, P.G. eta SEED, R. (Edk.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder and Stoughton, London.
- [45] EMSON, R.H. 1985. «Life history patterns in rock pool animals». In: MOORE, P.G. eta SEED, R. (Edk.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder and Stoughton, London.
- [46] HISCOCK, K. 1985. «Aspects of the ecology of rocky sublittoral areas». In: MOORE, P.G. eta SEED, R. (Edk.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder and Stoughton, London.