

Bertakoak ez diren kopepodo espezie planktonikoen eragina Euskal Herriko estuاریوetan

Ziortza Barroeta Legarreta

2021

Doktorego-tesia

Zuzendariak:

Dr. Fernando Villate

Dr. Ibon Uriarte

Landare Biologia eta Ekologia saila, Zientzia eta Teknologia Fakultatea,
Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU) eta Itsas Biologia eta
Bioteknologia Esperimentalen Ikerketa Zentroa (PiE-UPV/EHU)



Esker onak

This work was supported by the University of the Basque Country through grants to Consolidated Research Groups (GIU 16/69) and through a grant to carry out my Ph.D. (Convocatoria de Contratación para la Formación de Personal Investigador en la UPV/EHU 2016).

First of all, I would like to thank my supervisors Dr. Luis Fernando Villate Guinea and Dr. Ibon Uriarte Capetillo for their guidance and support during this PhD thesis. Also, to Dr. M^a Aranzazu Iriarte Gabicagogeascoa for her help especially with my English. To all the staff of the Research Centre for Experimental Marine Biology and Biotechnology Plentzia Marine Station (PiE-UPV/EHU) to let me make my experiments and make my stay very cozy. To Dr. Aitor Laza for helping and providing me with the phytoplankton cultivation.

Me gustaría agradecer a Fernando zodiac por todos los buenos momentos pasados en los muestreos, su ayuda, disposición y alegría incluso cuando el muestreo se volvía toda una aventura. A todos los alumnos que han pasado por el laboratorio durante mi estancia: Cristian, Ane, Elizabeth, Piyumi, Theo. Especialmente a Theo que, aunque me llamaba amaxu o jefa era él el que me ayudó un montón con R. No olvidaré todos los buenos momentos fuera del laboratorio y esperó ir a visitarte a Francia cuando la situación este mejor.

Unibertsitateko lagun guztiei ere eskerrik asko. Mikrobiologiako taldeari, Andoni, Xabi, Haize, Aitziber, Idoia, Leire, lehen urteetan elkarrekin bazkaltzen pasatu ditugun momentu onengatik. Era berean, Genetikako taldeari Mikel eta David, eta biologia zelularreko taldeari, Txema, Ainara, Nerea, Nagore, Erik, Ada, Nacho, Anthony. Antropologiako taldeari ere eskerrik asko, batez ere azken urteetan hartu ditugun kafeetan izandako momentu onengatik, Montse, Imanol, Nerea, Sonia. Baina batez ere Alvaro eta Estitxuri, zuek gabe nire esperentzia tesiarekin ez zen berdina izango. Eskerrik asko botatako barre guztiei, eraiki dugun laguntasunari eta momentu txarretan ere hor egon zaretelako niri laguntzen eta aholkuak ematen. Alvaro te lo repito para ti en castellano para que Estitxu no te tenga que traducir. Gracias a ti y a Estitxu, sin vosotros la experiencia que he vivido de la tesis no hubiera sido la misma. Gracias por las risas que nos hemos echado, por la amistad que hemos creado y por haber estado conmigo también en los momentos malos, ayudandome y dandome consejos.

Unibertsitatetik kanpoko nire lagun guztiei ere eskerrik asko, batez ere zuek aguantatu behar izan didazue nire tesiaren inguruko txapak. Txapak aguantatzearen lehenengo postuan zaude zu Iera, beti nire alboan laguntzen eta ni animatzen aurrera egiteko. Unai Arrese eta Oibar ez zarete atzean geratzen, nahiz eta gaiaz ezer jakin galdetu eta interesatu izan zarete eta elkartasuna eman didazue. Zuaegi taldeari ere eskerrik asko, Urtzi, Amaia, Estitxu (berriro), Garazi eta Iraide, pena guztiak Bilbon kañak hartzen itotzeagatik.

Unairi ere eskerrik asko, beti egin ahal dudala esateagatik eta ni lasaitzeagatik momenturik txarretan. Batez ere konfinamendu garaian, etxetik atera gabe eta tesiaren

Z. Barroeta Legarreta

azken urtean nire humorearen gora behera guztiak aguantatzearen. Azkenik eskerrik asko nire gurasoei, Aneri eta gainontzeko familiari, nahiz eta egiten dudana ez ulertu beti hor egoteagatik eta egin nahi dudana lortzen laguntzeagatik.

Eskerrik asko guztioi.

Aurkibidea

LABURPENA	i
ARGITALPENEN ZERRENDA	1
TESIAREN EGITURA	3
SARRERA OROKORRA	5
HELBURUAK	21
IKERKETA-EREMUA	23
METODO OROKORRAK	29
1. KAPITULUA: Bertakoak ez diren espezieen eta Hedatzen ari diren beste kopepodo espezieen kolonizazio-arrakastan eta zooplanktonaren gaineko eraginean desberdintasunak Bizkaiko Golkoko bi estuario kontrastagarritan	33
1.1 Sarrera	34
1.2 Metodoa	34
1.3 Emaidzak	35
1.4 Eztabaida	53
2. KAPITULUA: Kopepodo kolonizatzaileen eragina zooplanktonaren egituran eta dibertsitatean bi estuario kontrastagarritan: iritsi baino lehenagoko baldintzen mendekotasuna	61
2.1 Sarrera	62
2.2 Metodoa	63
2.3 Emaidzak	66
2.4 Eztabaida	82
3. KAPITULUA: Zooplankton komunitateen erantzuna Euskal estuarioetan sartutako kopepodo espezie berrien aurrean: nitxoen deskonposaketa ikuspuntutik	87
3.1 Sarrera	88
3.2 Metodoa	89
3.3 Emaidzak	91
3.4 Eztabaida	101
4. KAPITULUA: Bertakoak ez diren kopepodo espezieen okupazioa Euskal kostaldeko (Bizkaiko Golkoaren hego-ekialdea) estuarioetan 2019an	107
4.1 Sarrera	108
4.2 Metodoa	109
4.3 Emaidzak	112
4.4 Eztabaida	119
EZTABAIDA OROKORRA	125
ONDORIO OROKORRAK	131
ERREFERENTZIAK	133
ERANSKINAK	157

LABURPENA

Inbasio biologikoak biodibertsitatea galtzearen eta ekosistemen gaineko presioaren eragile nagusietako bat dira, eta eragin ekologiko eta ekonomiko handia dute (MEA (Millennium Ecosystem Assessment) 2005). Bertakoak ez diren espezieak (BEDE) inbaditzaileak bilaka daitezke eta bertako espezieak baztertu, bertako genotipoen galera sorraraziz, habitatak aldatuz, komunitateen egiturak aldatuz, kate trofikoaren ezaugarriak eraldatuz eta ekosistemen prozesuetan eraginez. Guzti horrek, ekosistemak eskaintzen dituen zerbitzuak kaltetuko lituzke eta ondorioz, gizakiaren osasunean eta ekonomian efektu negatiboak sortuko lirateke (Vila et al. 2010). Ekosistema itsastarren kasuan, eta egungo mundu globalizatuan, komertzioan, bidaietan eta garraioan sortu diren igoera handiek itsas inbasio biologikoak azkartu egin dituzte. Azkartasun hau estuarioetan nabarmenagoa izan da, estuarioek duten sentikortasuna dela eta (Frisch et al. 2006), itsas garraioak (lasta-urak), nabigaziorako kanalen eraikuntzak, akuikulturak eta akuariorfiliak bultzatuta (Katsanevakis et al. 2014).

Dibertsitate Biologikoari buruzko Hitzarmenak (CBD 2000) azpimarratzen du BEDE-ek dibertsitate biologikoan, habitatetan eta ekosistemetan duten eraginari buruzko azterlanak ugaritzea beharrezkoa dela, eta informazio guztia bildu eta zabaltzea, prebentzio eta suntsipen ekintzak ezartzeko. Europako Batasunaren kasuan, itsas estrategiari buruzko esparruzentzarauak (MSFD ingelesezko sigletan; “Marine Strategy Framework Directive”) itsasoko BEDEak Europako biodibertsitate eta ekosistemen osasunerako mehatxurik handiena direla dio. Adierazitako BEDE-en artean *Acartia tonsa* kopodo kalanoidea dago (Katsanevakis et al. 2014), kostako eta estuarioetako eremu berriak kolonizatu dituen (Frisch et al. 2006; Brugnano et al. 2011) sarrera antropikoaren eta/edo berezko hedapenaren bidez, oztopo geografikoak gainditzeko duen gaitasun handiagatik eta, batez ere, erresistentzia-estadioengatik (Belmonte eta Potenza 2001).

Euskal estuarioetan, 2001ean identifikatu zen lehen aldiz Bilboko estuarioan, eta denborarekin barne-estuarioiko kalanoide nagusia izatera iritsi zen (Aravena et al. 2009). Urdaibaiko estuarioan ere aurkitu zen. Baina ez da euskal estuarioetan behatutako BEDE kopepodo planktoniko bakarra, izan ere, beste bi BEDE kopepodo ere iritsi dira, *Oithona davisae* eta *Pseudodiaptomus marinus*, eta espezie horiek pixkanaka hainbat sistematarako hedatzen ari direla egiaztatuta da (Jha et al. 2013; Gubanova et al. 2014; Cornils eta Wend-Heckmann 2015; Sabia et al. 2015). Gainera, 2010. urtean hedatzen ari diren beste espezie batzuen presentzia hauteman zen (HADBE), *Calanipeda aquaedulcis* eta *Acartia bifilosa*, Bilboko estuarioan.

Garrantzitsua izan arren, *A. tonsa*ren biologiari eta ekofisiologiari buruzko bibliografia zabala badago ere (adibidez: Cervetto et al. 1999; Gaudy et al. 2000; Svetlichny eta Hubareva 2014), beste bi espezieei buruzko azterketak askoz urriagoak dira (Svetlichny et al. 2019, 2021), baita horiek ekosistemetan sartzearen arrazoei eta ondorioei buruzkoak ere (Katsanevakis et al. 2014; Sabia et al. 2015). Testuinguru horretan, ez zen ezagutzen BEDE eta HADBE-ek biodibertsitatean, jatorrizko zooplanktonaren ugaritasun eta banaketan eta nitxo ekologikoetan izan zezaketen eragina Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan, ezta Euskal Herriko beste estuario batzuetara zabaltzeko izan dezaketen aukera. Hori dela eta, doktorego-tesi honen proposamena alderdi horiek aztertzea izan zen, Euskal estuarioetan bertakoak ez diren kopepodo planktonikoek duten eragina ebaluatzeko eta espezie inbaditzaileek biodibertsitatean eta ekosistemen zerbitzuetan duten eragina orokorrean hobeto ezagutzen laguntzeko.

Azterketa hau egiteko, batez ere zooplanktonaren denbora serieetako eta oinarritzko ingurumen-faktoreetako datuak erabili ziren, 1997tik Bilboko (35, 34, 33, 30 eta 10 gatz-guneak) eta

Urdaibaiko (35, 33, 30 eta 26 gatz-guneak) gatz-gradientean zehar egiten ari den monitorizazio-programari dagozkionak. Zehazki, 1998-2015 ikerketa-aldiari dagozkion datuak erabili ziren. BEDE horien kolonizazioak denboran izan zuen eragina aztertzeke, ikerketa-aldia hiru zatitan banatu zen: 1. denbora-aldia (*A. tonsa* eta *O. davisae* agertu aurretik) 1998tik 2002ra, 2. denbora-aldia 2003tik 2009ra (*A. tonsa* eta *O. davisae* agertu ondoren, baina Bilboko estuarioan *P. marinus* agertu baino lehen) eta 3. denbora-aldia 2010etik 2015era (*P. marinus* Bilboko estuarioan agertu ondoren).

Tesi honen lehen kapituluaren helburua BEDE-en populazio-aldaketak, 1998-2015 bitartean, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioak kolonizatu ondoren aztertzea izan zen, eta BEDE horien eragina ebaluatzea eta alderatzea, kopepodo totalaren, zooplankton totalaren, espezie kongenerikoen eta zooplanktoneko beste osagai garrantzitsu batzuetan duten eragin kuantitatiboari eta efektuari dagokienez. Era berean, HADBE-ek Bilboko estuarioan duten eragina eta dinamika aztertzea. Horretarako, zooplankton-komunitatearen osagaietan urtetik urtera gertatzen diren dentsitate eta ugaritasun aldaketak aztertu ziren, eta horiek zooplankton totalera egiten zuten ekarpena kalkulatu zen bi estuarioetako gazitasun-gune bakoitzerako, ikerketa-aldi osoan. Azkenik, modelo gehigarri orokorren (GAM) bidez, taxon desberdinek zooplankton totalaren eta kopepodo totalaren dentsitatearen urte arteko aldaketetan duten eragina aztertu zen. Estuario bakoitzeko kopepodo eta zooplankton dinamikari taxon desberdinek egindako ekarpenari esker, ondoriozta daiteke, ardatz longitudinalean gazitasuna handitu ahala, espezie neritikoek espezie estuariotarrak ordezkatzeko zuzuntza. Horretaz gain, ondorioztatu zen espezie estuariotarrek gazitasun-ekarpen handiena 33 eta 33 baino gazitasun txikiagotan zutela, eta espezie neritikoek, berriz, 33 baino gazitasun handiagotan. Bilboko estuarioko barnealdeko gazitasunetan espezie nagusi bezala *A. clausi* kopepodo neritikoaren ordezkari, *A. tonsa* BEDE estuariotarra aurkitzea, *A. tonsa* kolonizatutako beste itsasadar eta kostalde batzuekin bat dator (Gaudy et al. 2000; Chinnery and Williams 2004; Azeiteiro et al. 2005; Sei et al. 2006). Urdaibaiko estuarioan, ordea, *A. bifilosa* espezie autoktonoaren ekarpena *A. tonsa* baino handiagoa izan zen beti 33 gazitasun eta gutxiagoko uretan, eta *A. tonsa* baino handiagoa *A. bifilosaren* baino nabarmenki gehiago jaitzi zen gazitasunarekin. Bilboko estuarioko ikerketa-aldiaren azken urteetan, *A. bifilosaren* kolonizazioak eta hazkundeak iradokitzen du, bi espezie kongeneriko horien eraldaketak sortu daitezkeela etorkizun hurbilean. Era berean, BEDE eta HADBE-ek nabarmen handitu zituzten zooplanktonaren eta kopepodo totalen dentsitateak Bilboko barne-estuarioan, kanpoaldeko balioen antzekoak lortuz. Baina Urdaibaiko estuarioan ez zen igoera hori ikusi.

Tesiaren bigarren kapituluaren helburua Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako zooplankton-komunitateen egitura eta dibertsitatean izandako aldaketak deskribatzea, konparatzea eta azaltzea izan zen, bai eta BEDE eta HADBE-ek aldaketa horietan duten zeregina, bai eta estuario horietan dauden baldintza ekologikoen eragina zehaztea. Komunitateen egituraren aldaketak taxonen ugaritasunaren aldagai anitzeko analisiaren bidez ebaluatu ziren, bai eta dibertsitatearen aldaketak ere, alfa, beta eta gamma dibertsitatearen deskribatzaileak erabiliz. Aldaketa nabarmenenak Bilboko barne-estuarioan gertatu ziren, non BEDEak, *Acartia tonsa* eta *Oithona davisae*, nagusi ziren komunitate estuariotar ugari baina ez oso dibertsoak, hain ugaria ez zen baina dibertsoagoa zen jatorri neritikoko komunitatea ordezkatu zuen. Gerora HADBEak ezarri izanak, batez ere *Calanipeda aquadulcis*, aldaketa berriak ekarri zituen komunitatearen egitura, eta gero eta dibertsitate handiagoa. BEDE eta HADBE-en agerpenak barne-estuarioko dibertsitatearen urtaroko joerari eta estuarioko beta dibertsitateari ere nabarmen eragin zien. Eraitzen arabera, zooplanktonaren egitura eta dibertsitatean ikusitako aldaketak BEDEak iritsi

aurreko ingurumen eta biologia baldintzen eta sistema bakoitzari dagozkion ezaugarrien arabekoak izan ziren. Habitat estuariotar asegabeen eskuragarritasunak eta egonkortasun hidrodinamiko handiagoak Bilboko estuariora iritsitako espezie berriek sistema kolonizatzen lagundu zuten; aldiz, ondo garatutako komunitate estuariotarrak eta egonkortasun hidrodinamiko txikiagoak mugatu zuten Urdaibaiko estuarioan espezie horiek kolonizatzeko arrakasta.

Hirugarren kapituluaren helburua BEDE eta HADBEen nitxo ekologikoen ezaugarriak zehaztea eskualde mailako zooplankton komunitatearen barruan, bi estuarioek batera ordezkatuta, eta sistema bakoitzerako aztertutako gainerako taxonen subnitxo espazialak zehaztea izan zen, bai eta zooplanktonaren osagaien espazio eta denbora erantzunak ebaluatzea ere, espezie berriek bi estuarioak kolonizatu zituztenetik. Horretarako OMI (“Outlying Mean Index” ingesezko adieran) eta WITOMI (“Within Outlying Mean Index” ingelesezko adieran) analisiak erabili ziren eta espezieen gainjarpena neurtzen duen D metrika kalkulatu zen. Azterketa horietatik lortutako emaitzek erakutsi zuten bi estuarioetara iritsi ziren espezie berriek habitat gazikarak bakarrik kolonizatu zituztela, baina Bilboko estuarioan benetako nitxo zabalagoak izan zituzten, iritsi zirenean espezie gazikara nagusirik ez zegoelako. Urdaibaiko estuarioan ordea, haien nitxoak elkarreragin biotikoen eta sistemari lotutako faktoreen menpe zeuden. Arrautzak gainean daramatzaten kopepodoek zailtasunak izan zituzten Urdaibaiko kolonizazioa arrakastaz kolonizatzeko, estuarioko ezegonkortasun hidrológicoak kalte egiten dietelako. Espezie kolonizatuak ezarri ondoren, Bilboko estuarioan beste espezie batzuen nitxoetan espazio eta denboran aldaketak ikusi ziren. Aldaketa horiek ez ziren Urdaibaiko nitxoan ikusi, eta ikerketan Bilboko estuarioko baldintza biotiko eta abiotikoetan izandako aldaketa handiagoei esleitu zitzaizkien.

Laugarren kapituluaren atariko azterketa bat da, eta helburua BEDE *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* Euskal Herriko beste estuario batzuetan dauden antzematea eta Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan ikusitakoarekin alderatzea izan zen. Horri esker, gainera, hainbat sistematan kolonizazioaren arrakasta baldintzatzen duten faktoreen ezagutzan sakondu ahal izan zen. Horretarako, 2019an laginketa gehigarriak egin ziren Plentzia, Oria eta Bidasoako estuarioetan, uda garaian, BEDE horien ugartasun handieneko aldirian. Emaitzen arabera, *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* Euskal estuarioen kolonizazioa presentzia eta ugartasun aldetik oso desberdina izan da. *A. tonsa* Plentziako estuarioan aurkitu zen, *O. davisae* berriz hiru estuarioetan eta *P. marinus* batean ere ez. Aurretik, BEDE-ek Bilboko estuarioa lasta-uren bidez kolonizatu zutenaren hipotesia egin zen, eta ondoren, gainerako estuarioetara zabaldu zirela. Emaitzetan atzemandako kolonizazioen arteko desberdintasunak, ordea, hipotesi hori zalantzan jarri zuen, erantzun baino zalantza gehiago sortuz eta etorkizunean azterketa molekular bat egitea iradokiz, BEDE horien sarrera eta sakabanatze bideak hobeto ulertzeko. Hala ere, emaitzek nabarmendu zuten BEDE-en kolonizazio arrakasta zehazteko orduan garrantzitsua dela kontuan hartzea merkataritza-portuak, espeziearen berezko ezaugarriak eta habitat berriaren ezaugarriak

.

ARGITALPENEN ZERREDA

Tesi honen zati bat nazioarteko bost hitzaldi edo bileratan plazaratu da, baita nazioarteko aldizkaritan ere:

Komunikazioak

- Z. Barroeta, A. Iriarte, I. Uriarte, F. Villate. Updates on the distribution and impact of *Pseudodiaptomus marinus* in Basque estuaries (Bay of Biscay). EUROBUS, Peniche, Portugal, 2019.
- Z. Barroeta, I. Uriarte, F. Villate, A. Iriarte. Impact of non-indigenous copepod species in the copepod community of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. EMBS 54, Dublin, Ireland. 2019.
- Z. Barroeta, I. Uriarte, F. Villate, A. Iriarte. Euskal kostako estuarioetan bertakoa ez den zooplanktonaren eraginaren analisia. Ikergazte 2019, Baiona, France.
- Z. Barroeta, T. García, F. Villate, I. Uriarte, A. Iriarte. Monitoring the non-indigenous *Pseudodiaptomus marinus* in two estuaries of the Bay of Biscay. Aquainvad-ED, Dublin, Ireland. 2018.
- A. Iriarte, I. Uriarte, Z. Barroeta, F. Villate. The occurrence of *Pseudodiaptomus marinus* in the estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay). EUROBUS, Naples, Italia, 2018.

Artikuluak

- Barroeta Z, Villate F, Uriarte I, Iriarte A (2020) Differences in the colonization success and impact of non-indigenous and other expanding copepod species on the zooplankton of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. Biol Invasions 22:3239–3267. doi: 10.1007/s10530-020-02320-7
- Barroeta Z, Villate F, Uriarte I, Iriarte A (2021) The importance of previous conditions in zooplankton community structure and diversity changes caused by the occurrence of non-indigenous copepod species: a case study in two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. Estuaries and Coasts (Errebisioan).

TESIAREN EGITURA

Lan honek hiru zati nagusi ditu:

Lehenengo zatian sarrera orokor bat dago, eta bertan zooplanktonaren, estuarioen, inbasio biologikoen, ikertutako espezieen eta egoeraren alderdi garrantzitsuak azaltzen dira. Lan honen helburu orokorrarekin batera, berariazko lau helburu zehaztu dira. Zati honen amaieran, ikerketa-eremua eta metodologia orokorra deskribatzen dira, datuen eskuratzea eta datuen aurretratamendua barne. Datuok komunak dira bigarren zatiko lehen hiru kapitulueterako, eta, beraz, informazioa ez errepikatzeko, behin bakarrik plazaratzen da.

Bigarren zati nagusia lau kapituluk osatzen dute, eta kapitulu bakoitzean aipatutako lau helburu zehaztetako bat landu da. Kapitulu bakoitza sarrera txiki batekin hasten da, helburuak barne, eta helburu horiek lortzeko erabilitako berariazko datu-analisiaren berri ematen duen metodoaren zatiarekin batera doa. Azkenik, emaitzak eta emaitza horien eztabaida egin da.

Azkenik, hirugarren zatian lan osoaren eztabaida eta ondorio orokorrak plazaratzen dira eta erabilitako erreferentziekin amaitzen da.

SARRERA OROKORRA

1. Aztergaiak

1.1 Zooplanktona

Ur-sistemetan bizi direnak baina ur-lasterrak eta zurrunbiloak jasateko behar adinako lokomoziogaitasunik ez duten organismo txikien multzoa da planktona. Hensenek (1887) asmatu zuen termino hori, *πλαγκτός* (planktos) adjektibo grekotik, eta alderrai edota ur-lasterrek eramatea esan nahi du. Haien osagaien artean, erreinu guztien ordezkariak daude, eta jakina, animaliak (zoon (ζῷον) grekoz) ere sartzen dira. Beraz, uretako habitatetan mugitzen diren organismo fagotrofikoen (metazooak eta protozooak) multzoa da zooplanktona. Hala ere, ia espezie guztiek mekanismoren bat garatu dute, gutxienez, ur-zutabearen barruan posizio bertikala aldatzeko: flageloak eta zilioak (protozooak), uzkurdura peristaltikoak (marmoka eta salpak), lobuluak eta hegoak (pterodopodoak), buztanak (apendikulariazeoak), igeriketako apendiz bereziak (poliketoak eta krustazeoak) edo muskulu longitudinalen uzkurdura (ketognatuak) (Lenz 2000).

Bizi-zikloaren arabera, bi talde nagusi bereizten dira: 1) holo(zoo)planktona, bizitza osoa eremu pelagikoan (ur-zutabearen) igarotzen duten espezie planktonikoek osatua, eta 2) mero(zoo)planktona, eremu pelagikoan bizitzaren zati bat baino ez duena igarotzen, gerora nektonera (igeri egiteko gaitasuna) edo eremu bentikora (substratuan) aldatuz. Hala ere, bizi-ziklo mota ez da berdina kategoria taxonomiko bakoitzeko organismo guztietan. Dena dela, organismo holoplanktonikoek foraminiferoak, anfipodoak, eufausiazeoak, kopepodoak, sifonoforoak, ktenoforoak, pteropodoak, ketognatuak eta appendikulariazeoak dituzte ordezkari, eta organismo meroplanktonikoek, berriz, poliketoak, moluskuak, ekinodermoak, brioazooak, arrainak eta abar. Oro har, tamaina txikia izan arren, plankton-organismoek tamaina oso desberdina izan dezakete, 2 µm-tik >200 mm-ra, beraz, tamaina ere zooplanktona sailkatzeko erabiltzen da (Lenz 2000):

- Nanozooplanktona (2-20 µm): batez ere nanoflagelatu heterotrofoak.
- Mikrozooplanktona (20-200 µm): batez ere protozooak eta metazoo txikien larba faseak.
- Mesozooplanktona (0,2-20 mm): hidromedusa txikiak, appendikulariazeoak, doliolidoak, plankton-krustazeoak eta meroplankton-larbak, adibidez. Hau da literatura zientifikoaren tamaina-frakzio garrantzitsuena, monitorizazio-programetan eta denborazko serieetan gehien lagindu baita (Riccardi 2010).
- Makrozooplanktona (2-20 cm): hidromedusa handiak, misidazeoak eta salpak, esate baterako.
- Megazooplanktona (20-200 cm): marmoka handiak, tunikatuak eta kate formako salpak.

Zooplanktona mundu osoan zeharreko ozeanoetan, ur gazietan eta ur gezetan dago, baina ur masa hauetan dagoen espeziea eta dibertsitatea ez da soilik gazitasunaren bidez mugatzen, baita hiru faktore nagusiren bidez: ur-zutabearen sakonera, eremuaren egoera trofikoa eta tenperatura-erregimena (Lenz 2000).

Dibertsitateaz ari garela, zooplanktona talde askotarikoa da, 36000 espezie inguru dituena, eta horrek zooplankton-komunitateen konbinazio izugarriak sortzen ditu (Lenz 2000). Dibertsitate horrek aukera ematen du zooplankton-komunitate bat izateko, ingurumen-baldintza oso desberdinetan bizi dena eta mundu osoko ur masa guztietan garrantzitsua dena. Izan ere, itsas ingurunean zooplanktona oso garrantzitsua da, ekoizle primarioen eta kate trofikoko goi-mailako indibiduen arteko lotura nagusia baita. Kate trofikoan duten kokapena eta esanahia oso garrantzitsuak direnez, eginkizun ekologiko handia daukate. Bigarren mailako ekoizletzat hartzen dira, eta bigarren maila eta, neurri batean, hirugarren maila betetzen dute bazka-katean. Eremu

pelagikoan, behetik gorako kontrolak (baliabideak eragindako kontrola) kontrolatzen du kate trofikoa, mantenugaien hornidurak zehazten duelako lehen mailako ekoizpena, baina zooplanktonaren bazka-eraginak fitoplanktonaren hazkuntza kontrolatzeko duen funtsezko eginkizunak arreta jaso du azken urteotan, eta horren garrantzia zehaztu du bazka-katean goitik beherako kontrolean (harrapari kontrola) (Pinheiro-Silva et al. 2020). Halaber, algen loratzeak kontrolatzeko eta saihesteko gai dira (Ger et al. 2019). Kate trofikoan duten garrantziaz gain, zooplankton komunitateak oso ugariak dira eta funtzio ekosistemiko ugari betetzen dituzte, hala nola, mantenugaiak birziklatzea. Adibidez, oso garrantzitsuak dira mikrobio-komunitateetan, zooplanktonaren bidezko eskrezioaren bidez nitrogenoa birsortzeak bakterioak eta fitoplanktona sortzen laguntzen baitu. Mikrobioek zooplanktoneko gorotz-peletak kolonizatzen dituzte eta detritua jaleentzako karbono organikoaren iturri aberats bihurtzen dituzte. Zooplankton-produktu horiek poliki-poliki erortzen dira hondo ilunerantz, belakien, ekinodermoen, anemonen, karramarroen eta arrainen komunitate bentoniko batzuentzat jakia izanik (Ruhl eta Smith 2004). Gainera, zooplanktonak zeregin garrantzitsua du ponpa biologikoan; izan ere, finkatzen den CO₂-aren zati handi bat fitoplanktonaren bidez egiten da eta zooplanktonak jan ondoren itsas hondorantz erortzen da, sedimentuetan katigatuz eta karbono-ziklotik kenduz (Richardson 2008). Horretaz gain, zooplankton espezie gehienak biziraupen laburrekoak dira (urtebete baino gutxiago irauten dute); beraz, oso sentikorrek dira ingurumen-aldaketekiko. Hain zuzen, ikerketa batzuek iradokitzen dute planktona ingurumen-aldagaiak berak baino aldaketa adierazle sentikorragoak direla, plankton-komunitateen erantzun ez-linealek ingurumen-seinale sotilak anplifikatu baititzakete (Taylor et al. 2002). Ezaugarri horiek direla eta, zooplanktona ingurumen-aldaketak aztertzeke zentinelak ona da, hala nola, klima-aldaketa (Ji et al. 2010), habitataren degradazioa (Lougheed eta Chow-Fraser 2002), kutsadura (Webber et al. 2005), inbasio biologikoak (Bollens et al. 2002) edo ur-masen ezaugarriak (Eisner et al. 2013).

Zooplanktonaren baitan, kopepodoen taldea aipatu behar da. Izan ere, itsas kopepodo planktoniko txikiak (oro har, 1 mm baino gutxiagokoak) dira Lurreko metazoorik ugariak (Sommer eta Stibor 2002), itsas zooplanktonaren guztizko biomasaren % 90-97 ordezkatzeko dutenak (Bradford-Grieve 2002), eta ur gezetan ere oso garrantzitsuak direnak (Boxshall eta Defaye 2008). Kopepodo txikien artean daude kalanoide generoko helduak, kopepoditoak eta nauplioak, hala nola, *Paracalanus*, *Pseudocalanus*, *Acartia* eta *Clausocalanus*; baita *Oithona*, *Oncaea* eta *Corycaeus* bezalako ziklopoide generokoak; eta *Microsetella* generoko harpaktikoide planktonikoak. Kopepodoak urretako edozein inguruetan daude, ozeano sakoneko lubakietatik mendiko lakuetarara, eta tenperatura-tarte handia hartzen dute, hasi ur polarretatik eta tximinia hidrotermalera (Walter eta Boxwill 2020). Kopepodo txiki horiek kate trofikoaren lotura dira, fitoplanktonaren harrapariak dira eta arrain larbentzat eta beste zooplankton kontsumitzaileentzat harrapakina dira (Turner 2004). Halaber, kopepodoak indar inertzialen eta indar biskosoen arteko lotura dira, Reynolds zenbaki altu eta baxua daukatenak, hurrenez hurren (Naganuma 1996). Horrez gain, kopepodoak garrantzitsuak dira bioadierazle gisa, adibidez, klima-aldaketarako (Richardson 2008) edo ozeanoen azidotzerako (Lewis et al. 2013), eta animalia eredarri gisa ingurumen-azterketa ekotoxikologiko edo genomikoetarako (Raisuddin et al. 2007).

1.2 Estuarioak

Fairbridge (1980) estuarioa honela definitu zuen: “ibaiaren arroa iristen den itsas sarrera bat, mareen goiko mugaraino. Oro har, hiru sektoretan bereiz daiteke: 1) itsas estuario bat edo behegoko estuario bat, itsaso irekiarekin lotura askean dagoena; 2) ur gaziaren eta ur gezaren nahasketa handiari lotutako estuario ertain bat; 3) ur gezaren edo ibai estuario bat, ur gezaz osatua

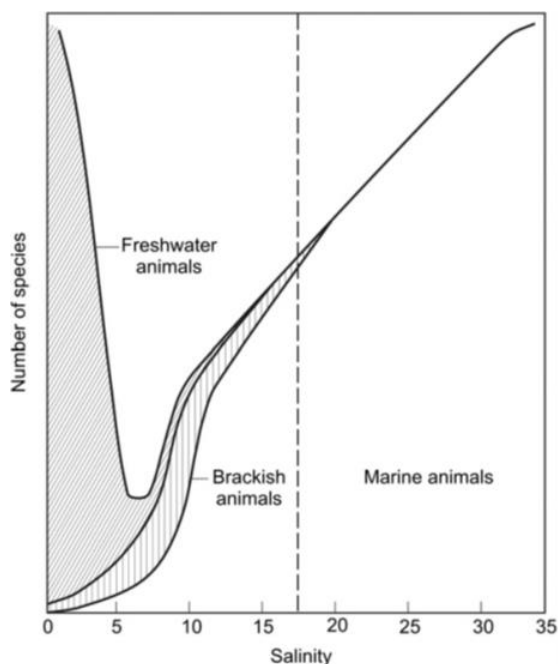
baina marearen mende dagoena". Itsasoko uraren gazitasuna (itsasoko ura) 35 ingurukoa da, eta ur gezarena 0,5 baino txikiagoa; beraz, estuarioetako uren gazitasun-tartea 0,5-35 da, eta ur gazikara deritzo. Ondorioz, estuarioetako uraren gazitasuna oso aldakorra da. Ekosistema dinamikoa da; izan ere, mareen erritmoaren arabera normalean estuarioan sartzen den itsaso zabaleko itsasoko ura, mareak dauden lekuetan behinik behin, ibaietatik estuariora isurtzen den ur gezarekin diluitzen da (McLusky eta Elliott 2004), eta estuarioan zehar hainbat gazitasunetako ur-masak sortzen ditu, eskuarki gazitasun-guneak esaten zaienak. Veneziako sailkapenaren arabera (1959), sei eremu bereizten dira: limnetikoa edo ur gezakoa (gazitasuna <0,5); oligohalinoa (0,5-5); mesohalinoa (5-18); polihalinoa (18-30); euhalinoa (30-40) eta hiperhalinoa (>40). Diluzio-patroia desberdina da estuario bakoitzean, ur gezaren bolumenaren, mareen anplitude-mailaren eta estuarioko uraren lurruntze-mailaren arabera, zeina estuarioak hiru motatan sailkatzeko erabiltzen da: positiboa, negatiboa edo neutroa (McLusky eta Elliott 2004). Gune epeletako ohikoenak estuario positiboak dira, non estuarioaren azaleko lurruntzea estuarioan sartzen den ur gezaren bolumena baino txikiagoa den, ondorioz, hondoan itxasotik sartzen den ur gazia aurkitzen da, erdialdean nahasketa bertikal graduala eta azalean ibaitik jaisten den ura. Estuario negatiboetan kontrako egoera dago eta zona tropikaletan ohikoa da. Estuario neutroetan, lurrunketa ur gezaren sarreraren berdina da, gazitasun-erregimen estatikoa eraginez, baina estuario-mota horiek arraroak dira. Estuario positiboan artean, lau mota nagusi bereizten dira, mareen anplitudearen eta ur gezaren fluxu-bolumenaren arabera (Dyer 1997): gatz-zirikoak edo oso estratifikatuak, fiordoak, geruzatuak eta bertikalki nahasiak. Gatz-ziriko estuarioetan, ur geza itxasorantz jariaten da ur gaziko masaren gainetik; fiordoak oso estratifikatuak antzekoak dira, desberdintasuna fiordo-ahotan marea-uraren sarrera mugatuagoa dela. Marea-fluxua ur gezarena baino handiagoa edo antzekoa denean, estuario partzialki misto bat garatzen da eta estuarioa oso zabala denean, estuario homogeen bat, non Coriolis indarrak bereizketa horizontal bat eragingo baitu ezkerretik eskuinera (Ipar-hemisferioan) zeharkatzen den fluxu-zirkulazioan, bertikalki gurutzatu beharrean (McLusky eta Elliott 2004). Horrez gain, itsasaldien mailaren arabera sailka daitezke estuarioak; izan ere, mareen anplitudea ez da soilik desberdina munduko eskualde bakoitzean, baizik eta tokian tokikoa ere, marea hilen eta bizien marea-zikloaren arabera. Mareen anplitudearen arabera lau estuario mota daude: mikromareak (<2 m-ko marea-maila), mesomareak (2-4 m), makromareak (4-6 m) eta hipermareak (>6 m). Gainera, mareen anplitudeak eragina izan dezake estuarioetako hezeguneetan eta landaredian (Kennish 1986).

Ibai-fluxua, marea maila eta estuarioetako sedimentuen banaketa etengabe aldatzen ari dira eta beraz, estuarioak ez dira inoiz "egoera irmoko" sistemak. Horri esker, estuarioak garrantzitsuak dira aspektu ekologikorako eta giza bizitzarako. Ekologiari dagokionez, espezie asko izaten ditu bere baitan, espezieen bizi-ziklo osoan edo migrazio-garaian, eta hainbat arrain-espezieen errute-tokia eta babes eremua da (Ketchum 1983). Gizakientzat estuarioek erabilera handiak dituzte, adibidez, arrainak eta itsaski iturri dira, eraikuntzarako agregatuak eta abstrakzioarako ura; lurra hezeguneetatik kentzen da nekazaritzarako, industriarako, hiriguneetarako, portuak eta zubiak eraikitzeko; hondakinak isuri egiten dira eta arroa nabigazioarako erabiltzen da. Jarduera horiek estuarioaren egitura alda lezakete edo sistemari materialak erants diezaioke, eta edozein etenaldik kolpe bortitza eragin lezake sistema osoan. Hala ere, estuarioak dira Lurreko habitat erresilienteenak bat (McLusky eta Elliott 2004).

Arestian esan bezala, gazitasun-aldaketak bertikalki, horizontalki eta denborarekin gertatzen dira, eta estuarioaren barruan bizi diren organismoen gaineko estresa eragiten dute. Beraz, estuarioan bizi diren organismoak gazitasunarekiko duten tolerantziaren arabera sailka daitezke (McLusky eta Elliott 2004): a) organismo oligohalinoak, ibai eta ur gezetan bizi diren organismoak, 5

gazitasuneraino biziraun dezaketenak, b) benetako organismo estuariotarrak, itsas afinitatea duten organismoak, normalean estuarioaren erdialdean, 5 eta 18 bitarteko gazitasunetan, bizi direnak. Gehienak itsasoan bizi daitezke baina ez dira bertan aurkitzen seguraski bertako organismoekin duten lehia dela eta. Azkenik c) espezie itsastarrak, itsasoan bizi diren espezieak baina gai direnak gazitasun gutxiagoetan bizirauteko eta beraz estuarioan sartzen direnak.

Benetako espezie estuariotarren kopuru totala nahiko txikia da, oligohalinoekin edo itsas espezieekin alderatuta. Horren ondorioz, estuarioetan bizi diren talde guztien espezie-kopurua diagrama bakarrean konbinatzen da, Remane-ren diagrama izenarekin ezagutzen dena (1. irudia), eta bertan ikus daitekeenez, estuarioek inguruko urek baino espezie gutxiago dituzte (McLusky eta Elliott 2004).



1. irudia: Remane-ren diagrama. Iturria: Whitfield et al. 2012.

1.3 Zooplankton estuariotarra

Estuarioko (meso)zooplanktona Bousfield et. al-ek (1975) hiru taldeetan banatu zuten haien jatorrian eta gazitasunarekin dituzten harremanetan oinarrituta:

- Estuarioan sartzen diren kostaldeko espezie itsastarrak (espezie neritikoak): talde honetan bi azpitalde daude, alde batetik estuarioko itsasoaren esleipeneko alderik sakonetara mugatutakoak, gatz-zirikoaren bidez hedatzen direnak, eta bestetik haien banaketa kostaldeko uretan zehar zabaltzen dena, baina populazioaren balio maximoak estuarioaren barnean izaten dituztenak.
- Espezie endemiko estuariotarrak, barne-estuarioko ur gazikaretan hedatzen direnak (Espezie estuariotarrak).
- Ur gezako espezieak, barne-estuarioko ur gazikaretan hedatzen direnak (Ur gezako espezieak).

Beraz, ur gezako espezieak estuarioan noizbehinkako espezieak dira. Gainera, espezie neritiko eta estuarioetako batzuk populazio handi samarrak izaten dituzte urte osoan, algak ez diren beste harrapakin batzuk dietan integratzeko gaitasuna dutelako, baina gehienek urteko maximoaren

uneak dituzte, eta estuariotik urritu edo desagertu egiten dira hurrengo urtera arte. Beraz, zooplanktonaren urtarokotasuna funtsezkoa da komunitatean (Ketchum 1983). Gainera, uhertasuna eta ur-lasterrak dira estuarioetako zooplanktonaren biziraupena gehien mugatzen duten ingurumen-faktoreak; uhertasunak fitoplankton ekoizpena mugatzen duelako eta ur-lasterrak (bereziki estuario txikietan) "garbiketa" efektuaren ondorioz, hau da, ibaiaren fluxua altua denean organismoak itsasora garraiatuak izan daitezkeelako. Efektu hori saihesteko, estuarioetako zooplanktonak bertikalki migratzen du marearen faseekin, hain zuzen, hondotik hurbil mantentzeak estuariotik ez ateratzen laguntzen baitu (McLusky eta Elliott 2004).

Munduko estuarioetako zooplanktonean kopepodoak dira nagusi, izan ere, organismo ugarietak dira, eta lehen esan bezala, zooplanktonaren biomasaren eragile nagusiak dira. Jatorriaren eta gazitasunarekin duten loturaren arabera sailkatzen dira, oro har zooplanktona bezala (Ketchum 1983). Hori dela eta, kanpo-estuarioan, oro har, espezie ugari aurki ditzakegu inguruko itsasertzean ere aurki daitezkeenak, hala nola, Atlantikoko ipar-ekialdeko estuarioetakoak *Paracalanus* spp., *Clausocalanus* spp, *Acartia clausi*, *Centropages* spp, *Calanus* spp. besteak beste (Azeiteiro et al. 1999; Chaalali et al. 2013; Fanjul et al. 2017). Hala ere, estuarioaren erdiko eta barneko aldean, hain zuzen gazitasuna murrizteak gehien eragiten duen eremuan, *Acartia* eta *Eurytemora* generoko kalanoideok dira eragile nagusiak (Ketchum 1983), Atlantiko ekialdeko estuarioetan *Acartia bifilosa* eta *Eurytemora affinis* espezieak bereziki (Villate et al. 2004; David et al. 2007).

2. Inbasio biologikoak

Eltonek (1958) inbasio biologikoa honela definitu zuen: organismo edo espezie bat lehendik ez zegoen eremu batean hedatzea. Espezie horiek izendatzeko zenbait termino sortu dira, hala nola espezie arrotzak, aloktonoak, exotikoak, ez bertakoak; baina berriki bertakoak ez diren espezieak (BEDE) (non-indigenous species (NIS); ingeleseko adieran) terminoak indarra hartu du (Uttieri et al. 2020). BEDEak habitat berrira iristen direnean, leku berria koloniza dezakete, eta populazio iraunkorra sortzen eta ugaltzen hasi. Populazio hori mantentzeak jatorrizko komunitateari, ekosistemako kate trofikoari edo/eta ingurumenari berari eragiten diotenean, BEDE hori espezie inbaditzaile bihurtzen da (IUCN 2020a). Munduan, espezie inbaditzaile ezagunenak, besteak beste: panpa belarra (*Cortaderia selloana*), XX mendean batez ere landare apaingarri gisa Argentinatik mundu osora zabaldu zena (Domènech et al. 2005), "Killer Algae" (*Caulerpa taxifolia*) Mediterraneoko kostaldean, Kalifornian eta Australian inbasioak sortu dituenak, eta zebra muskuilua (*Dreissena polymorpha*) munduko ur gezak inbaditu dituenak (GloBallast Partnership 2020). Espezie inbaditzaileak habitat berrian duen ondorioen intentsitateari inbasio gaitasuna esaten zaio eta gaitasun hori inolako kalterik sortzen ez duten espezieetik hasi eta oso arriskutsu bihurtzen diren espezieetaraino doa. Alde horretatik, BEDE jakin baten inbasio gaitasuna ez dago oraindik argi, eta espeziearen beraren edo/eta ingurune kolonizatuen ezaugarri batzuekin lotuta dago. Alde batetik, BEDEaren kolonizazio-arrakasta aldatu egin daiteke ekosistema ostalariaren muga biotiko eta abiotikoei aurre egiteko gaitasunaren arabera (*fitness*), gutxieneko belaunaldi denbora, populazioaren hedapen-tasa, lehiakortasuna eta ingurumenean bizirauteko moldaketa gaitasuna (Chan eta Briski 2017). Bestalde, espezie-dibertsitate handiko komunitateek komunitate sinpleekin alderatuta ekosistemaren ezaugarri ez hain aldakorrek mantentzeko joera dute (Schindler et al. 2015). Beraz, espezie-aberastasunean eta konposizioan aldaketak sortzeak inbasioak errazteko orduan faktorerik garrantzitsuenak dira, eta hori izan daiteke asaldu (naturala edo artifiziala) osteko komunitate batean inbasioarekiko zaurgarritasun handiagoaren emaitza, lehiakide pobreek menderatzen baitute (Kneitel eta Perrault 2006). Espezie baxuen aberastasunak BEDE-en ezarpenean duen garrantziaz gain, Marraffinik eta Gellerrek

(2015) ondorioztatu zuten beste faktore batzuekiko elkarreragina (e.g. baliabideen eskuragarritasuna) inbasio gaitasunari ere laguntzen diola. Beraz, habitat ostalariaren inbasio aurreko baldintzek eragin handia izan dezakete BEDE-ak ezartzeak jatorrizko komunitatean dituen ondorioetan.

2.1 Inbasioen eragina

Inbasio biologikoaren fenomenoak hondamendi ekologiko garrantzitsuenetako bat da (Mollot et al. 2017) eta BEDE-ak mehatxu larriak dira biodibertsitatearako kaltegarri bihurtu daitezkeelako (Vitousek et al. 1997; Strayer 2012; Simberloff eta Vitule 2014), baita ekonomiarako ere (Perrings 2011) eta giza ongizatearako (Bol 2011). Izan ere, espezie bat habitat berri batera eramatea ez da neutrala ingurumenerako, bertako espezieekin edo parametro abiotikoekin edo energia- eta materia-fluxuekin elkarreraginean jarduten baitu. Ondorioz, gero eta kezka handiagoa dago zenbait mailatan egon daitezkeen eraginengatik (Thomaz et al. 2015).

Maila ekologikoan, BEDE-ek bertako komunitatean modu oso desberdinetan eragin dezakete: bertako espezieekin lehian janari edo espazioa dela eta, bertako espezieen bazterketa edo desagertzea eraginez, Amerikako karramarroak Europako urak inbaditu zituenean bezala (Nehring 2011); bertako espezieak harrapatzearen bidez *Mnemiopsis leidyi* ktenoforoa lez, Itsaso Beltzean antxoaren (*Engraulis encrasicolus*) populazioaren jaitsiera bortitza sorraraziz (Oguz et al. 2008); habitata eraldatuz, eukalitu zuhaitzak lurzoruaren kalitatea jaitsiz bezala (Cook et al. 2016); ingurugiro baldintzak eraldatuz, adibidez zebra muskuiluak uraren argitasunean (Macisaac 1996); kate trofikoak eta ekosistema orokorrean eraldatuz, esate baterako zooplankton jaleak diren *Rutilus rutilus* eta *Alburnus alburnus* arrainen sarrerak Sau babesguneko (Espainia ipar-ekialdean) kate trofikoan sortutako ur-jauzi efektua (Ordoñez et al. 2010). Inpaktu horiek guztiek kalte egiten diete biodibertsitateari, ekosistemaren funtzionamenduari eta ekosistemaren egonkortasunari. Horrez gain, giza ongizatean duen eragina ere aipatu behar da. Gizakiei eraso egiten dieten bertakoak ez diren bakterio eta birusak azkar hedatzen dira munduan zehar, globalizazioaren ondorioz. Horren adibide garbia da gaur egun pairatzen ari garen Covid-19 pandemia, orain arte mundu osoan 100 milioi kasu baino gehiago eta 2,1 milioi heriotza baino gehiago izan dituen (World Health Organization 2021). Patogenoekin lotutako inbasioek, giza osasunean eragiteaz gain, ekonomian ere eragina izaten dute, monitorizazioaren, proben, diagnostikoaren eta tratamendu patogenoen kostuak handituz, eta gaixotasunaren eta heriotzen ondorioz produktibitate soziala galduz.

Gainera, inbasio biologikoen inpaktu ekologikoen zuzeneko kostu ekonomikoak ere eragin ditzakete, hainbat ondorio direla medio: nekazaritzan labore-izurriteak eragiten dituzten izurrite inbaditzaileak; basoko floraren alterazioa; arrantza-ekoizpena murriztea (arrantzaren kolapsoa barne); akuikulturan eragina (arrain-haztegiak ixtea barne), batez ere sartutako alga kaltegarrien loraldien ondorioz; itsasertzeko azpiegiturretan, instalazioetan eta industrian eragindako inpaktu fisikoak; hondartza turistiko eta bestelako kostaldeko guneeetan eragina edota itxiera. Gainera, ezin ditugu ahaztu zeharkako inpaktu ekologikoen eta biodibertsitate galeraren ondoriozko kostu ekonomikoak, normalean ez baitira kontuan hartzen ez baita erraza kalkulatzeko, edo arazoari erantzuteko kostuak, hala nola ikerketa eta garapena, monitorizazioa, hezkuntza, komunikazioa, erregulazioa, kudeaketa arintzea eta kontrol-kostuak. Arazo horien guztien batura izugarria da, Estatu Batuetan adibidez ekonomiaren aurkako inbasio biologikoen kostua urteko 100 mila milioi dolar baino gehiagokoa dela kalkulatzeko da (Vila et al. 2010; Perrings 2011).

BEDEari buruzko egoera kontuan hartuta, Dibertsitate Biologikoari buruzko Hitzarmenak (CDB 2000) horiei buruzko informazioa bildu eta zabaltzeko beharra onartu du, ekosistema, habitat edo

bertako espezieak mehatxatzen baitituzte, prebentzio- eta arintze-ekintzen testuinguruan erabiltzeko. Gainera, BEDEak dibertsitate biologikoan duen eraginari buruzko ikerketa-kopurua handitzeko deialdia egin zen.

2.2 Inbasio bideak

Egia da organismoen sakabanatzea prozesu naturala dela eta oso garrantzitsua dela bizia lurrean banatzeko, biodibertsitaterako eta eboluziorako. Sakabanatze naturala motela izaten da, eta muga geografikoei mugatzen dute. Hala ere, gizakiek hesi biogeografiko guztiak gainditzen dituzte eta gaur egun munduko leku guztietan bizi dira, errepide, itsasontzi edo hegazkin bidez garraiatuz, eta denbora gutxian animalia etxekotuak, laborantza-landareak, maskotak, patogenoak eta parasitoak berarekin hedatuz. Ondorioz, ehunka eta milaka espezie banatzen ditugu mundu osoan, nahita zein nahi gabe (Nentwig 2002). Azken hamarkadako globalizazioak eta gero eta merkataritza handiagoak, BEDEak ekosistema guztietan berezko banaketa-mailatik haratago sartzera eta ezartzea sustatu dute (Thomaz et al. 2015). Ez dakigu zein den mundu osoko espezie inbaditzaileen kopuru zehatza, baina estimaren bat egin da kontinente bakoitzeko: 10.000 landare-espezie, 300 ornodun, 5.000 ornogabe baino gehiago eta milaka mikroorganismo (Nentwig 2002). Lurreko habitatetan, inbasio bide nagusia garraiobideak dira, horietako batzuk asmorik gabe eta beste batzuk nahita, hala nola giza elikaduraren parte gisa (animalia etxekotuak edo ehiza-espezieak), kontrol biologikoko agente gisa edo animalia eta landare apaingarri gisa.

Nahiz eta azterketa gehiago egin diren lehorreko habitatetan uretako habitatetan baino (Jeschke et al. 2012; Lowry et al. 2012), giza jardueren eragina, oro har, eta inbasioena, bereziki, seguruenik handiagoa da uretako ekosistemetan lurreko ekosistemetan baino (Thomaz et al. 2015). 1970az geroztik, itsas zirkulazioaren batez besteko tasa % 2,1a urteko igo da, 10 mila milioi tonatik gorako karga izanez 2015ean (UNCTAD 2017). Hori nabariagoa da estuarioetan eta hurbileko habitatetan, non giza inpaktuak aurretik garrantzitsuak ziren espezieen % 90 baino gehiago murriztea, habitat nagusien % 65 baino gehiago suntsitzea, uraren kalitatea hondatzea eta espezieen hedapena areagotzea eragin baitu (Lotze et al. 2006). Izan ere, merkataritza-garraioa handitzeak, nabigatzeko bideak eraikitzeak, akuikulturak, itsaskiak, beidak eta akuarioen erabilpena handitzeak (Hulme et al. 2008; Katsanevakis et al. 2013) espezie berriak iristeko arrisku handiena duen ekosistemetako bat bihurtu dituzte estuarioak (Frisch et al. 2006) ezinbestean organismo ugari daudelako, batez ere lasta-uragatik (Bax et al. 2003; Bailey 2015). Gainera, lehen esan bezala, gazitasuna faktore mugatzailea da, eta espezie-aberastasun urriena tarteko gazitasun guneko habitatetan gertatzen da. Gune horiek BEDE-en mende daude (Paavola et al. 2005). Estuarioez gain, Estatu Batuetako eta Kanadako lakuetan eta ibaietan lasta-urarekin lotutako garraioak eragindako inpaktu handia dokumentatu zen (Bailey 2015).

Lasta-ura da gehien aztertutako itsasontzi bektorea, honen arrazoiak laginak biltzeko erraztasun erlatiboa eta lasta-urarekin lotutako ur-organismoak ontzitik deskargatzen direla lasta-tankeak husten direnean dira (Endresen et al. 2004). Lasta-uraren bidez sartzeko mekanismoa hurrengoa da (Davidson et al. 2017): jatorrizko portuan merkataritza-ontzi batek bere karga itsasontziaren gainean jartzen duenean, ontziaren egonkortasunari eusteko ontziko tankeak inguruko urarekin bete behar ditu. Urarekin batera bertako organismo pelagikoak tankeetara garraiatzen dira. Orduan, ontzia helmugako porturantz mugitzen da eta organismoak bizirik mantendu daitezke barnean. Nazioarteko bidaia modernoek egun edo aste batzuk baino ez dituzte irauten, eta harrapatuta geratu diren organismoei aukera paregabea eskaintzen diete urruneko kokaleku biogeografikoetara garraiatzeko, bestela oso zail iristeko modukoak izango liratekeenak. Ontzia helmugako portura iristen denean eta karga deskargatzen duenean, berriz ere egonkortasunari eusteko tankeak hustu egin behar ditu. Beraz, tanke barruko organismoak helmugako uretara

isurtzen dira. Organismoa askatu ondoren, itsasertzeko ur-lasterretatik barrena zabal daiteke, edo estuarioan sar daiteke mugimendu aktiboen edo marea-mugimenduen bidez, eta estuarioa edo inguruko kosta ere koloniza dezake. Munduan zehar egiten den merkataritza-garraioak urtean 3-5 bilioi lasta-tona inguru transferitzen dituela estima egin da. Transferentzia horren bidez, 7000 eta 10000 bitarteko itsas mikrobio, landare eta animalia espezieak garraiatzen direla egunero mundu osoan estimatzen da (Küçük 2019). Horrela garraiatutako itsas izaki inbaditzaileak arazo larri bihurtu dira itsas ingurunearentzat, ozeanoen laugarren mehatxu global handiena bihurtuz hain zuzen ere (Nunes et al. 2014). Horri dagokionez, Nazioarteko Itsas Erakundeak (IMO) Itsasontzien Ur eta Sedimentu Lastak Kontrolatzeko eta Kudeatzeko Nazioarteko Konbentzioa egin du (Ballast Water Management Convention edo BWMC) (IMO 2004). Hitzarmen horren bidez, itsasontzi guztiek lasta-ura kudeatzeko plana, lasta-ura erregistratzeko liburua eta lasta-ura kudeatzeko nazioarteko ziurtagiria eraman behar dituzte.

2.3 Zooplankton inbasioak

Lasta-ur metro kubiko batek 50000 zooplankton espezie eta/edo 10 milioi fitoplankton zelula izan dezakeenez eta itsas espezie gehienek fase planktoniko bat izaten dutenez bizi zikloan zehar, literalki ehunka itsas espezie desberdin daude lasta-uren bidez garraiatuak izan daitezkeenak, hain zuzen ere, lasta-uren ponpetatik pasatzeko behar bezain txikia den edozer (GloBallast Partnership 2020). Horretan aurkituko dira bakterioak eta beste mikrobio batzuk, ornogabe txikiak eta hainbat espezieetako arrautzak, kisteak eta larbak, arrain gehienek barne. Hala ere, horiek guztiak ez dira lasta-tankean bizirik mantenduko, ingurune gogorra baita elikagai eta argirik gabekoa. Izan ere, plankton-espezieen ugaritasuna eta dibertsitatea murriztu egiten da organismoak deposituetan konfinatua mantentzen diren denboraren arabera. Organismo batzuk gogorrak dira eta denbora gehiago bizirautea lor dezakete. Orokorrean, krustazeoak gogorrak dira oso delikatuak diren beste organismoak baino, esate baterako, sifoniferoak, apendikulariazeoak eta ketognatuak zeintzuk egun batzuk soilik irauten duten. Poliketo, bibalbo eta ekinodermoen larbak tarteko egoera batean daude (Gollasch et al. 2000).

Horrenbestez, zooplanktonaren BEDEak aurrekaririk gabeko ahalmena eta aukera du distantzia geografiko handien bidez sakabanatzeko (Geburzi eta McCarthy 2018). Azken hamarkadetan, BEDE zooplankton askoren aurkikuntza dokumentatu da uretako habitatetan eta bereziki estuarioetan (Bollens et al. 2002; Dexter eta Bollens 2020; Dexter et al. 2020). Izan ere, BEDE zooplanktonak mundu osoko ur-masetan aurkitzen dira orain, eta kasu askotan, eragin ekologiko eta ekonomiko handiekin lotuta daude (Walsh et al. 2016). BEDE zooplanktoneko gero eta argitalpen gehiagok argi uzten du komunitate zientifikoa gai horretaz jabetzen ari dela; adibidez, soilik Europar 2000 eta 2018 urte bitartean zooplanktoneko espezie inbaditzaileei buruzko 170 argitalpen argitaratu ziren (Dexter eta Bollens 2020). Baina BEDE-en zabaltzea ez da lehentasun bat soilik zientzialarientzat, kudeatzaileentzat eta legegileentzat ere bada (Galil et al. 2018), espezie exotiko inbaditzaileak sartzea eta hedatzea aurreikusteari eta kudeatzeari buruzko Europar Batasuneko araudian (Europar Batasuna 2014) islatzen den bezala. Ondorioz, detekzio goiztiarrerako monitorizazio-programak egitea, hedapen-bideak identifikatzea eta eremu berriak kolonizatzen laguntzen duten faktoreei buruzko azterketak egitea oso erabilgarriak izango lirarteke BEDE zooplanktonaren hedapena kontrolatzeko. Zooplanktonen artean, kopepodoak dira talderik adierazgarrienak, ingurune desegokietako espezierik gogorrenetako bat dira, eta kolonizatzeo gaitasun handia erakusten dute eskala geografiko txiki eta luzean (Lee 2016).

3. *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus marinus* eta *Oithona davisae* kolonizatzaileak

Mundu mailako kostaldeko eta trantsizioko sistemetako kopepodoen kolonizatzaileen adibideak *Acartia* (*Acanthacartia*) *tonsa* Dana, 1849 eta *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 kalanoideak

eta *Oithona davisae* Ferrari F.D. eta Orsi, 1984 ziklopoidea dira. Espezie horiek itsasontzietako garraioan bizirik irauteko eta ingurune ostalari berrian ezarri eta kolonizatzeko duten arrakasta, batez ere, gazitasun-aldaketekiko (eurihalinoa) sentikortasun txikiarekin, eta termofiloak izan arren, estazio hotzari aurre egiteko gaitasunarekin lotuta dago (Svetlichny et al. 2019, 2021). Jakina da *A. tonsa* gai dela egoera txarren aurrean irauteko, arrautza jarkikorrek ekoizita (Holm et al. 2018); *P. marinusek*, berriz, egoera desegokietan (Svetlichny et al. 2019) lozorroan bizitzeko itxurazko gaitasuna erakusten du eta *O. davisae* urtaro hotza, hala nola eme ernalduak ia diapausa egoeran mantenduz gainditzen du (Svetlichny et al. 2016).

A. tonsa kopepodo kriptogenikoa (2. irudia) mundu osoko ur subtropikal eta epeletan zabaldutik, Indo-Ozeano Barean bakarrik aurkitzen zen, espeziearen jatorria oraindik guztiz ezaguna ez izan arren (VLIZ Alien Species Consortium 2011). Lehen erregistroa 1900. urtearen inguruan egin zen Ipar Amerikako ekialdeko kostaldean (Jensen 2010), eta ordutik Indo-Ozeano Bareko eta Atlantikoko kostak osoan zabaldutik da (Garmew et al. 1994; Mauchline et al. 1998; Chen eta Hare 2011; Gomes et al. 2018; Plough et al. 2018; Dexter et al. 2020; Figueroa et al. 2020). Era berean, espezie horri buruz Europan argitaratu zen lehen erregistroa Caenen izan zen 1925ean (Remy 1927), baina plankton-lagin zaharrenak berriz aztertu ondoren, zehaztu zen egun desagertuta dagoen Zuiderzeker badia handi ez oso sakonean izan zela 1916an, baina ez lehenago (Redeke 1934), lasta-uraren bidez garraiatua ziurrenik (Brylinski 1981). Lehenengo behaketatik aurrera, berehala identifikatu zen Europako iparraldeko kostalde eta estuarioetan; 1921. urtean Ringkøbing fiordoan (Jespersen 1933), 1924an Rigako Golkoan eta 1925ean Gdansk-ko Golkoan (Segerstråle 1957), 1930ean Weser estuarioan (Klie 1933), 1934an Finlandiako Golkoan (Smirnov 1935) eta Suediako Baltikoko kostaldean (Jensen 2010), eta 1954an Southamptoneko kostalde britainiarrean (Conover 1957). Hegoaldeko uren kolonizazioa geroago izan zen; 1970eko hamarkadan Girondeko estuarioko gune polihalinoa (Castel 1981), eta 1983an gune oligo-mesohalinoa (David et al. 2007), 1990 inguruan Ría de Aveiro (Morgado 1997) eta Mondego (Azeiteiro et al. 1999) estuarioak, eta 2001ean Bilboko estuarioa eta 2003an Urdaibaiko estuarioa (Barroeta et al. 2020). Jensenen arabera (2010), espezie hori 1976tik dago Itsaso Beltzean, 1982az geroztik Kaspiar Itsasoan eta 1985az geroztik Mediterraneo itsasoan (Camatti et al. 2019). Gaur egun, *A. tonsa* Europako kostaldeko eta estuarioetako kopepodo arruntenetakoa bat da (e. g., Azeiteiro et al. 2005; Leandro et al. 2006; David et al. 2007; Tiselius et al. 2008; Uriarte et al. 2016).



2. irudia: Ezkerretik eskumara: *Acartia tonsa* nauplio, emea eta arra (autorea: Ziortza Barroeta).

Bestalde, *P. marinus* (3. irudia) lehenik 1913an Hokkaidoko kostan deskribatu zen eta jatorria Ipar Mendebaldeko Ozeano Pazifikoan (Walter 1987) duela uste da; hala ere, Indo-Malaya eskualdeko ekialdeko sektorean presentzia naturala dauka (Grindely eta Grice 1969). Halaber, 1950etik inbasio historia luzea du; izan ere, bere kongenerikoen artean munduko espezie hedatuena da (Sabia et al. 2015). Seguraski, lasta-uraren bidez sartu zen Hawaiiin 1964an (Jones 1966), eta Ipar Amerikako mendebaldeko kostan zehar hedatu da Puget Sound-en (Lawrence eta

Cordell 2010), Mission eta San Frantziskoko badietan (Fleminger eta Hendrix Kramer 1988; Orsi eta Walter 1991) eta behe Kalifornian (Jimenez-Perez eta Castro-Longoria 2006), baita, 1963an Australian (Greenwood 1976), non 2005ean Australiako itsas izarrien rankingean lehentasun ertaineko mailan sartu zen (Hayes et al. 2005). European, itxuraz, hedapena berriagoa da, eta Gubanova et al. (2020)-en eta S Besiktepe-aren (komunikazio pertsonala) arabera, lehen agerraldia Izmirko golkoan (Egeo itsasoa) izan zen. Nahiz eta lehendabiziko erregistroa 2007an Riminin izan (De Olazabal eta Tirelli 2011), geroztik, Mediterraneo eta Atlantikoko kostalde eta estuarioetan aurkitu da: 2008an Faro lakuan (Sizilia) (Sabia et al. 2014), 2008an Toskanako kostaldean (Sabia et al. 2015), 2009an Monfalconeko portuan (Triesteko Golkoan) (De Olazabal eta Tirelli, 2011), 2009an Köprüçay estuarioan (Erdoğan and Ertan 2014), 2010an Calais portuan eta Gravelines kostaldean (Brylinski et al. 2012), 2010ean Berre Lagoonen (Delpy et al. 2012), 2010 eta 2011an Bilboko eta Urdaibaiko estuarioan, hurrenez hurren (Barroeta et al. 2020), 2011an Girondeko (Dessier et al. 2017), Mondegoko (Portugal) (Uttieri et al. 2020) eta Bighteko (Alemania) (Jha et al. 2013) estuarioetan, 2013an Napoleseko Golkoan (Mahadik eta Mazzocchi, argitaratu gabeko datuak), 2015ean Ipar itsasoko Belgikako partean (Deschutter et al. 2018), 2016an Sevastopol badietan (Garbazey et al. 2016) eta duela gutxi Berlingako artxipelagoan (Sonia Cotrim, komunikazio pertsonala). Hala ere, leku desberdinetan ugaritasun desberdinarekin agertu da, behaketa puntualetatik, oso ugaritasun txikiko populazioak (Uttieri et al. 2020) eta espezie ugarietako bat izatera ere iritsiz (Gubanova et al. 2020). Era berean eta European zehar bizkor hedatzearen ondorioz, 2018an Europako bederatzi herrialdeetako zientzialariek ICES lan-talde bat sortu zuten, “Towards a EUROpean OBServatory of the non-indigenous calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinUS*” (EUROBUS WG) izenekoa, hain zuzen, espeziearen ezagutza ekologikoa, fisiologikoa, genetikoa eta biogeografikoari buruzkoa areagotzeko (Uttieri et al. 2020). Gainera, duela gutxi, Europar Batasunaren IAS zerrendan sartu da. Zerrenda horretan, hurrengo hamarkadan European jatorrizko biodibertsitatean eta horri lotutako ekosistema-zerbitzuetan eragina izan dezaketen lehentasunezko espezieak aipatzen dira (Tsiamis et al. 2020).



3. irudia: Eskerretik eskumara: *Pseudodiaptomus marinus* emea (arrautzak gainean daramatzana) eta arra (autorea: Ziortza Barroeta).

Azkenik, *O. davisae* (4. irudia) ziklopoidea Sacramento-San Joaquineko estuarioaren deltan deskribatu zen lehen aldiz, seguraski lasta-uren bidez iritsi zen 1963 urtearen ondoren (Ferrari eta Orsi 1984), nahiz eta jatorriz Asia ekialdeko kostaldekotzat hartzen den, batez ere Japonia (Nishida 1985) eta Txina (Razouls et al. 2020) ingurukoa. Poliki-poliki Kaliforniako kostaldetik hedatu zen (Ferrari eta Orsi 1984; Ambler et al. 1985; Fairey et al. 2002; Bollens et al. 2011) eta

Puget sound, Amerika iparraldeko kostaldea, ere kolonizatu zuen (Cordell et al. 2015). Ozeano bareko hego-ekialdean, Txilen, ere aurkitu zen, baina soilik ikerketa batean, lasta-ur bakar baten deskarga izan litekeela iradokiz, ziurrenik ontzi japoniar batena (Hirakawa 1988). Europan, dirudienez, lehen harrapaketak 2000. urtean egin ziren Bartzelonako portuan (Saiz et al. 2003). 2001ean Bilbo eta Urdaibaiko estuarioetan agertu zen (Barroeta et al. 2020). 2001 (Zagorodnyaya 2002) eta 2005ean (Gubanova eta Altukhov 2007) gaizki identifikatu zuten *O. brevicornis* bezala Itsaso Beltzean, baina geroago, ingurune honetako zenbait tokitan egindako behaketa jarraietan agertu zen: 2005ean Sevastopol bahian (Altukhov et al. 2014), 2009an Varna badia (Mihneva and Stefanova 2013) eta Sinop kostaldean (Üstün et al. 2019), 2010ean Sürmene badian eta 2013an Anatolia kostaldean (Yildiz et al. 2016). Era berean, Mediterraneoko itsasoan: 2008an Marmara itsasoan eta Golden Horn estuarioan (Isinibilir et al. 2016), 2014an Faro eta Ganzirri lakuetan (Zagami et al. 2018) eta Veneziako portuan (Vidjak et al. 2019); bitartean 2015ean agertu zen lehenengoz Egeoko itsasoaren hego-ekialdean (Terbıyık Kurt and Beşiktepe 2019) eta 2018an Egeoko itsasoaren iparraldean (Dragičević et al. 2019). Era berean, Ipar itsasoko Wadden itsasoan espeziemenak bai metodo morfologikoak zein genetikokoak erabilita identifikatu ziren 2010 eta 2015 urteetan (Cornils and Wend-Heckmann 2015). Hala ere, hedapen osoa ezezaguna da, izan ere, askotan beste espezie kongenerikoekin nahasten baita (Uye and Sano 1995; Temnykh and Nishida 2012). Halaber, leku batzuetan dentsitate handiak lortzen dituen arren (adibidez Gubanova eta Altukhov 2007; Cordell et al. 2015; Uriarte et al. 2016; Dexter et al. 2020), bere tamaina txikia eta sare handien erabilpena dela eta, bere benetako dentsitateak gutxiesten dira, 100 aldiz handiagoak izan daitezkeenak (argitaratu gabeko datuak).



4. irudia: Eskerretik eskumara: *Oithona davisae* emea eta arra (autorea: Ziortza Barroeta)

3.1 Zooplankton komunitatean eragina

Mundu osoan hedatu arren, BEDE horiei buruzko argitalpen gehienak haien gertaeraren azterketara eta sarbide berrietara mugatzen dira (David et al. 2007) eta horietako batzuek bakarrik aztertu dute espezieak ekosisteman duen eragina (Katsanevakis et al. 2014) edo inbasioen epe luzeko bilakaera, agian leku batzuetan inbasioa gertatu zenetik denbora gutxi pasatu delako edo komunitateei buruzko aurretiazko informaziorik ez zegoelako. Katsanevakis et al.-ek (2014) Europako itsasoetako zerbitzu ekosistemikoetan eta biodibertsitatean eragin handia duten itsas espezie ez-indigenak identifikatu zituzten, inpaktu-mekanismoak sailkatu zituzten, inpaktua eta horri lotutako inferentzia-indarra ebaluatzeko aplikatutako metodoei buruz hitz egin zuten, eta hutsuneak aurkitu zituzten eskuragarri zegoen informazioan. Aipatu behar da BEDEak eragiten dituen ondorio positiboak ere aztertzen zituztela, maiz ahaztu egiten bait dira BEDEaren aurkako pertzepzio-joera bat izaten delako. Hala ere, ondorioztatu zuten aztertutako inpaktu gehien

ebidentzia ahula zela, adituen iritzietan edo zalantzazko korrelazioetan oinarritzen baitzen, izan ere, aztertutako inpaktuen % 13a baino ez ziren inferitu esperimentu manipulatio edo naturalen bidez.

Zerrendatutako espezieen artean, *Acartia tonsa* kopepodo kalanoidea aurki daiteke, lan horren arabera honako inguruneke aspektuetan eragina izan dezakeena:

- Bazka (efektu positiboa): arrain pelagikoentzako harrapakin bat izan daiteke, edo uretako espezieentzat elikagai bizia sortzeko erabil daiteke, adibidez, Itsaso Beltzean hazitako erreboiloarentzat (Sørensen et al. 2007).
- Uraren garbiketa eta erregulazio biologikoa (efektu positiboa): algen loraldien kontrol bezala erabil daiteke (Leppäkoski et al. 2002), alga kaltegarrietatik ura garbituz.
- Espezie askotarikoengan eragina (efektu positiboa edo negatiboa): bertako kopepodoekin lehia izan dezake, batez ere kongenerikoekin eta bertako zooplankton komunitatean nagusi direnekin (David et al. 2007).
- Ekosistema osoko prozesuetan/funtzio ekosistemikoetan (efektu positiboa edo negatiboa): inbaditutako ekosistemetan kate trofikoak eraldatu ditzake errekursoen gaineko lehia edo harraparitzaren bitartez.

Komunitate zooplanktonikoari dagokionez, BEDE honek edo beste BEDE-ek batez ere espezie askotarikoengan eragina sortu dezakete. BEDE hauek zenbait efektu eragin ditzakete oso ugariak edota zooplankton komunitatean nagusi bilakatzen badira: espezieen dentsitatean aldaketak edota zooplankton totalaren dentsitatean, espezieen edo zooplankton totalaren fenologian aldaketak, espezie-dibertsitatean aldaketak, espezieen lekualdaketa bertako espezieen nitxo ekologikoetan eta/edo beste hurbileko habitatetara hedapena.

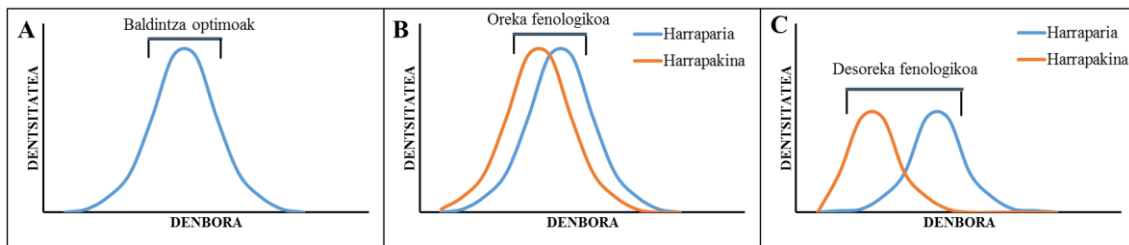
3.1.1 Dentsitateetan aldaketak

BEDE batek habitat berri bat kolonizatzen duenean eta populazioa handitzen hasten denean baliabideak mugatuak badira, jatorrizko komunitatean ikus daitekeen lehen ondorioa jatorrizko espezieen dentsitate-aldaketak dira. BEDEa bertakoak baino gogorragoa izan daiteke ingurumen-baldintzekiko (Katsanevakis et al. 2014), lehiakorragoa izanik eta behar dituen baliabideak lortuz. Egoera horretan, bertako espezieen dentsitatea murriztu egingo da, ez baita BEDE-a haina hazteko eta ugaltzeko gai. Horren adibide bat Itsaso Beltzean ikusi zen, *O. davisae* agertu zenean eta bere dentsitatea handitzen hasi zenean, *O. nanaren* dentsitatea txikiagotzen hasi zen. Bi espezieak kongenerikoak direnez, baliabide berberengatik lehiatzen dira (Gubanova et al. 2019) eta egoera horretan, *O. davisae* *O. nana* baino hobeto moldatzen da (Isinibilir et al. 2016). Horrez gain, zooplankton totalaren dentsitateari ere eragin diezaiokete, lehiaren ondorioz murriztuz edo haien ekarpenagatik handituz; efektu negatiboa ez ezik, positiboa ere islatuz. Tesi honen lehen kapituluan, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan BEDE-ek (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*) zooplanktonaren eta kopepodo totalaren dentsitateetan duten eragina aztertu da, baita bertako espezieetan duten eragina ere.

3.1.2 Aldaketa fenologikoak

Ziklo biologikoetan gertatzen diren aldizkako gertaerak fenologiaren aztergaiak dira, hala nola, landare eta animalia espezie askoren migrazioa, loraketa edo ugalketa, eta horiei nola eragiten dieten urtaroen eta urteen arteko faktore klimatikoaren edo habitat-faktoreen aldaketek (Walther et al. 2002). Landareek eta animaliek urtaroen arabeko ereduak dituzte beren jardueretan, urtaroen arabeko egokitasunari dagokionez urtarokotasun argia baitago: askotan, une zehatz batean soilik izaten dira baldintzak behar bezain onak ugaltzeko edo arrakastaz hazteko (5A. irudia).

Ugalketa edo hazkundera aldeko baldintzak dituen leiho horretatik kanpo gertatzen bada, sarritan *fitness*ean ondorio handiak izaten dira. Beraz, organismo batentzat jarduera garrantzitsuen baldintza onenetan egin behar da (Visser eta Both 2005). Ingurumen-aldagaietako aldaketan, harrapakinen fenologiaren, harraparien fenologiaren edo beste faktore batzuen ondorioz, espeziearen baldintza optimoak denboran aldatzen badira, espezie baten fenologia aldatu egiten da espezie horren baldintza ekologikoak osatzen dituen espeziearen erritmoan ez bezala, eta horrek desoreka eragiten du fenologian (5B eta C. irudiak) (Stenseth eta Mysterud 2002). Klima-aldaketaren ondorioz, itsas komunitate pelagikoan aurki dezakegu horren adibide bat. Azken lau hamarkadetan, alde handiak hauteman dira diatomeoen eta dinoflagelatuak (lehen mailako ekoizleak), kopepodoen, beste talde holoplanktoniko batzuen eta meroplanktonaren fenologian (Edwards eta Richardson 2004). Diatomeoen fenologia ez da klima aldaketagatik aldatu (tenperaturaren ordez fotoperiodoaren edo argiaren intentsitatearen arabera delako), baina dinoflagelatuak 23 egun aurreratu zuten urteko maximoaren unea. Kopepodoak eta holoplanktoneko beste talde batzuek urteko maximoaren unea 10 egunez aurreratu zuten, eta meroplanktonak 27 egunez. Horren ondorioz, ondoz ondoko maila trofikoaren arteko desoreka hauteman zen, eta lehen, bigarren eta hirugarren mailako ekoizleen urteko maximoaren unearen sinkronia aldatu zen (Edwards eta Richardson 2004).



5. irudia: A) Espezie baten dentsitatearen urtaroko joeraren adibidea. B) Harrapari baten eta honen harrapakinaren fenologiaren adibidea, ikusi biak denboran gainjartzen direla. C) Harrapari baten eta honen harrapakinaren fenologiaren adibidea, ikusi biak ez direla denboran gainjartzen.

Klima-aldaketaz gain, eskala bereko habitatean espezie berri bat agertzeak, kate trofikoan lehia sor lezake espezieen artean baliabide berengatik, bereziki baldintza onenetan. BEDEa eraginkorragoa bada baliabide horiek ustiatuz, bertako espezieak ohiturak aldatu behar ditu, eta egoera txarragoan eraginkorragoa izan behar du, fenologian aldaketa bat sortuz. Horren adibide bat *A. tonsa* Girondeko (Frantzia) estuarioaren erdiko zatia arrakastaz kolonizatu izana da, eta horrek *A. bifilosa* bertako espeziearen fenologia aldatu izana. Bi espezieak kongenerikoak direnez eta antzeko baldintza optimoak dituztenez baliabideengatik lehiatzen dira, eta *A. tonsa* lehiakorra denez, *A. bifilosaren* urteko maximoaren unea aldatu du hilabete aurreratuz (David et al. 2007). Horri dagokionez, *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan izandako agerpenak zooplankton totalan, kopepodo totalan eta bertako espezieen fenologian izan ditzaketan ondorioak aztertu dira tesi honen lehen kapituluan.

3.1.3 Aldaketak dibertsitatean

Habitat galeraren ondoren, inbasio biologikoak dira biodibertsitate totala murriztearen arrazoi nagusia, bertako espezieak desagertzea sortaraziz (Bax et al. 2003). Zenbait ikertzailek hurrengo hamarkadetan izango den desagertze-tasa kalkulatzeko saiakera egin dute, egungo desagertze-tasa eta IUCNren (IUCN 2020b) zerrenda gorriaren arabera desagertzeko arriskuan dauden espezieak kontuan hartuta. Estimazio horiek erakusten dutenez, azken mendeetan biodibertsitatea oso azkar galdu da, eta horrek adierazten du dagoeneko abian dela seigarren suntsipen masiboa (Ceballos et al. 2015). Hala ere, gauzak desberdinak izan daitezke maila lokalean. BEDE bat habitat berri batean ezartzen denean, bi modutan eragin lezake espezieen-dibertsitatean. Alde

batetik, dibertsitatea murriztu egin daiteke, bertako espezieen suntsipena eragiten baldin badu. Bestalde, dibertsitatea handitu daiteke eskualde batean (Sax eta Gaines 2003) ezartzen denean bertako espezie totalera ekarpena egiten baitu. Dena den, eremu bateko espezie-kopurua edo espezie-aberastasuna ez da ekologistek tokiko dibertsitatea neurtzeko erabiltzen duten neurri bakarra, espezie-ekiprobabilitateari buruzko kontzeptuak ere kontutan hartzen baitituzte (Sax eta Gaines 2003). Espezie-ekiprobabilitatea ugaritasunean oinarritzen den metrika da, espezieen ugaritasuna neurri handi batean habitat batetik bestera alda baitaiteke. Beraz, talde bateko espezie guztiek ugaritasun bera badaukate orduan espezie-ekiprobabilitatea handia da, baina talde batean espezie bat oso ugaria bada eta gainerakoak oso urriak badira, orduan espezie-ekiprobabilitatea baxua da. Espezie abundantzien erlazioak islatzeko hamaika modu desberdin daudenez, dibertsitate-indize ugari daude dibertsitatea aldatzen ari den edo ez zehazteko erabil daitezkeenak (Magurran 2004).

BEDEa oso ugaria izan daitekeenez, inbaditutako habitata menderatuz eta bertako espezieen ugaritasuna gutxituz, BEDEak dibertsitatean duen eragina aztertuko duten ikerketetan oso garrantzitsua da espezie-aberastasuna ez ezik, espezie-ekiprobabilitatea ere kontutan hartzea. Izan ere, espezie kopurua edo espezie-ekiprobabilitatea gutxitzeak kate trofikoan gorago dauden komunitateak edo ekosistema osoa alda lezake. Ingurumenean asaldura bat gertatzen denean, dibertsitate txikiko ekosistema batek aukera gehiago izan dezake kolapsatzeko edo egoerari buelta eman ahal ez izateko (Zhou et al. 2010). Dibertsitatearen murrizketaren adibide garbi bat Uruguaiako Solís Grande estuarioan aurki dezakegu, non *A. tonsa* estuarioa kolonizatu ondoren, bere udako dentsitateen igoerak kopepodoen dibertsitate eta espezie-ekiprobabilitatea jaitsi zuen (Gómez-Erache et al. 2000). Hortaz, BEDE-ek (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*) Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen espezie-dibertsitatean eta komunitate egituran eragindako aldaketak tesi honen bigarren kapituluaren aztertu dira.

3.1.4 Nitxo ekologikoen desplazamendua

Nitxo ekologikoaren kontzeptua hainbat modutan definitu da, baina Hutchinsonek plazaratutakoa izan da eragin handiena izan duena. Hutchinsonek (1957) honela definitu zuen nitxo ekologikoa: n -dimentsioko hiperbolumena, non espezie batek bizirauteko eta ugaltzeko behar dituen ingurune-faktore garrantzitsuen kopurua den n . Definizio horrek aldatu egin zuen beste autoreen iritzia, hau da, nitxo ekologikoa espezie baten ezaugarria zela eta ez ingurumenaren ezaugarria (Colwell eta Rangel 2009). Hutchinsonek ere bi nitxo bereizten zituen: oinarritzko nitxoa eta benetako nitxoa. Espezie batek beste espezieekin interakziorik ez duenean dituen baldintza fisikoak definitzen ditu oinarritzko nitxoak. Aldiz, benetako nitxoak lehiak, harrapakaritzak, gaixotasunek, parasitismoak eta antzeko interakzio biotikoek mugatutako banaketa duen espezie baten egiazko nitxoa adierazten du (Hutchinson 1957). Horretaz gain, Hutchinsonek espezieen benetako nitxoak espazio geografikoan islatuta ikusi zituen, hots, n -dimentsioko nitxoaren espazioan puntu edo eskualde bat proiektatu daiteke espazio geografiko batera, n -dimentsioko mapako geruzen bidez (Colwell eta Rangel 2009). Ezaugarri honek aukera ematen dio zientzialariari baldintza ekologikoen eta patroien arteko interfazeari buruzko galderak egiteko, espezie-banaketa eskala handian. Horretarako, dibertsitate-gradienteak, komunitate ekologikoen multzoa, espezieen inbasio gaitasuna eta klima-aldaketa globalari emandako erantzunak aztertzen laguntzen dio (Pearman et al. 2008).

Sarreraren ondoren, BEDE batek okupatuta ez dagoen nitxo bat aurkitu edo okupatutako nitxo bategatik lehiatu behar du (Di Castri et al. 1990). BEDE batek hutsik ez dagoen habitat berri bat kolonizatzen duenean, bere nitxoa beste espezie baten nitxoarekin gainjarri daiteke, eta jatorrizko espezieen arteko elkarreraginak aldatu ditzake baliabide berberengatik lehiagatik. Ondorioz,

bertako espezieen benetako nitxoa desplazatu edota nitxoaren zabalera aldatu daiteke. Aldaketa horiek komunitate osoa ezegonkortu lezakete, kate trofikoan aldaketak eraginez. Hori kontuan hartu behar da, gerta baitaiteke BEDE batek jatorrizko espezieen dibertsitatea edo dentsitatea ez aldatzea, baina benetako nitxoak aldatzea eta jatorrizko komunitatearen elkarreraginak eta funtzionalitateak aldatzea. Finlandiako Golkoan (Itsaso Baltikoa), adibidez, *Eurytemora* bi espezie (*E. affinis* bertakoa eta *E. carolle* inbaditzailea) eremu berean bizi dira. *E. carolleae* inbaditzailea, oro har, bigarrena izan ohi da *E. affinis*en dentsitateari dagokionez. Hala ere, *E. carolle*ieren tamaina handiak eta ugaltze-ezaugarri desberdinek *E. affinis*en (Sukhikh et al. 2019) berezko espezieak lekualda ditzake. Beraz, tesi honen hirugarren kapitulu BEDE-ek (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*) Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako nitxo ekologikoetan duen eragina ikertu da. Gainera, BEDE-en nitxoak mugatzen dituzten ingurumen-aldagaiak zehaztu dira, gertuko habitatetan egon daitezkeen arrisku-inbasioak ebaluatzeko.

3.1.5 Hedapena

Habitat berri baten kolonizazioaren ondoren, BEDE bat bere hedadura zabaltzeko gai da, eta hori gertatzen da populazio batek lehendik okupatu ez duen espaziorantz hedatzen denean. Termino hori, eskuarki, bigarren mailako inbasioa deritzo eta sakabanatze-bektore naturalen edo antropogenikoen bidez izan ohi da (Wasson et al. 2001). *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* BEDE-ek naturan sakabanatzeko gaitasun handia dute, arestian aipatutako ezaugarriak direla eta: gazitasunean bat-bateko aldaketak jasateko gaitasuna, metabolismo energetikoaren eta lokomozio-jarduera maila handia, *A. tonsa*ren kasuan arrautza jarkikorren ekoizpena (Holm et al. 2018), *P. marinus*ek lozorroan egoteko duen ahalmena (Svetlichny et al. 2019) eta *O. davisae*ren ernaldutako emeek estazio hotza diapausa egoeran gainditzeko duen gaitasuna (Svetlichny et al. 2016). Gaitasun horiei esker, besteak beste, *A. tonsa* Itsaso Beltza kolonizatzekeo gai izan zen Bosfortik (Istanbul hiriko itsasarte) sartuz (Hubareva et al. 2008). Era berean, *O. davisae* eta *P. marinus* Itsaso Beltzeko kostaldean zehar hedatu dira, Itsaso Beltzeko neguko eta udaberriko ingurumen-egoera txarretatik bizirik irauteko gai direlako eta ez dutelako harrapakaritzza presio handirik jasaten (Altukhov et al. 2014; Svetlichny et al. 2019).

BEDE-en bigarren mailako inbasioetarako bektore antropogeniko garrantzitsuenetariko bat gertuko kostaldean arteko lasta-uren garraioa da (Wasson et al. 2001) eta ikerlari askoz baieztatua izan da. Simkanin et al.-ek (2009) gertuko kosten arteko lasta-uren garraioa begiratu zuen BEDE-en presentzia baieztatzekeo eta bigarren mailako inbasioetarako bektore garrantzitsua dela ondorioztatu zuten. Cordell et al.-ek (2009) Puget Soundera iristen ziren itsasontziak analizatu zituzten eta ondorioztatu zuten gertuko kosten arteko garraioak inbasio arrisku handia zuela. Izan ere, gertuko kosten arteko garraioan parte hartzen dituzten ontziek bidaia laburragoak egiten dituzte eta, ondorioz, organismoen biziraupena handia da (Dibacco et al. 2012).

Tesi honetako laugarren kapitulu *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* BEDE-en hedapenari buruzko aurretiazko ikerketa bat azaldu da. Ikerketa Euskal Herriko zenbait estuarioetan espezie hauen presentzian edo ausentzian oinarritzen da, gainera, zein ingurugiro baldintzek mugatzen duen gehien espezie hauen kolonizazioaren arrakastari buruzko hurbilketa bat egiten lagundu digu.

3.2 Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako inbasioa

Monitorizazio-programak BEDE-ek habitat berrietan duten eragina aztertzekeo tresnarik onenak dira. Alde horretatik, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan (Bizkaiko Golkoan) dauden bi monitorizazio-programei esker, aipatutako BEDE *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* kopepodoen aurreko eta ondorengo zooplankton-komunitateari buruzko datuak eskuragarri

daude. Sistema horiek eskualde biogeografiko berean daude, baina ezaugarri morfologiko, fisiko-kimiko eta ondorio antropogeniko desberdinak dituzte. Hori guztia dela eta, monitorizazio-programa horiek kasu-azterketa onak dira, *A. tonsak*, *P. marinusek* eta *O. davisae* bertako zooplanktonaren komunitatean epe luzean izan dezaketen eragina aztertzeko.

A. tonsa 2001ean identifikatu zuten lehen aldiz Bilboko estuarioan, eta harrezkero, zooplanktonaren kalanoide nagusia izan da eta *Acartia clausi* bertako kopepodoaren banaketa aldatu du (Aravena et al. 2009). Bi urte geroago, Urdaibaiko estuarioan ere ikusi zen (Aravena et al. 2009) bertako *Acartia bifilosa* espeziearen (Villate et al. 2018) urtaroko joeran aldaketak eraginez. 2001. urtean, *O. davisae* Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan ere aldi berean agertu zen, eta oso ugaria izatera iritsi zen Bilboko estuarioan (Uriarte et al. 2016). Ondoren, 2010ean, *P. marinus* Bilboko estuarioan agertu zen (Uriarte et al. 2016). Gainera, 2010ean, lehen aldiz erregistratu ziren Bilboko estuarioan hedatzen ari diren beste kopepodo espezie batzuk (HADBE), hala nola *A. bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis*. Estuario honi buruzko aurretiazko azterlanetan espezie horiek ez zeuden, baina bai Urdaibaiko eta Plentziako estuario hurbiletan (Villate eta Orive, 1981; Villate, 1989). Tesi honen aurretik, BEDE horien gertaeren berri eman zen eta *A. tonsaren* kasuan bertako zooplanktonean eragiten duten eragina aztertu zen baina soilik familia bereko espezieentzat (Acartiidae). Beraz, tesi honetan BEDE-ek zooplanktonaren eta kopepodoen komunitatean epe luzean izango duten eragina aztertzen da.

HELBURUAK

Helburu orokorra:

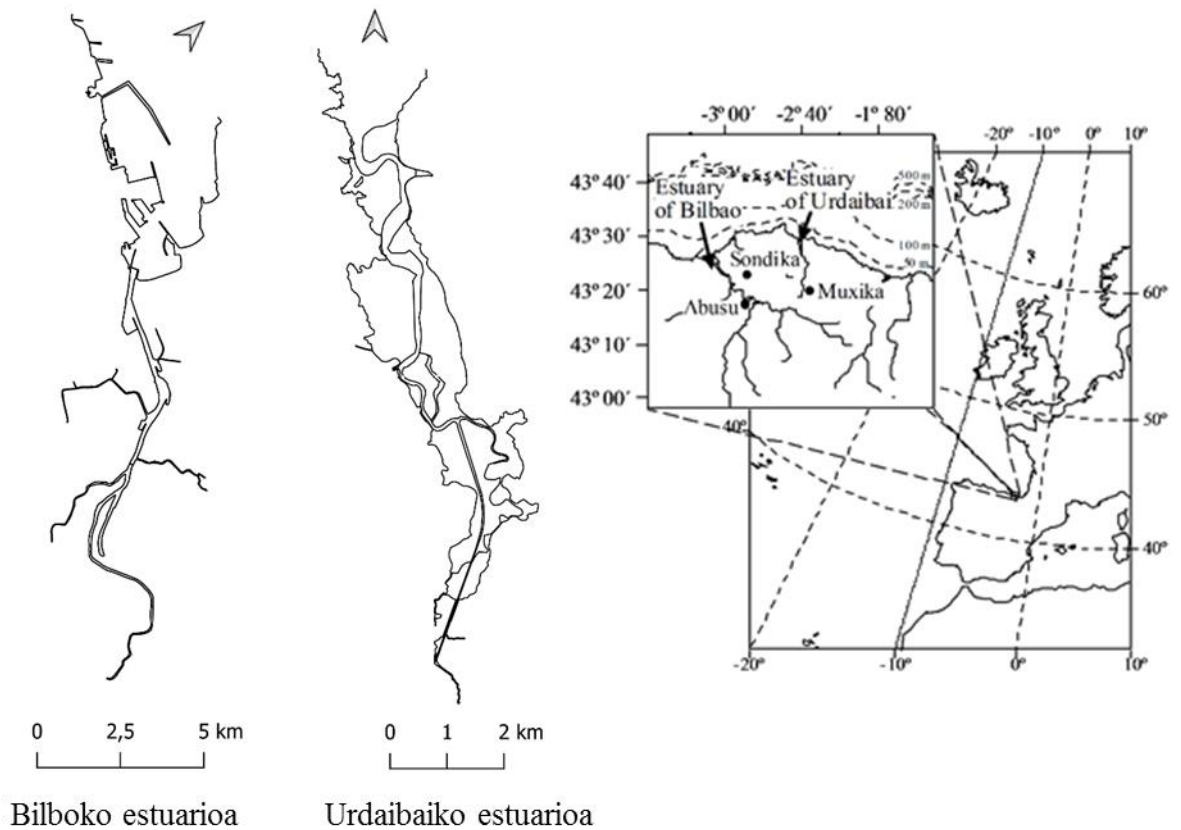
Bertakoak ez diren espezieen (BEDE) eta hedatzen ari diren beste espezie (HADBE) kopepodo planktonikoen kolonizazio prozesua aztertzea, eta espezie kolonizatzaile horiek bertako komunitate zooplanktonikoan eta euskal kostaldeko estuarioetan duten eragina aztertzea, estuarioen arteko desberdintasun natural eta antropogenikoei dagokienez, ikertutako kopepodoen izaera inbaditzailea ebaluatzeko.

Helburu zehatzak:

1. *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus marinus* eta *Oithona davisae* BEDE-en eta *Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis* HADBE-en agerpena eta ezarpena Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan deskribatzea 1998-2015 ikerketa-aldian, eta hauen eragina kopepodo totalaren, zooplankton totalaren, espezie kongenerikoen eta bestelako espezie garrantzitsuen dentsitatean eta fenologian aztertzea eta konparatzea estuario bakoitzeko gazitasun gune desberdinetan (1. Kapituluak).
2. Zooplankton komunitatearen egituraren eta dibertsitatearen gertatutako aldaketak deskribatzea Bilboko eta Urdaibaiko estuarioko gazitasun gune desberdinetan 1998-2015 ikerketa-aldian, eta *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus marinus* eta *Oithona davisae* BEDE-en eta *Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis* HADBE-en eginkizuna aldaketa horietan zehaztea (2. Kapituluak).
3. *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus marinus* eta *Oithona davisae* BEDE-en eta *Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis* HADBE-en nitxo ekologikoak zehaztea eta konparatzea Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan, eta espezie hauek zooplankton taxon desberdinen benetako nitxoan izan duten efektua ebaluatzea bi estuarioetan (3. Kapituluak).
4. *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus marinus* eta *Oithona davisae* BEDE-en presentzia egiaztatzea Plentzia, Oria eta Bidasoako estuarioetan, eta hauen egoera aldaratzea Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan lortutakoarekin BEDE hauek Euskal kostaldean duten hedapenaren irudi orokorra izateko eta gure ikerketa-eremuan arrakasta lortzeko eta kolonizatze mekanismoak aztertzea (4. Kapituluak).

IKERKETA-EREMUA

Tesi honetan azaldutako ikerketa gehiena euskal kostaldeko Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan egin da, Bizkaiko Golkoaren hego-ekialdean kokatuak (Bilbo 43° 23' I, 03° 07' M; Urdaibai 43° 22' I, 02° 43' M) (6. irudia). Beraz, bi sistemen deskribapen orokor eta komuna zati honetan zehaztuko da. Bestalde, 4. kapitulu Plentzia, Oria eta Bidasoako estuarioak ere aztertu ziren, zeinak kapitulu horretan deskribatuko dira. Euskal kostaldeko estuarioak osatzen dituzten ibai-sistema guztiek ibilbide motza eta malda handia dute, Kantauriko mendien eta kostaldearen arteko distantzia laburraren ondorioz (Villate et al. 1989). Gainera, eremuak klima epel-ozeanikoa du, negu ez oso gogorrekina eta uda beroekin, eta prezipitazio eta tenperaturaren banaketa aldakorra (Usabiaga et al. 2004). Mareak egunean bi alditan gertatzen dira, metro bat baino gutxiagoko amplitudeak dituzte marea hiletan eta 4,5 metrotik gora marea bizietan (Villate et al. 1989).



6. irudia: Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen kokapena eta mapa eskematikoa

1. Bilboko estuarioa

Bilboko estuarioa sistema meso/makromareala da, nahiko laburra (23 km) eta sakonera txikikoa (0,5 m-ko sakonera barrualdean eta 32 m-ko sakonera kanpoko gunean), 24 km² ingurukoa, hiriguneak eta industrialdeak gurutzatzen dituena (7. irudia). Bilboko estuariora isurtzen diren bi ibai nagusiak Ibaizabal eta Nerbioi dira, batez besteko emaria 35., m³/s-koa izanik (Monge-Ganuzas et al. 2019), nahiz eta ibaiadar txiki batzuk estuarioaren erdiko aldean isurtzen diren (21 m³/s). Euskal kostaldeko estuariorik handiena da eta arroak 1798,8 km² inguru ditu (Borja et al. 2004). Estuario handia denez, estuarioaren bolumena 200 x 10⁶ m³-koa da, batez besteko marea-prisma 77·10⁶ m³-koa eta marea fluxua nahiko txikia denez, 2 hilabete behar dira estuarioaren batez besteko bolumena berrizatzeko (Valentzia et al. 2004). Uraren gehienezko egonaldia 29 egun ingurukoa da, kanalizatutako goiko eta erdiko gunean kanpokoarena (Abra) baino txikiagoa da, eta askoz txikiagoa da haloklinaren gaineko geruzan (0,1-1,6 egun) haloklinaren beheko geruzetan baino (0,3-11,6 egun) estuarioaren luzeraren zati handiengan (Uriarte et al. 2014). Haloklinatik beherako uretan, gazitasuna txikiagotu egiten da kanpoaldetik barneko estuarioraino, gazitasunean beheranzko gradiente axiala erakutsiz. Gainera, barrualdea oso estratifikatua dago, gazitasuna haloklinaren azpian 30 inguru izanik; kanpoaldea, berriz, partzialki nahasita dago (Intxausti et al. 2012). Horrez gain, marea azpiko sedimentuak harea lohitsuak dira estuario osoan, buztin eta materia organiko gehiago izanik erdiko eremuan eta gutxiago kanpoko aldean (Cotano eta Villate 2006).

XIX. mendean, Bilbo inguratzen zuen meatze-industriaren garapenak industria metalurgikoari estuarioaren ertzetan kokatzen lagundu zion (Miribilla eta Triano inguruan). Altzairugintzak metalaren eraldaketan aritzen ziren enpresen konstelazio osoa eta gero eta ontziola handiagoa izatea (Euskalduna konpainia) ahalbidetu zituen, lehergailuak eta ehungintzako enpresak egiten zituzten enpresa kimikoekin batera. Industrializazio horrek immigrazioa eta hiriguneak gehitzea ekarri zuen. Mendearen amaieran, munduko burdinaren hamarrena Bizkaitik lortzen zen. 1902an, altzairuzko enpresa gehienak Altos Hornos de Vizcaya, S.A.-n bildu ziren, eta altzairu-fabrika handien garaiaren hasieran estuarioaren arroan eta burdin mineralaren hobien inguruan kokatu ziren (Arranz 2012). Industria-bazterkinen eta kontrolik gabeko hondakin-uren deskargen ondorioz, metal astunen kontzentrazio oso altuak eta estuarioko hipoxia/anoxia egoera iraunkorrak (Villate et al. 2013; Irabien et al. 2018) sistema osoari eragin zion, azoiko bihurtuz. Hala ere, 1979an Bilboko metropoli-eremuaren saneamendurako plan integrala ezarri izanak eta 80ko hamarkadan industria astuna gutxitu izanak itsasadarraren ingurumen-baldintzak birgaitzeko prozesua bultzatu zuten, eta oraindik ere hala jarraitzen du. Metal astunen kontzentrazioa jaitsi egin da (Fdez-Ortiz de Vallejuelo et al. 2010) eta disolbatutako oxigenoa nabarmen handitu da urteko batez besteko balioetan, % 40tik % 80ra (Villate et al. 2013). Ingurune-baldintzen hobekuntzari esker espezieek estuarioa birkolonizatu dute eta dibertsitatea handitu egin da, komunitate makrobentonikoa (Borja et al. 2006) eta komunitate pelagikoa (Uriarte et al. 2016) berreskuratuz. Hala ere, materia organiko eta mantenugai ez-organiko kopuruak oraindik handiak dira, eta ondorioz, sistema eutrofikoa da oraindik (García-Barcina et al. 2006).

Gaur egun, barnealdeko estuarioaren egoera ekologikoa txarra dela esan izan da, erdiguneko estuariokoa pobrea eta kanpoko estuariokoa moderatua dela (Franco et al. 2004). Hain zuzen, gizakiak erabat aldatutako estuarioa da, lurraren jabetza oso handia izan da eta estuario osoa kanalizatuta dago; izan ere, gaur egun marea azpiko zonek estuarioaren azaleraren ia % 100 hartzen dute (Cearreta et al. 2004). Gainera, iraganean estuarioaren sakonera handitzeko etengabeko dragatze-lanak egin ziren. Dena den, gaur egun Deustuko ubide irekian dragatzen

jarraitzen dute, Zorrotzaurre uhartean egiten ari diren urbanizazio proiektu baten ondorioz. Horrez gain, estuarioaren kanpoko aldean dauden portuko instalazioak Europako Arku Atlantikoko garraio- eta logistika-zentro garrantzitsuenetako bat dira. 2019. urteko balantzearen arabera (Bilboko Portua 2020), zirkulazio totala $35,5 \cdot 10^6$ mugimendu ingurukoa izan zen, batez ere merkataritza-zerbitzuei lotuak. Karga-ontzi horiek (lasta-uraren bidez espezieak sartu zituztenak) mundu osotik datoz.



7. irudia: Eskerretik eskuinera, goitik eta behera: Bilboko estuarioaren barne-estuarioaren, erdigunearen eta kanpoko gunearen argazkiak (autorea: Ziortza Barroeta).

2. Urdaibaiko estuarioa

Urdaibaiko estuario mesomakromareala motzagoa da (12,5 km-ko luzera), estuario ez hain zabala (7,7 km²) eta azalekoagoa (3 m-ko sakonera batez beste) Bilboko estuario hurbilekoa baino, beraz, ur-bolumen askoz txikiagoa du (3,3 x 10⁶ m³) (Borja et al. 2004). Bilboko estuarioarekin alderatuz, marea azpiko eremuek azaleraren % 30 inguru hartzen dute, eta marearteko geruza zabalak eta hareazko hondartzak aurki daitezke kanpoko muturretan, gatzezko zingirak eta kanaberazko oheak erdian eta barruan. Hala ere, barnealdea 15 m-ko zabalera duen kanal artifizial bat da (Villate et al. 1989) (8. irudia). Estuario horretan isurtzen den ibai nagusia Oka da, baina baditu bi erreka txiki ere, Mape eta Golako, 3,6 m³/s-ko batez besteko ur-emariarekin (Mongeganzas et al. 2019) eta arroaren azalera 183.21 km² ingurukoa da (Borja et al. 2004). Gainera, urak sisteman denbora gutxi irauten du (10 egun estuarioaren batez besteko bolumena berriztatzeko) (Valentzia et al. 2004), batez beste 4858300 m³-ko marea-prismarekin (Villate et al. 1989). Era berean, gazitasun-gradiente horizontal indartsua du; izan ere, kanpoaldeak marea-fluxu handia eta itsasgoran ondo nahasitako itsas ura duen bitartean, tarteko parte partzialki estratifikatua dago (Villate et al. 2017), barnealdeko haloklinaren azpiko gazitasunak, normalean, 26 inguru izanik. Kanpoaldeko marea azpiko sedimentuak agerian dauden hareak dira eta materia organiko kantitate baxua dute, tarteko eta barneko eremuak aldiz, harea lohitsuak dira eta materia organiko gehiago daukate (Cotano eta Villate 2006).

Urdaibaiko estuarioa eta haren arroa Biosferaren Erreserba izendatu zituzten 1984an; izan ere, bere ahoan estuarioa osatzen duten zona hareatsuetako 12 kilometroak Euskal Herriko hezegunerik garrantzitsuena izateaz gain, Iberiar Penintsulan hegazti migratzaile arraro askoren atsedena eta negu-leku ere badira, hala nola Gartza grisa (*Ardea cinerea*), ubarroia (*Phalacrocorax* sp.), txenada (*Sternidae* sp.), moko zabala (*Platalea leucorodia*) eta limoetako txori ugari, baita arrainak, anfibioak eta narrastiak. Gainera, paisaia ederra eta dibertsitate ekologikoa gain, historiaurreko lekuak ere badaude, hala nola Santimamiñe edo erromatarren okupazioaren nekropolia Foruan (Eusko Jaurlaritz/Gobierno Vasco 2020a). Hala ere, barnealdean dagoen hondakin-urak tratatzeko instalazio txiki bateko emariak edo mantengai ez-organikoak eta materia organikoa jasotzen ditu estuarioak (Cotano eta Villate 2006), eremu horretako egoera ekologikoa pobrea izanik (Franco et al. 2004). Kanpoko eremuan berriz, egoera ekologikoa ona da, marea trukea handia denez, 34 baino gazitasun gehiagoko urak estuariotik kanporatzen baitira itsasaldi-ziklo bakoitzarekin (Villate et al. 1989). Dena den, badira beste giza jarduera batzuk ere; adibidez, itsasadarraren erdian ontziola txiki bat dago (Muruetako ontziolak), eta ontzi horiek Bilboko itsasadarrean amaitzen dute. Era berean, estuarioaren kanpoko aldean zenbait portu daude; horietako bi portu txikiak dira, funtsean laketontziekin (Mundakako eta Busturiako portuak), eta hirugarrena (Bermeoko portua) portu handi samarra da, Bizkaiko Golkoko nabigazio-puntu estrategikoan eta euskal kostaldeko arrantza-portu nagusietako batean kokatua. Gainera, badago dartsena txiki bat laketontzientzat (Eusko Jaurlaritz/Gobierno Vasco 2020b).



8. irudia: Eskerretik eskuinera, goitik eta behera: Urdaibaiko estuarioaren barne-estuarioaren, erdigunearen eta kanpoko gunearen argazkiak (autorea: Ziortza Barroeta).

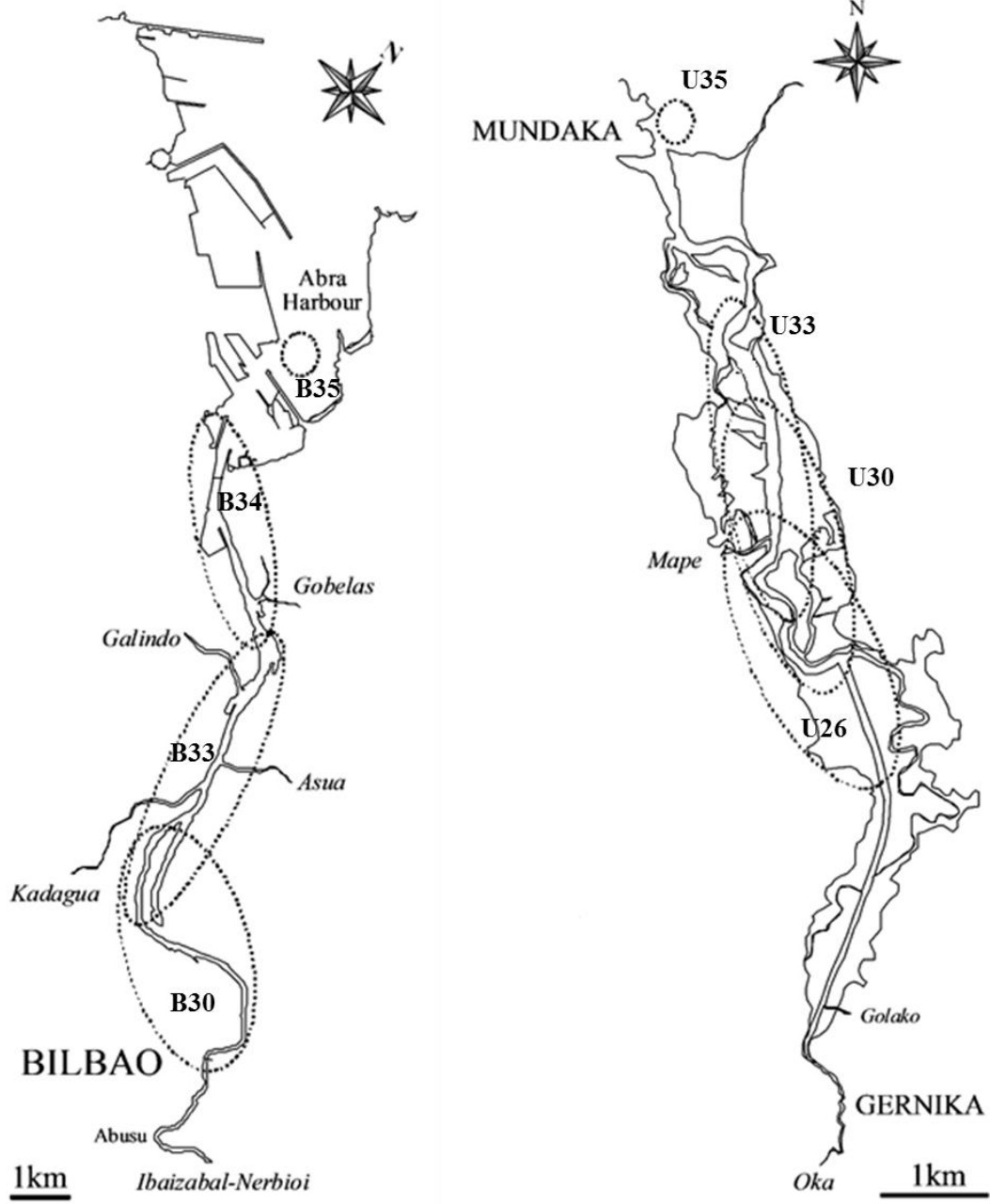
METODO OROKORRAK

Lehenengo, bigarren eta hirugarren kapitulueterako erabilitako datuak, monitorizazio-programa beretik jaso zirenez, eta beharrik gabeko bikoizketarik gerta ez dadin, datuen eskuratzea eta aurretratamendua kapitulu bakoitzetik atera dira eta atal honetan zehaztu dira. Metodologia espezifikotarako eta laugarren kapituluko datuak eskuratzeari buruzko xehetasun gehiagorako, irakurri dagokion kapituluko metodoen atala.

1. Datuen eskurapena

Lehen, bigarren eta hirugarren kapituluetan erabilitako biologia eta ingurumen datuak 1998-2015 ikerketa-aldikoak dira, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan 1998 urteaz geroztik egiten ari den komunitate zooplanktonikoa etengabe monitorizatzeko programaren barruan. Hileroko laginketak egin ziren itsasgoran, 30, 33, 34 eta 35eko gazitasunetan Bilboko estuarioan (B30, B33, B34 eta B35), eta 26, 30, 33 eta 35eko gazitasunetan Urdaibaiko estuarioan (U26, U30, U33 eta U35) (9. irudia). Gune bakoitzean tenperatura, gazitasun eta oxigeno disolbatuaren 0,5 m bakoitzeko profil bertikalak neurtu ziren, zunda multiparametrikoko baten bidez. Secchi diskoaren sakonera ere neurtu zen. Haloklinaren azpitik sakonera erdian dagoen ura Niskin botila batekin bildu eta laborategian iragazi zen, *a* klorofila neurtzeko metodo espektrofotometriko bidez, Lorenzen-en (1967) metodoa jarraituz. Gainera, gazitasunaren estratifikazio-indizea kalkulatu zen, ondoz ondoko sakoneren arteko diferentzia maximoa bezala (Villate et al. 2013).

Zooplanktonaren laginak haloklinaren azpitik hartu ziren 200 μm -ko sarea erabiliz, arraste horizontala 2-3 minutuz. Sarea fluxumetroaz hornitua zegoen. Haloklinaren gainean dagoen zooplanktonaren bidezko kutsadura hutsala izatea espero zen, sarea azkar jaurti eta berreskuratuko zelako laginketa-denboraren hasieran eta amaieran, arbuiagarria izanik goiko ur geruza mehean dagoen mesozooplanktona (Uriarte et al. 2014). Zooplanktonaren laginak % 4ko formolean kontserbatu ziren. Zooplankton-laginen analisi kualitatibo eta kuantitatiboak egiteko, lagina bolumen ezagun batean (10-1000 ml) diluitu zen, indibiduen dentsitate egokia lortzeko, eta alikuota nahikoak atera ziren indibiduoak identifikatzeko eta zenbatzeko, gutxienez taxon ugarienetako 100 indibiduo eta bigarren eta hirugarren ugarienetako 30 indibiduo, estereomikroskopia alderantzizatu baten bidez.



9. irudia: Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen mapak gazitasun guneek (26, 30, 33, 34 eta 35) duten hedadura adieraziz.

2. Datuen aurretratamendua

Ingurumen-aldagaien eta zooplanktonaren noizbehinkako balio galduak (% 8-11 baino gutxiago aldagai bakoitzeko) aurreko eta hurrengo hileko balioen batez bestekoarekin osatu ziren. Hala ere, Urdaibaiko estuarioko datuen seriean, U26 klorofilarako ondoz ondoko bi balio baino gehiago falta izan ziren 1998 eta 2000 bitartean; beraz, urte horietan urteko batez besteko balioak ez ziren zenbatetsi aldagai horretarako.

Kolonizazio-prozesua deskribatzeko, ikerketa-aldia hiru denbora-alditan banatu zen, espeziea ezartzeko hiru urratsi zegozkienak: lehenengo aldia 1998tik 2002ra bitartekoa da (*A. tonsa* eta *O. davisae* populazioak ezarri aurretik), bigarren aldia 2003tik 2009ra bitartekoa (*A. tonsa* eta *O. davisae* oso ugari eta *P. marinus* agertu baino lehen), eta hirugarren aldia 2010etik 2015era bitartekoa (*P. marinus* espeziea agertu zenetik eta *C. aquaedulcisen* dentsitatean igoera izugarria gertatu zenetik, aurretik ia dentsitate hutsalak zituen espeziea).

1.KAPITULUA: Bertakoak ez diren espezieen eta Hedatzen ari diren beste kopepodo espezieen kolonizazio-arrakastan eta zooplanktonaren gaineko eraginean desberdintasunak Bizkaiko Golkoko bi estuario kontrastagarritan

Bilbo eta Urdaibaiko estuarioetara (Bizkaiko Golkoa) iritsitako bertakoak ez diren kopepodo espezieen (BEDE) eta 1998-2015 denbora aldian Bilboko estuariora iritsi ziren hedatzen ari diren beste kopepodo espezieen (HADBE) kolonizazio-arrakasta analizatu da, eta baita espezie horiek espezie kongenerikoen, zooplankton totalaren eta kopepodo totalaren dentsitate eta urtaroko joeran izan duten eragina. Bilboko estuarioa *Acartia tonsa* eta *Oithona davisae* BEDE-ek (2003tik) eta *Pseudodiaptomus marinus* BEDEak eta *Calanipeda aquaedulcis* HADBEak (2010az geroztik) kolonizatu zuten, gertaera hauek estuario honen berreskuratze prozesuan ingurumen-baldintzak progresiboki hobetzearekin bat eginez. Hiru BEDE espezieak Urdaibaiko estuariora ere aldi berean heldu ziren, baina *A. tonsa* bakarrik bilakatu zen ugari, ziurrenik beste bi espezieen berezko hertsapenen ondorioz. *A. tonsa* bi estuarioetan, eta *O. davisae* eta *C. aquaedulcis*ek Bilboko estuarioan, 33 edo baxuagoko gazitasuneko ur-masetan eragin handia izan zuten zooplankton eta kopepodo totalaren dentsitate, konposizio eta dinamikan. Eragin handiena Bilboko barne-estuarioan gertatu zen, non kopepodo espezie kolonizatzaileen ekarpenaren ondorioz kopepodoen eta zooplankton totalaren dentsitateak handitu egin ziren, kanpo-estuarioko dentsitateekin aldaragarriak izanik; eta kopepodoen urteko maximoaren unea udaberritik udara atzeratu zen. BEDE-ek gehien kaltetutako espezie kongenerikoak *Acartia clausi* eta *Oithona nana* espezie neritikoak izan ziren Bilboko estuarioan, eta *Acartia bifilosa* espezie estuariotarra Urdaibaiko estuarioan.

Barroeta Z, Villate F, Uriarte I, Iriarte A (2020) Differences in the colonization success and impact of non-indigenous and other expanding copepod species on the zooplankton of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. *Biol Invasions* 22:3239–3267. doi: 10.1007/s10530-020-02320-7

1.1 Sarrera

Estuarioak bereziki inbasioetarako ohiko lekuak izan dira, dozenatetik ehunka BEDE metatu baitituzte estuario bakoitzeko, zeinak talde taxonomiko eta trofiko nagusi gehienak ordezkatzeko dituzte (Ruiz et al. 1997). Hala ere, zooplanktonaren barruan, lurreko metazoorik ugariak, estuarioeko BEDEn inpaktuak gutxi aztertu dira (Bollens et al. 2002). Euskal kostaldeko bi estuarioetan (Bizkaiko Golkoaren hego-ekialdea) 1998az geroztik zooplanktonaren monitorizazioak jatorri Indo-pazifikoko zenbait kopepodoren sarrera erakutsi du, hain zuzen ere, *Acartia tonsa*, *Oithona davisae* eta *Pseudodiaptomus marinus*, baita hedatzen ari diren beste kopepodo espezie (HADBE) batzuen sarrera, zehazki, *Calanipeda aquaedulcis* eta *Acartia bifilosa* (Aravena et al. 2009; Uriarte et al. 2016; Villate et al. 2018). *A. tonsa* 2001. urtean ikusi zen lehen aldiz Bilboko estuarioan eta barne-estuarioan zooplanktoneko kopepodo kalanoide nagusia bihurtu zen (Uriarte et al. 2016), bertako *A. clausi* espeziearen banaketa itxasorantz desplazatuz (Aravena et al. 2009). Bestalde, espezie hau 2003. urtean ikusi zen lehen aldiz Urdaibaiko estuarioan, bertako *A. bifilosa* espeziearen urtaroko joeran aldaketak sortuz (Villate et al. 2018). *O. davisae* eta *P. marinus* Bilboko estuarioan aurkitu ziren 2001ean eta 2010ean, hurrenez hurren (Uriarte et al. 2016), hala, bi espezie horiek Europako uretan berriki izan duten hedapena handituz (Jha et al. 2013; Gubanova et al. 2014; Cornils eta Wend-Heckmann 2015; Sabia et al. 2015).

Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan, *O. davisae* eta *P. marinus* espezieen eragina ez da oraindik aztertu. *A. tonsa* kasuan familia bereko (Acartiidae) bertako espezieetan izan duen inpaktua aztertu da (Villate et al. 2018), baina kopepodoen eta zooplankton totalen denbora aldi luzean izan duen inpaktuari buruzko informaziorik ez dago. Horretaz gain, hedatzen ari diren espezieek, adibidez *C. aquaedulcis*, sortu ditzaketen inpaktuaren gainean ez da azterketarik egin oraindik.

Lan honen helburuak honakoak izan ziren: 1) *A. tonsa*, *O. davisae* eta *P. marinus* BEDEn populazio-aldaketak aztertzea 1998-2015 ikerketa-aldi bitartean, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioak kolonizatu ondoren; 2) Bi estuarioetako gazitasun-gune desberdinetan BEDE horien eragina ebaluatzea eta konparatzea, kopepodo totalaren, zooplankton totalaren, espezie kongenerikoen eta zooplanktoneko beste osagai garrantzitsu batzuen ugartasunean eta fenologian duten garrantzi kuantitatiboari eta eraginari dagokionez; eta 3) Bilboko estuarioan denbora aldi horretan iritsitako *C. aquaedulcis* eta *A. bifilosa* HADBEen dinamika eta bertako zooplanktonean eragindako eragina analizatzea.

1.2 Metodoa

1.2.1 Datuen analisisa

Azterketa honetarako, *Paracalanus* spp., *Clausocalanus* spp., *Pseudocalanus elongatus*, *Ctenocalanus vanus* kopepodoak eta espezie horietatik identifikatu gabeko kopepodoak "PCPC-calanus" izenarekin taldekatu ziren kopepodoen multzo bakar batean, *Paracalanus parvus* talde horretako beste espezieak baino askoz ugariagoa izanik (Fanjul et al. 2017). Ingurumen-aldakortasuna laburbiltzeko, bi estuarioetako gazitasun-gune bakoitzean denbora-aldi bakoitzeko uraren tenperatura, estratifikazioa, disolbatutako oxigeno saturazioa, Secchi diskoaren sakonera eta *a* klorofilaren urtaroko (negua, udaberria, uda, udazkena) bataz bestekoak kalkulatu ziren.

Itu-espezieen denbora- eta espazio-dinamika deskribatzeko, *A. tonsa*, *O. davisae* eta *P. marinus* BEDE, *A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis* HADBE eta espezie kongenerikoen (*A. clausi*, *A. margalefi*, *A. discaudata*, *P. grani*, *O. nana*, *O. similis* eta *O. plumifera*) dentsitateen urtetik urterako aldaketak irudikatu ziren. Gainera, BEDEn, HADBEen, kopepodoak BEDE eta HADBE gabe eta zooplankton ez-kopepodoen dentsitateen eta abundantzia erlatiboen urtetik urterako aldaketak errepresentatu ziren. Aldaketa fenologikoak aztertzeko, BEDE-en, HADBE-en, zooplankton

totalaren, zooplankton ez-koepodoaren, koepodoak BEDE eta HADBE gabe eta koepodo totalaren hileko batez bestekoak kalkulatu eta irudikatu ziren, bi estuarioetako gazitasun-gune bakoitzeko eta denbora-aldi bakoitzeko. Dentsitateak logaritmotara transformatu ziren ($\log(x+1)$) lekuen arteko desberdintasunak hobeto ikusteko.

Aukeratutako espezie bakoitzak, BEDE totala, HADBE totala, koepodoak BEDE eta HADBE gabe eta zooplankton ez-koepodoak zooplankton totalera egindako ekarpenaren ehunekoak kalkulatu zen bi estuarioetako gazitasun-gune bakoitzerako eta ikerketa-aldi osorako.

Taxon desberdinek (BEDE, HADBE eta ikerketa honetan bereizitako beste zooplankton-kategoriak barne) zooplankton eta koepodo totalaren dentsitateetan behatutako urte arteko aldaketei egindako ekarpena modelo gehigarri orokorren bidez (GAM edo “generalized additive models”, ingelesezko adieran) aztertu zen (Wood 2004), R estatistika software-ko mgcv paketea erabiliz. Hori baino lehen, datuek analisiaren suposizioak betetzen zituztela probatu zen eta hileko anomaliak kalkulatu ziren (balio bakoitzaren eta aztergai den aldirako hilabete bakoitzeko batez besteko balioaren arteko aldea zati desbiderapen estandarra), planktoneko denbora-serieetan ohikoa den “urtaro-efektua” saihesteko.

1.3 Emaitzak

1.2.1 Ingurumen-egoera

1. taulan ikus daitekeenez, uraren tenperatura baxuagoa izan zen udaberrian azken denbora-aldian (2010-2015) eta udazkenean lehen denbora-aldian (1998-2002), eta altuagoa udan, tarteko denbora-aldian (2003-2009), bi estuarioetako gazitasun-gune guztietan. Nahiz eta neguko uraren tenperatura lehen denbora-aldian Bilboko estuarioan altuagoa izan, azken denbora-aldian balioak handiagoak izan ziren Urdaibaiko estuarioko gazitasun-gune guztietan. Orokorrean, 2003 eta 2006 urteak izan ziren beroenak. Gazitasunaren estratifikazio indizea, oro har, askoz handiagoa izan zen Bilboko estuarioan, eta bi estuarioetan handiagotu egiten zen gazitasuna gutxitu ahala. Azterketa-aldi osoan zehar, Bilboko estuarioko 30, 33 eta 34 gazitasun-guneetan handitu egin zen lehenengo denbora-alditik azken denbora-aldira; Bilboko gazitasun-gune handiengan eta Urdaibaiko estuarioan, berriz, ez zen eredu argirik ikusi. Bi estuarioetan, disolbatutako oxigeno-asetasuna (%) laginketaren sakonerako gazitasunarekin handitzen zen, baina balioak txikiagoak izan ziren Bilboko estuarioan, bertako 30 gazitasuneko gunean disolbatutako oxigenoa azken denbora-aldira arte ez baitzen iritsi egoera normoxikoetara (% 60-100). Estuario eta gazitasun gune guztietan balio altuenak azken denbora-aldian erregistratu ziren, Urdaibaiko 26 gazitasuneko gunean izan ezik. Secchiren diskoaren sakonera ere handitu egin zen barne-estuariorantz, gazitasun axialaren gradientean zehar, eta, kasu gehienetan, balio handienak azken denbora-aldian erregistratu ziren. *a* klorofila kontzentrazioak beheranzko joera orokorra erakutsi zuen gazitasunarekin, Urdaibaiko estuarioan Bilboko estuarioan baino adierazgarriagoa izanik, eta udan are nabarmenagoa. *a* klorofilaren urteko maximoaren unea udan gertatu zen, Urdaibaiko 35 gazitasuneko gunean izan ezik maximoa udaberrian gertatu zela, eta kasu guztietan, udako klorofila jaitsi egin zen lehenengo denbora-alditik azkenera.

1. taula Uraren temperatura (°C), gazitasunaren estratifikazio indizea (Gatz-estratifikazioa), disolbatutako oxigeno-asetasuna (%), Secchi diskoaren sakonera (m) eta *a* klorofilaren kontzentrazioaren (µg/l) batz besteko balioak negua (N), udaberria (Ub), uda (Ud) eta udazkenean (Uz) Bilboko (30, 33, 34 eta 35) eta Urdaibaiko estuarioko (26, 30, 33 eta 35) gazitasun gunetan eta 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-adietan. Denbora-aldien arteko baliorik handienak hizki lodiz eta txikiak etzanez.

Gaz	Denbora-aldia	Ur temperatura (°C)				Gatz-estratifikazioa				Disolbatutako oxigeno-asetasuna (%)				Secchi diskoaren sakonera (m)				<i>a</i> klorofila (µg/l)				
		N	Ub	Ud	Uz	N	Ub	Ud	Uz	N	Ub	Ud	Uz	N	Ub	Ud	Uz	N	Ub	Ud	Uz	
Bilboko estuarioa	30	1998-2002	12,25	14,75	20,63	16,03	13,88	10,81	9,33	9,40	41,91	31,75	16,03	39,41	0,74	1,05	0,96	0,87	0,50	2,96	8,42	1,61
		2003-2009	12,00	14,42	21,30	16,84	16,08	16,68	12,81	15,87	59,06	37,96	17,51	34,85	1,15	1,26	1,02	1,13	0,80	2,90	5,01	2,20
		2010-2015	12,03	14,25	20,71	17,11	17,76	18,84	14,29	18,90	68,27	53,24	24,64	46,16	0,96	1,36	1,25	1,00	0,79	1,80	3,83	1,49
	33	1998-2002	12,55	14,50	20,30	15,99	9,81	8,90	5,78	7,35	69,77	70,11	57,16	61,65	1,19	1,27	1,14	1,09	0,61	2,60	7,91	1,25
		2003-2009	12,46	14,44	20,85	16,73	11,45	13,11	6,44	9,40	80,57	78,00	84,46	71,74	1,29	1,38	1,54	1,53	0,70	1,98	4,72	1,24
		2010-2015	12,44	14,19	20,37	17,00	16,28	15,20	7,73	10,10	86,79	88,48	87,04	77,83	1,12	1,62	1,67	1,43	0,58	2,45	3,21	1,13
	34	1998-2002	12,60	14,34	20,18	15,98	7,57	4,33	1,91	5,01	87,73	94,32	87,24	78,86	1,63	1,53	2,04	1,53	0,50	2,65	6,31	1,01
		2003-2009	12,57	14,46	20,63	16,72	9,96	8,14	2,83	6,56	88,82	94,58	103,84	84,76	1,68	2,03	1,98	2,08	0,48	2,35	5,31	1,16
		2010-2015	12,54	14,12	19,98	16,84	13,47	9,95	4,08	7,44	95,06	105,65	103,37	90,30	1,20	2,19	2,71	1,86	0,52	2,92	3,32	0,98
35	1998-2002	12,86	14,25	20,21	16,06	3,98	1,95	0,77	2,44	94,94	102,79	101,50	89,73	3,53	4,11	3,29	2,95	1,05	3,38	5,97	0,76	
	2003-2009	12,66	14,44	20,49	16,67	8,03	3,85	1,12	3,28	95,87	101,09	109,04	100,67	2,68	3,72	3,40	3,54	0,85	2,37	3,75	1,87	
	2010-2015	12,66	14,08	19,77	16,91	4,98	4,29	1,04	2,92	105,09	111,03	114,36	102,33	3,18	5,92	5,82	4,26	0,62	2,17	1,82	0,78	
Urdaibaiko estuarioa	26	1998-2002	11,05	15,83	22,37	15,13	5,24	3,51	2,06	3,83	85,10	83,60	60,43	68,94	1,32	1,21	1,26	1,30	0,57	7,27	10,58	2,34
		2003-2009	10,98	16,32	23,25	16,01	7,24	3,23	3,01	4,28	86,05	88,15	60,37	71,94	1,29	1,40	1,32	1,08	0,85	6,98	6,14	2,60
		2010-2015	11,54	15,64	22,07	15,98	4,27	2,80	1,78	4,11	91,96	91,99	60,88	69,25	1,42	1,67	1,41	1,02	0,85	4,12	4,26	1,92
	30	1998-2002	11,43	15,53	22,11	15,25	3,31	3,02	1,06	2,87	89,46	89,13	73,19	79,47	1,63	1,53	1,60	1,51	1,09	2,93	6,73	1,34
		2003-2009	11,29	15,94	22,96	16,18	5,61	3,00	0,65	2,27	90,57	91,49	77,52	77,82	1,52	1,76	1,53	1,54	0,82	5,10	5,05	1,78
		2010-2015	11,72	15,35	21,72	16,18	4,24	2,41	1,44	3,75	94,54	97,51	79,15	83,38	1,91	1,92	1,74	1,59	0,67	2,60	4,13	1,44
	33	1998-2002	11,90	15,30	21,69	15,52	2,97	2,93	0,54	2,84	91,90	97,70	86,36	88,10	2,11	1,86	1,91	1,71	0,84	1,97	3,15	1,23
		2003-2009	11,64	15,49	22,35	16,37	3,94	1,99	0,57	1,08	94,12	94,48	90,28	87,93	2,02	2,44	2,02	2,06	0,87	2,60	3,86	1,13
		2010-2015	11,98	15,03	21,21	16,32	3,57	2,76	1,04	2,92	98,78	104,62	95,45	93,92	1,94	2,47	2,03	2,13	0,61	1,73	4,08	1,01
35	1998-2002	12,45	14,98	21,08	16,11	0,26	0,36	0,06	0,25	95,49	104,94	99,29	94,97	3,27	3,35	2,50	3,00	0,51	1,50	0,76	0,93	
	2003-2009	12,38	14,85	21,35	16,85	0,51	0,34	0,06	0,09	97,50	97,88	102,51	96,81	2,87	4,22	3,26	2,74	0,83	1,45	0,58	0,67	
	2010-2015	12,62	14,43	20,32	16,86	0,27	0,40	0,36	0,31	103,60	112,56	108,39	104,53	2,45	---	3,00	3,30	0,45	0,97	0,69	0,73	

1.3.2. Zooplanktonaren konposizioa

Azterketa honetan erabilitako zooplankton-taxonak eta 1998-2015 ikerketa aldirako taxon hauek zooplankton totalari egiten dioten ekarpena bi estuarioetako gazitasun gune bakoitzean, 2. taulan jaso dira. Bilboko estuarioan, barne-estuarioan (B30) bibalbo larbez gain, kopepodoen BEDEak (*Acartia tonsa*, *Oithona davisae* eta *Pseudodiaptomus marinus*) eta kopepodoen HADBEak (*Calanipeda aquaedulcis* eta *Acartia bifilosa*) soilik egin zioten zooplankton totalari ekarpenik handiena; kanpo-estuarioan (B35) berriz, kopepodo espezie gehienak, beste holoplanktonak eta meroplankton taxonak. Bitarteko gazitasun guneetan (B33 eta B34) ordea, *Acartia discaudata* eta *Acartia margalefi* kopepodoak, zirripedoen larbak eta apendikulariazeoak izan ziren taxon bakarrak zooplankton totalean ekarpenak egiten. Bestalde, Urdaibaiko estuarioan, barne-estuarioan (U26) *A. tonsa* BEDEa eta gastropodo larbek egin zioten zooplankton totalari ekarpenik handiena eta U30 gazitasun gunean *O. davisae* eta bertakoa den *A. bifilosak*. U33n ekarpen handiena izan zuten espezie eta taldeen kopurua U30ean baino handiagoa izan zen, eta are handiagoa U35en.

Bi estuarioetako barneko gunean (B30 eta U26), BEDEk erakutsi zuten zooplankton totalean ekarpen handiena, kanpo-estuarioan aldiz, kopepodoak BEDE eta HADBE gabe (B35 eta U35) eta tarteko gazitasunetan (B34 eta U33) zooplankton ez-kopepodoak. Hala ere, ikerketa-aldi osoan eta Bilboko estuarioko (B30) gazitasun-gune baxuenean bakarrik izan ziren BEDE kopepodoak nagusi zooplankton komunitatean. Estuario horretan, zooplankton ez-kopepodoak ziren nagusi tarteko gazitasunetan, zirripedoen larben ekarpen handiagatik batez ere; eta B35ean ekarpen handiena egin zutenak kopepodoak BEDE eta HADBE gabe izan ziren, batez ere *Acartia clausi*ren eta PCPC-calanusen ekarpen handia dela eta. Urdaibaiko estuarioan, gazitasun gune guztietan zooplanktonari ekarpen handiena egin zion taldea kopepodoak BEDE gabe izan zen, batez ere *A. bifilosak* ≤ 33 gazitasun-guneetan eta *A. clausi* eta PCPC-calanusek U35ean egindako ekarpen handiagatik.

2. taula Zooplankton totalari taxon bakoitzaren batuz besteko ekarpena (%) Bilboko (30, 33, 34 eta 35) eta Urdaibaiko (26, 30, 33 eta 35) estuarioetako gazitasun-guneetan ikerketa-aldi osoan zehar (1998-2015). Gazitasun-guneen arteko ekarpenik handienak hizki lodiz.

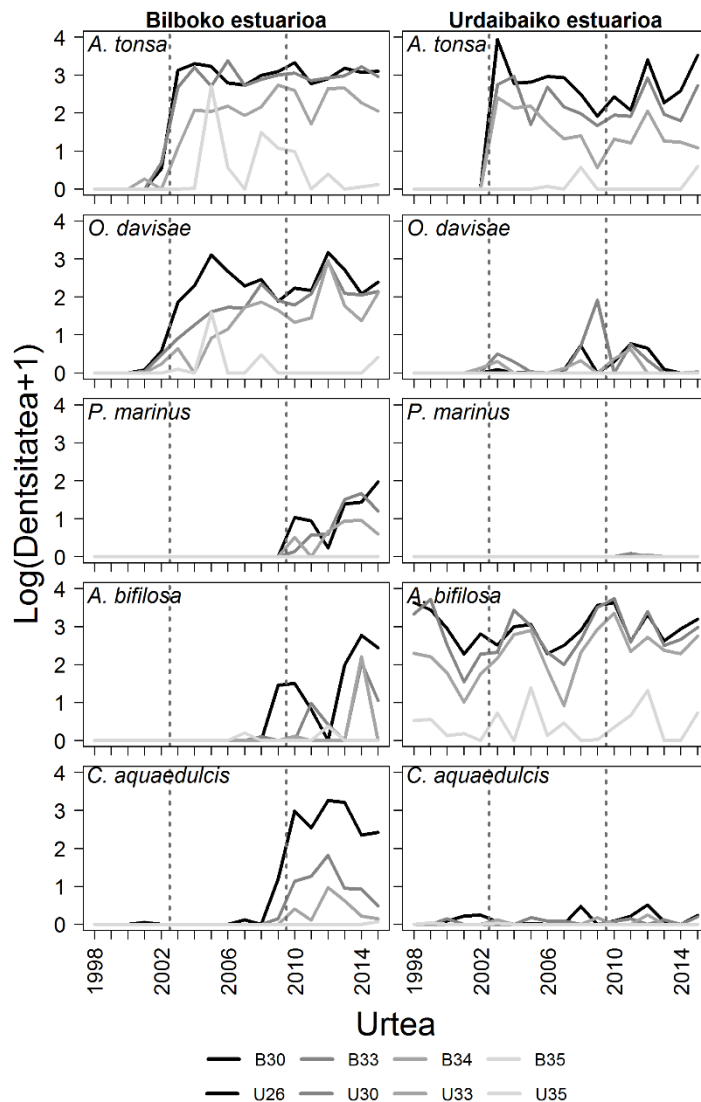
	Taxa	Bilboko estuarioa				Urdaibaiko estuarioa			
		30	33	34	35	26	30	33	35
Kopepodoak	BEDE <i>Acartia tonsa</i>	37,51	29,51	5,30	0,81	26,86	7,61	2,57	0,01
	<i>Oithona davisae</i>	12,47	4,08	2,52	0,06	0,02	0,18	0,02	0,00
	<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	0,38	0,21	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	HADBE <i>Calanipeda aquaedulcis</i>	12,49	0,25	0,03	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00
	<i>Acartia bifilosa</i>	2,41	0,30	0,30	0,00	36,77	49,45	22,19	0,12
	<i>Acartia clausi</i>	1,87	7,53	20,51	24,63	0,58	2,00	9,27	35,71
	<i>Acartia discaudata</i>	0,02	0,09	0,29	0,04	0,00	0,00	0,04	0,01
	<i>Acartia margalefi</i>	0,20	0,33	0,17	0,02	0,00	0,01	0,13	0,00
	<i>Paracartia granii</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,21	0,79	0,00
	<i>Oithona nana</i>	0,27	0,80	2,04	2,45	0,23	0,54	1,54	1,86
	<i>Oithona similis</i>	0,29	1,12	1,78	1,84	0,68	2,77	5,20	3,67
	<i>Oithona plumifera</i>	0,02	0,09	0,18	0,32	0,01	0,04	0,24	0,37
	PCPC-calanus	1,10	4,16	7,32	13,79	0,71	2,62	8,45	17,58
	<i>Temora longicornis</i>	0,03	0,05	0,14	0,35	0,04	0,15	0,46	0,29
	<i>Temora stylifera</i>	0,04	0,22	0,53	1,16	0,05	0,17	0,58	0,69
	<i>Euterpina acutifrons</i>	0,11	0,33	0,89	1,14	0,21	0,90	2,33	1,90
	<i>Ditrichocorycaeus anglicus</i>	0,01	0,02	0,07	0,14	0,01	0,05	0,17	0,23
	<i>Oncaea media</i>	0,04	0,12	0,42	1,07	0,14	0,36	1,53	2,37
	<i>Podon</i> sp.	0,03	0,12	0,72	1,16	0,04	0,06	0,11	0,48
	<i>Evadne nordmanni</i>	0,07	1,32	2,34	3,10	0,13	0,46	1,45	1,72
	<i>Evadne spinifera</i>	0,00	0,05	0,14	0,45	0,01	0,02	0,22	0,39
	Apendikulariazeoak	2,01	4,08	5,26	4,68	0,20	1,09	2,24	2,39
	Doliolidoak	0,01	0,03	0,33	1,13	0,01	0,01	0,08	0,52
	Ketognatuak	0,08	0,31	0,36	0,56	0,05	0,11	0,25	0,30
	Sifonoforoak	0,05	0,42	0,85	1,25	0,04	0,17	0,50	0,51
	Bibalbo larbak	12,11	1,98	2,00	1,34	0,12	0,42	1,25	1,82
	Gastropodo larbak	0,86	1,08	1,59	1,93	16,42	10,64	9,93	7,56
	Zirripedo larbak	10,41	36,65	34,66	24,38	12,29	11,58	14,08	9,14
	Dekapodo larbak	0,05	0,46	0,62	0,72	0,14	0,43	0,68	0,28
	Iktioplanktona	0,04	0,10	0,25	0,38	0,02	0,03	0,07	0,08
Marmokak	0,20	0,12	0,30	0,43	0,13	0,24	0,50	0,29	
Ekinodermatuen larbak	0,00	0,02	0,07	0,12	0,00	0,02	0,03	0,05	
BEDE totalak	50,36	33,80	7,87	0,87	26,88	7,79	2,60	0,01	
HADBE totalak	14,90	0,54	0,33	0,00	---	---	---	---	
Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	7,06	16,38	36,02	50,05	41,46	64,23	60,40	68,39	
Zooplankton ez-kopepodoa	27,68	49,28	55,78	49,08	31,66	27,98	37,00	31,59	

1.3.3 Urte arteko eta denbora-aldi arteko desberdintasunak zooplanktonean

BEDE eta HADBE kopepodoak

1. irudian erakusten den bezala, *A. tonsa*ren dentsitatea izugarri handitu zen 2003an, 2003-2009 denbora-aldiko lehen urtean, eta ondoren, dentsitate handi samarrak erakutsi zituen bi estuarioetako ≤ 33 gazitasun-guneetan. 2003az geroztik, *A. tonsa*ren dentsitatearen urtetik urterako dinamika nahiko desberdina izan zen aztertutako bi estuarioetan, eta gorabehera handiagoak izan zituen Urdaibaiko estuarioan, non dentsitatea jaitsi egin baitzen 2003-2009 denbora-aldian eta Bilboko estuarioan baino txikiagoa izan zen 2010-2015 denbora-aldian. Espezie horren dentsitatea nabarmen jaitsi zen bi estuarioetako gazitasunarekin, baina gazitasun bererako, dentsitateak altuagoak izan ziren beti Bilboko estuarioan. *O. davisae* 2001ean behatu zuten lehen aldiz Bilboko estuarioan, 2002tik aurrera dentsitateak handitu zituen baina *A. tonsa* baino modu apalagoan, balio altuenak B30en 2003-2009 denbora-aldian lortu zituen eta B33n eta B34n 2010-2015 denbora-aldian. Urdaibaiko estuarioan ordea, *O. davisae*ren dentsitatea oso

txikia zen eta urte batzuetan ez zen inongo espezymenik aurkitu. *A. tonsa* bezala, *O. davisae* dentsitatea gazitasunarekin txikiagotzen zuen, B35ean noizean behin bakarrik behatuz, baina inoiz ez U35ean. *P. marinusek* dentsitatea handitzeko joera argia erakutsi zuen 2010az geroztik Bilboko estuarioko gazitasun-gune guztietan, B35ean izan ezik, han ez baitzen inoiz aurkitu. Hala ere, Urdaibaiko estuarioan espezie hau soilik bi aldiz erregistratu zen (2011ko azaroan eta 2012ko urrian) eta oso dentsitate gutxitan. Urdaibaiko estuarioan, *A. bifilosa* beti egon zen bertan eta oso ugaria izan zen U33 eta U26 guneetan; bertan, fluktuazio txikiak eta batez besteko dentsitate handiagoa izan zituen azken denbora-aldian (2010-2015). Hala ere, Bilboko estuarioan 2007an erregistratu zen lehen aldiz, eta dentsitatea handitu zuen 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldi bitartean. *C. aquaedulcis* ere Urdaibaiko estuarioko gazitasun-gune guztietan aurkitu zen, baina dentsitate txikietan. Bilboko estuarioan noizbehinka bakarrik ikusi zen 2009ra arte, baina 2010etik aurrera espezie hori B30eko kopepodo ugarienetako bat bilakatu zen. *C. aquaedulcisek* Bilboko estuarioan gazitasuna handitu ahala dentsitatea txikiagotzeko joerarik sendoena erakutsi zuen (azterlan diren BEDE eta HABDEN artean).



1. irudia *Acartia tonsa*, *Oithona davisae*, *Pseudodiaptomus marinus*, *Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis*en urteko batez besteko dentsitateen urtetik urterako aldaketak (log dentsitatea+1) Bilboko estuarioko gazitasun-guneetan (B30, B33, B34 eta B35) eta Urdaibaiko estuarioko gazitasun-guneetan (U26, U30, U33 eta U35) 1998tik 2015era. Lerro ez jarraiek 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldiak banatzen dituzte.

Bi estuarioetako gazitasun guztietan BEDE-en hazkuntza handiena 1998-2002 denbora-alditik 2003-2009 arte izan zen, Bilboko estuarioko B34an izan ezik, han 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldi artean izan baitzen (3. taula). Igoera handiena B30, B33 eta U26n (>1.000 ind m³ batez beste) izan zen antzeko magnitudeetan, eta hutsala (0,4 ind m³ batez beste) U35ean. 2003-2009 denbora-alditik 2010-2015era, BEDE-ek hazkunde ertaina izan zuten Bilboko estuarioan, baina jaitsi egin zen Urdaibaiko estuarioan gazitasun txikiko eta ertaineko lekuetan. Bilboko estuarioan 2003-2009 denbora-alditik 2010-2014ra bitarteko HADBE-en igoera B30en (>1.000 ind m³ batez beste) beste gazitasun-guneetan baino bi edo hiru magnitude handiagoa izan zen.

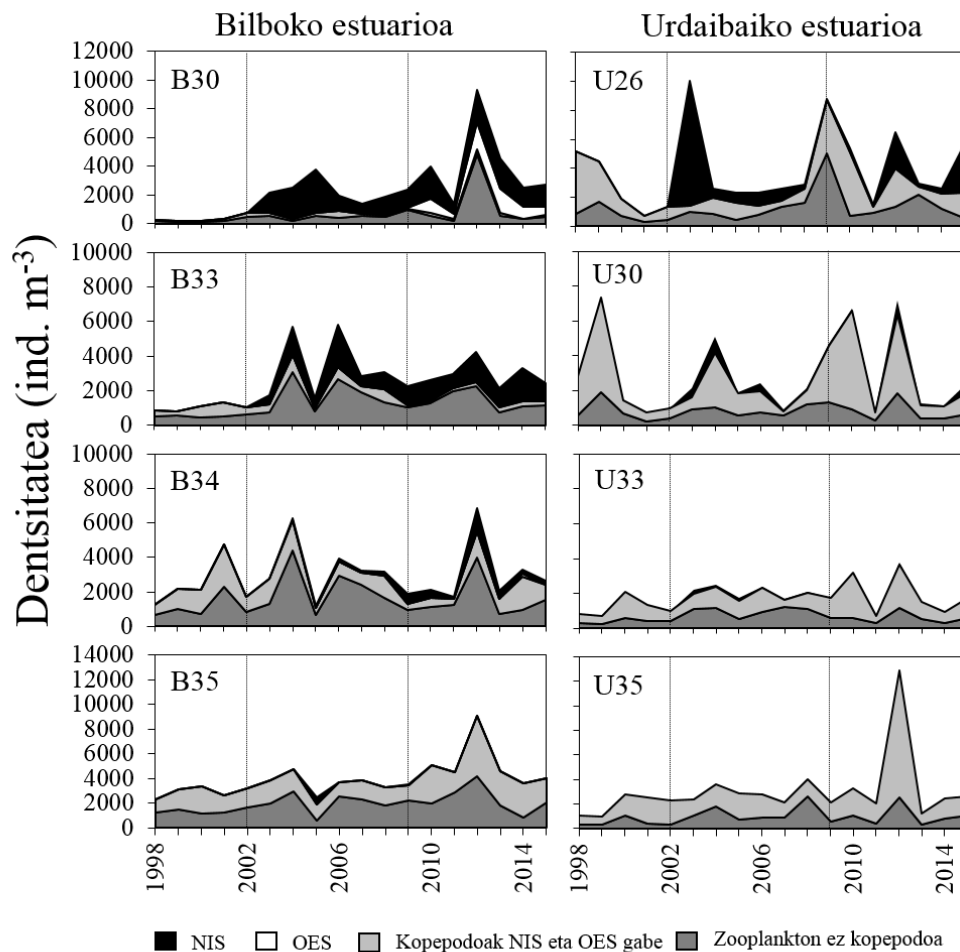
3. taula BEDE, HADBE, kopepodo totala, zooplankton totala, kopepodoak BEDE eta HADBE gabe eta zooplankton ez-kopepodoaren dentsitateen batz bestekoak (Den.) (indibiduoak m⁻³) Bilboko (30, 33, 34 eta 35) eta Urdaibaiko (26, 30, 33 eta 35) estuarioetako gazitasun-gune bakoitzean (Gaz) denbora-aldi desberdinetan. Hurrenez hurreneko denbora-aldi artean dentsitate diferentziak (Dif.) ere ageri dira. Hizki lodiz parametron bakoitzeko baliorik handienak.

	Gaz	Denbora-aldia	BEDE		HADBE		Kopepodo totala		Zooplankton totala		Kopepodoak BEDE eta HADBE		Zooplankton ez-kopepodoa	
			Den.	Dif.	Den.	Dif.	Den.	Dif.	Den.	Dif.	Den.	Dif.	Den.	Dif.
Bilboko estuarioa	30	1998-2002	1,1		0,0		124,3		349,6		123,2		225,3	
		2003-2009	1573,9	1572,9	6,1	6,1	1777,2	1652,9	2293,2	1943,6	197,2	74,0	516,0	290,7
		2010-2015	1714,5	140,6	1043,9	1037,9	2924,0	1146,8	4086,3	1793,0	165,5	-31,7	1162,3	646,2
	33	1998-2002	1,2		0,0		484,6		1018,1		483,4		533,5	
		2003-2009	1108,5	1107,3	0,1	0,1	1636,7	1152,1	3274,2	2256,0	528,1	44,7	1637,5	1103,9
		2010-2015	1279,9	171,4	41,1	41,0	1549,3	-87,4	2946,7	-327,4	228,3	-299,8	1397,4	-240,0
	34	1998-2002	0,3		0,0		1281,9		2402,3		1281,6		1120,4	
		2003-2009	194,4	194,1	0,0	0,0	1148,1	-133,9	3203,6	801,3	953,6	-328,0	2055,5	935,1
		2010-2015	470,1	275,7	29,3	29,3	1508,3	360,2	3115,2	-88,3	1009,0	55,3	1607,0	-448,6
35	1998-2002	0,0		0,0		1577,6		2914,4		1577,6		1336,8		
	2003-2009	86,1	86,1	0,1	0,1	1577,6	0,0	3631,5	717,1	1491,5	-86,1	2053,9	717,1	
	2010-2015	2,0	-84,1	0,3	0,2	2860,1	1282,5	5147,3	1515,8	2857,8	1366,5	2287,2	233,3	
Urdaibaiko estuarioa	26	1998-2002	0,0		---		1931,6		2734,4		1931,6		802,8	
		2003-2009	1716,9	1716,9	---	---	2932,7	1001,0	4517,7	1783,3	1215,7	-715,9	1585,0	782,3
		2010-2015	1124,5	-592,4	---	---	2920,3	-12,4	4085,2	-432,5	1795,8	580,0	1165,0	-420,1
	30	1998-2002	0,01		---		1934,0		2674,5		1934,0		740,5	
		2003-2009	341,9	341,9	---	---	1851,1	-83,0	2767,0	92,5	1509,2	-424,8	915,9	175,4
		2010-2015	280,2	-61,7	---	---	2506,5	655,4	3259,3	492,3	2226,3	717,1	752,9	-163,0
	33	1998-2002	0,1		---		797,3		1175,5		797,2		378,2	
		2003-2009	91,1	91,0	---	---	1098,0	300,7	2039,9	864,4	1006,9	209,7	941,9	563,7
		2010-2015	32,5	-58,6	---	---	1422,5	324,5	1986,2	-53,7	1390,0	383,1	563,7	-378,2
35	1998-2002	0,0		---		1424,4		1904,3		1424,4		479,9		
	2003-2009	0,4	0,4	---	---	1617,2	192,8	2837,6	933,3	1616,8	192,4	1220,4	740,5	
	2010-2015	0,5	0,1	---	---	3066,0	1448,7	4078,0	1240,4	3065,5	1448,7	1012,0	-208,3	

Kopepodoak eta Zooplanktona

Zooplankton eta kopepodo totalaren dentsitateek antzeko gorabeherak izan zituzten urtetik urtera bi estuarioetan, baina fluktuazioak nabarmenagoak izan ziren Urdaibaiko estuarioan Bilboko estuarioan baino, eta batez ere barne-estuarioetan (B30 eta U26) (2. irudia). 3. taulan ikus daitekeenez, kopepodoak eta zooplanktona hazi egin ziren pixkanaka lehen denbora-alditik (1998-2002) azken denbora-aldira arte (2010-2015) B30, B35, U30 eta U35ean, eta biek erakutsi zituzten dentsitate altuenak tarteko aldirian B33 eta U26ko guneeetan. Hala ere, zooplanktonaren dentsitatea handitu egin zen lehen alditik azken aldira, eta kopepodoen dentsitatea handiena B34 eta U33an izan zen. Bilboko estuarioan, hala kopepodoek nola zooplanktonak B30en ondoko ondoko hiru denbora-aldien arteko hazkunde handienak erakutsi zituzten. Hazkundeak magnitude berekoak izan ziren ($>1000 \text{ ind m}^{-3}$ batez beste), baina apur bat handiagoak izan ziren 1998-2002 eta 2003-2009 denbora-aldi artean, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldi artean baino. Ondoko ondoko igoera horiek, batez ere, 1998-2002tik 2003-2009rako BEDE-en igoerarekin eta 2003-2009tik 2010-2015erako HADBE-en igoerarekin lotu ziren, hurrenez hurren. Zooplanktonaren kasuan, hazkundera handitzeak zooplankton ez-kopepodoaren hazkundera handitzearekin lotu ziren, nagusiki bibalbioen larbekin (2. taula).

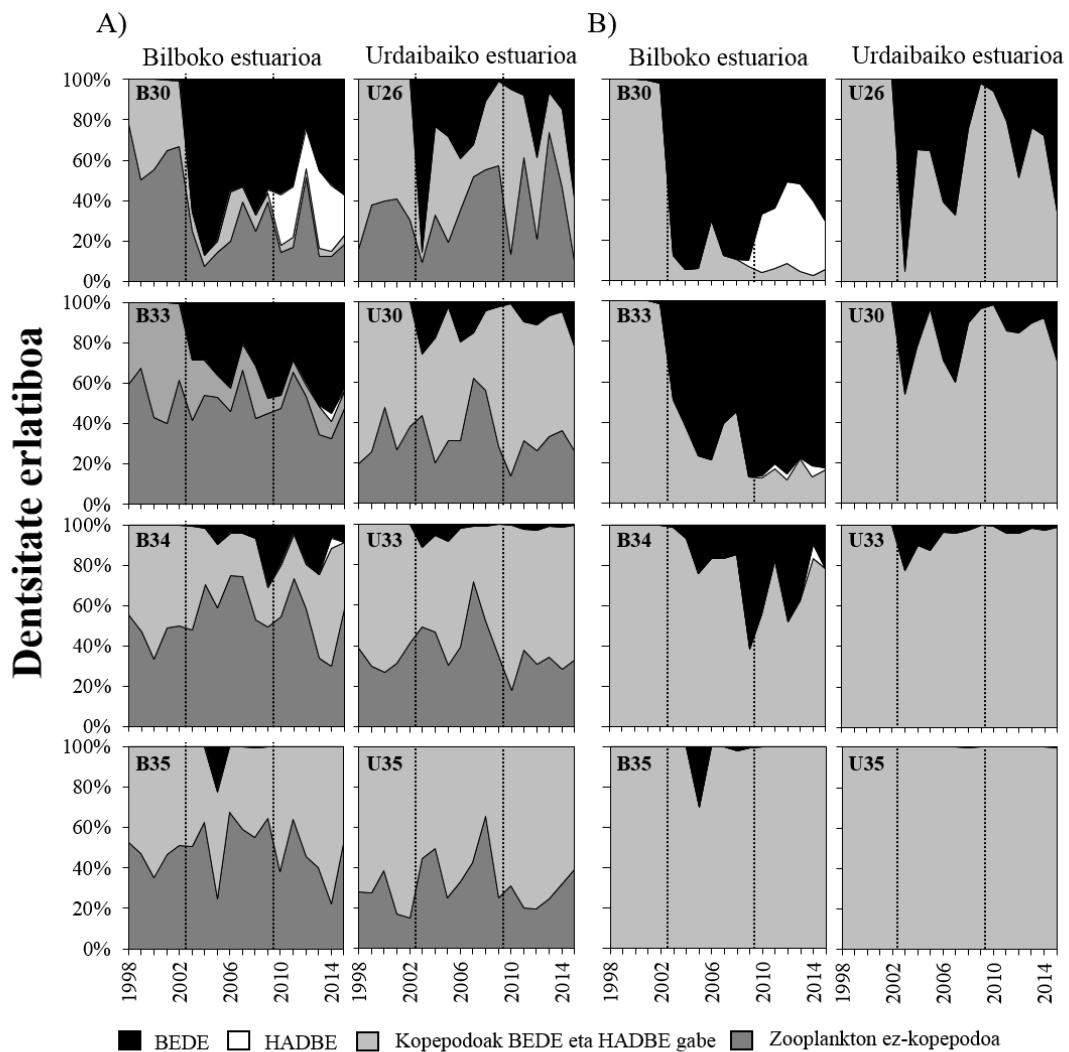
B33an, zooplanktonak eta kopepodoak B30en antzeko dentsitate-igoerak izan zituzten 1998-2002 eta 2003-2009 denbora-aldi artean, BEDEn handitzeari lotuta, eta zooplanktonaren kasuan, zooplankton ez-kopepodoa handitzeari lotuta, batez ere zirripedo larben eraginez (2. taula). Hala ere, B33 gunean 2003-2009tik 2010-2015era biak murriztu egin ziren, zooplankton ez-kopepodoak eta guztizko kopepodoak BEDE eta HADBE gabe gutxitu egin zirelako, nahiz eta BEDE eta HADBEak pixka bat igo. B34an, kopepodo totalak eta zooplanktona ere gutxitu egin ziren bigarren eta hirugarren denbora-aldietan, hurrenez hurren; izan ere, BEDE eta HADBE gehitzeak ez ziren nahikoak izan 2003-2009 denbora-aldian kopepodoak BEDE eta HADBE gabe eta 2010-2015 denbora-aldian zooplankton ez-kopepodoaren murrizketa konpentsatzeko. Urdaibaiko estuarioan, 1998-2002tik 2003-2009ra, BEDE-ek asko lagundu zuten U26ko kopepodo- eta zooplankton-dentsitateak handitzen, nahiz eta kopepodoak BEDE eta HADBE gabe murriztu. BEDEak 2003-2009tik 2010-2015era murriztu ondoren, beste kopepodo batzuen dentsitateak handitu ziren. U30ean, lehen denbora-alditik bigarreneira bitarteko BEDE-en dentsitatearen handitzeari kopepodoak BEDE eta HADBE gabe gutxitzeari aurre egin zion; U33an, aldi berean BEDE handitzeak kopepodoak eta zooplanktona handitzea ekarri zuen, kopepodoak BEDE gabe eta zooplankton ez-kopepodoa baino neurri txikiagoan. *A. bifilosa*, gastropodo larba eta zirripedo larben ekarpenagatik gertatu zen hori, batez ere (2. taula). U33an, azken aldirian BEDE gutxitu izanak eragin txikia izan zuen kopepodoen eta zooplanktonaren aldaketa kuantitatiboetan. Bi estuarioetako gazitasun-gunerik altuenean (B35 eta U35), kopepodoen eta zooplanktonaren dentsitatea handitu egin zen 2003-2009tik 2010-2015era, gazitasun-gunerik baxuenean baino magnitude berean ($>1000 \text{ ind m}^{-3}$ batez beste); kanpoaldeko leku horietan batez ere, kopepodoak BEDE eta HADBE gabe handitu egin ziren, BEDE eta HADBE-en dentsitatea hutsala izan baitzen.



2. irudia Kopepodo BEDE (*Acartia tonsa*, *Oithona davisae* eta *Pseudodiaptomus marinus*), HADBE (*Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis*, soilik Bilboko estuarioan), kopepodoak BEDE eta HADBE gabe eta zooplankton ez-kopepodoaren urteko batez besteko dentsitateen urtetik urterako aldaketak Bilboko estuarioko gazitasun-guneetan (B30, B33, B34 eta B35) eta Urdaibaiko estuarioko gazitasun-guneetan (U26, U30, U33 eta U35) 1998tik 2015era. Lerro ez jarraiek 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldiak banatzen dituzte.

3. irudiak erakusten duenez, Bilboko estuarioan lehenengo denbora-aldian (1998-2002), gazitasun txikiko lekuetan zooplankton ez-kopepodoak egin zion ekarpen handiena zooplankton totalari (B30 eta B33) (% 55-60 inguru), gazitasun handiko lekuetan (B34 eta B35) eta Urdaibaiko estuarioko gazitasun-gune guztietan, ordea, kopepodoak BEDE eta HADBE gabe (% 55 eta % 70 inguru, hurrenez hurren). BEDEak Bilboko estuarioan ezarri ondoren, B30eko zooplanktonean nagusi izan ziren, baina 2003-2009 (% 55-90) eta 2010-2015 (% 30-60) arteko kontribuzioak gutxitu egin ziren HADBEak azken denbora-aldian dentsitate handiekin ezarri zirelako (% 15-40). B33an ordea, BEDE-en ekarpena bigarren denbora-alditik (% 25-40) hirugarrenera (% 30-55) igo egin zen. Bi lekuetan (B30 eta B33), BEDE eta HADBE-en eragin negatiboa handiagoa izan zen kopepodoen (BEDE eta HADBE gabe) ekarpenean zooplankton ez-kopepodoan baino. Urdaibaiko estuarioan, BEDE-ek zooplanktonari egindako ekarpena % 80tik % 5era jaitsi zen gazitasun txikiaren guneeetan (U26). BEDE-ek zooplanktonari egindako urteko batez besteko ekarpena asko jaitsi zen gazitasuna handitu ahala. B34, B35 eta U30ean, BEDE-en kontribuzio-maila behin baino ez zen % 20 baino handiagoa izan ikerketa aldi osoan, % 10 baino txikiagoa mantenduz U33an eta % 0an U35ean.

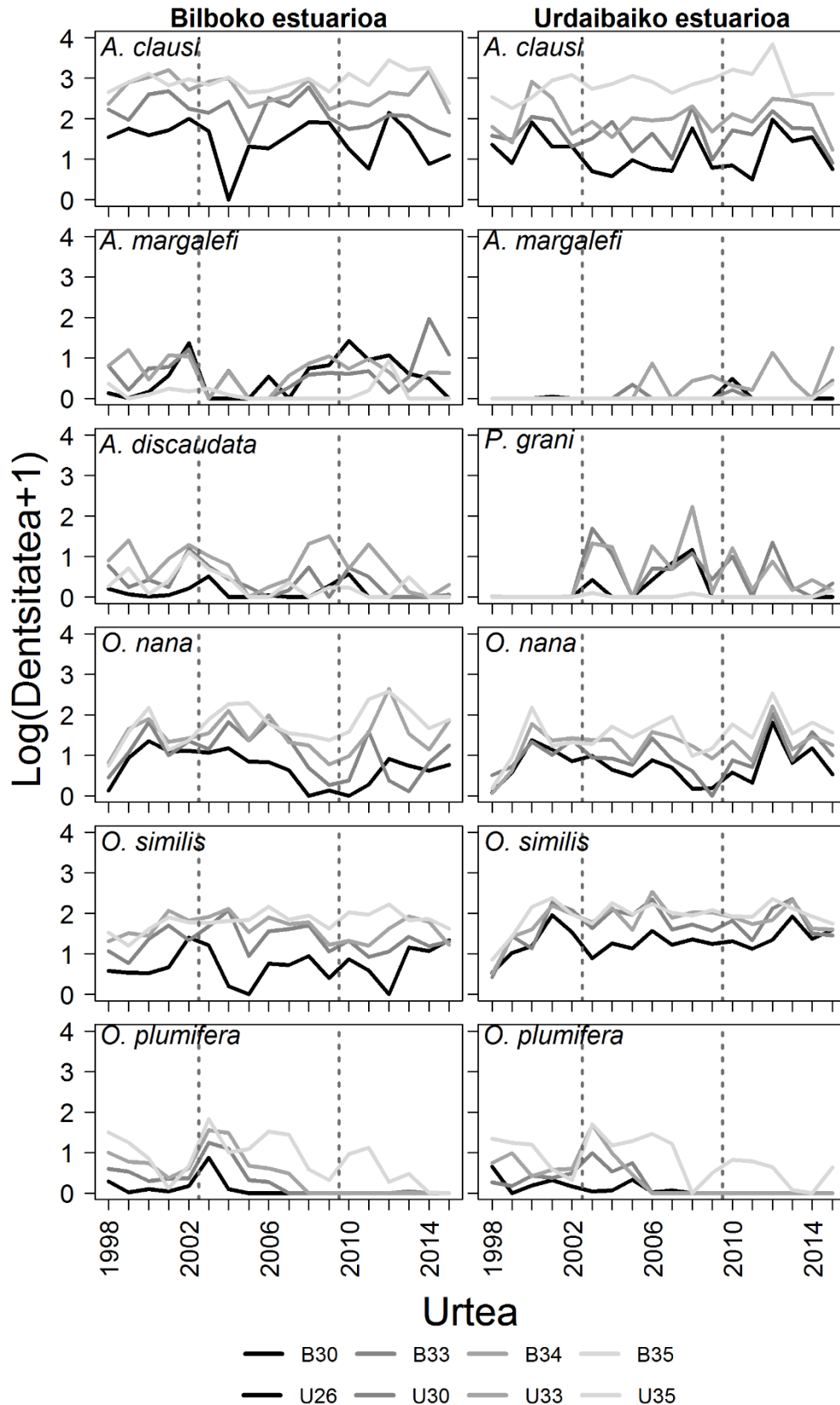
BEDE eta HADBE-ek ekarpen hutsala edo nulua egin zioten kopepodoen urteko batez besteko dentsitateari (3. irudia) lehenengo denbora-aldian (1998-2002) bi estuarioetako gazitasun-gune guztietan, baina 2003az geroztik ekarpen handiagoa egin zuten Bilboko estuarioko gazitasun-gune baxuetan. Bertan, BEDE-ek menderatzen zuten zooplanktona. Nahiz eta B30ean balioak 2003-2009an % 85 tik 2010-2015 denbora-aldian % 65era jaitsi HADBE-en dentsitateak handitu zirelako (% 30 inguru), B33an % 65etik % 80ra igo ziren. Aitzitik, Urdaibaiko estuarioan, BEDEak ezarri ondoren, haren ekarpena neurri handi batean (% 5etik % 95era) aldatu zen urte batetik bestera, gazitasun txikieneko gunean (U26). Bi estuarioetan, zooplankton totalari egiten dion ekarpenari dagokionez ikus daiteke, BEDEak kopepodo dentsitateari egiten zion ekarpena nabarmen jaitsi zela gazitasun gero eta handiagoarekin, eta noizbehinka, % 50 baino ez zuen gainditu B34n, % 40 U30en eta % 20 U33n eta B35en.



3. irudia Urtetik urterako aldaketak A) kopepodo BEDE (*Acartia tonsa*, *Oithona davisae* eta *Pseudodiaptomus marinus*), HADBE (*Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis*, soilik Bilboko estuarioan), kopepodoak BEDE eta HADBE gabe eta zooplankton ez-kopepodoaren zooplankton totalaren ekarpenetan (%) B) kopepodo BEDE (*Acartia tonsa*, *Oithona davisae* eta *Pseudodiaptomus marinus*), HADBE (*Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis*, soilik Bilboko estuarioan), kopepodoak BEDE eta HADBE gabe eta zooplankton ez-kopepodoaren kopepodo totalaren ekarpenetan (%) Bilboko estuarioko gazitasun-guneetan (B30, B33, B34 eta B35) eta Urdaibaiko estuarioko gazitasun-guneetan (U26, U30, U33 eta U35) 1998tik 2015era. Lerro ez jarraiek 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldiak banatzen dituzte.

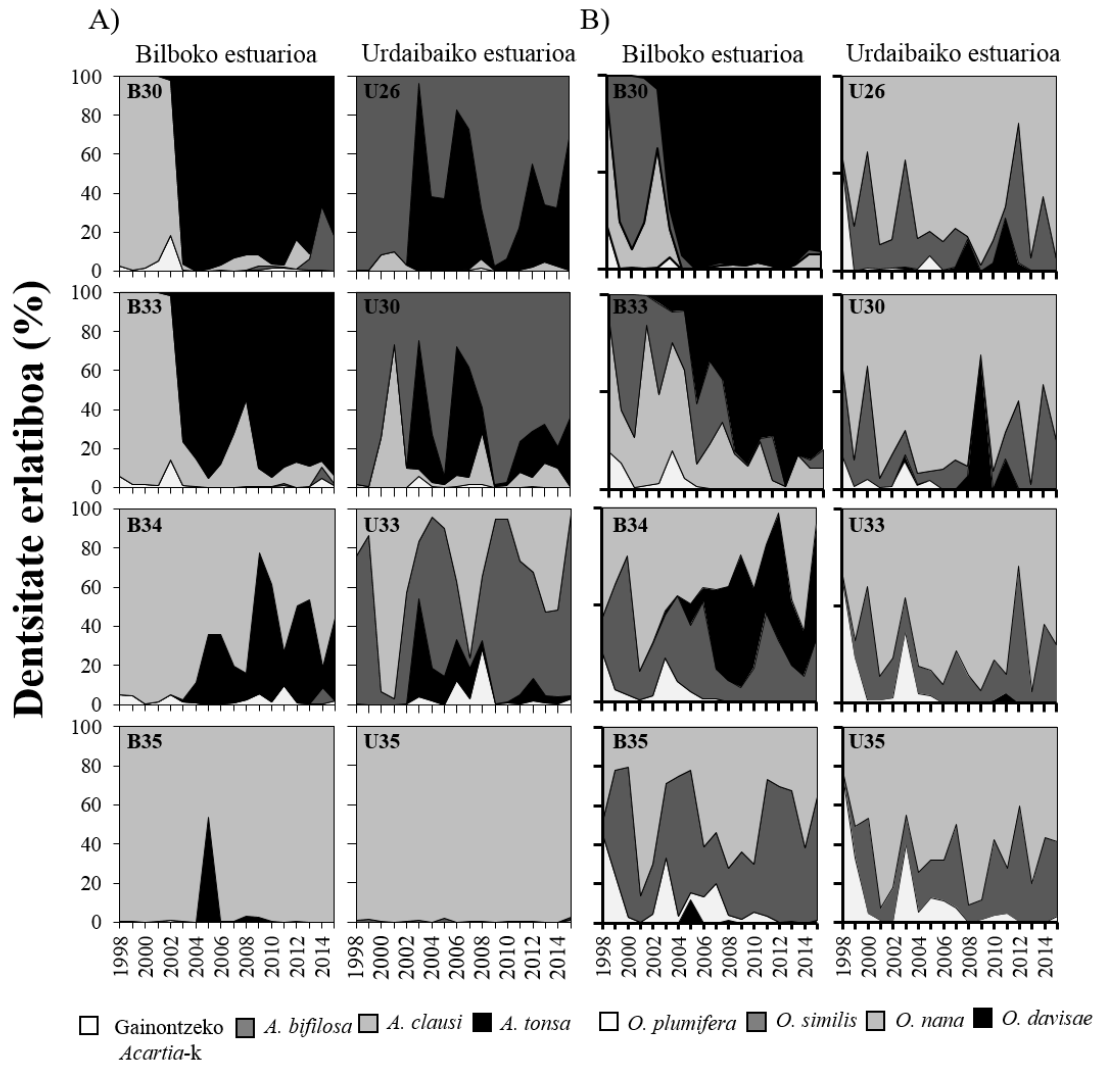
Acartia eta *Oithona* kongenerikoen taldeak

Acartia kongenerikoen taldean (4 eta 5A. irudiak), *Acartia* espezie nagusia *A. clausi* zen Bilboko estuarioko gazitasun-gune guztietan 1998-2002 denbora-aldian, nahiz eta dentsitateak jaitsiera bortitza erakutsi zuen B34tik B30ra. Baina, *A. tonsa* estuariora iritsi zenean, espezie nagusia bilakatu zen B30ean (oro har > %90) eta B33an (oro har > %80), *A. clausi* B34 eta B35ean aina magnitudeko dentsitateak lortuz. *A. bifilosaren* etorrerak ere *A. clausi*ren ekarpena jaitsi zuen B30ean. *A. clausi* nagusi mantendu zen *Acartia* espezieen artean B34 eta B35ean, B34ean lehenengo denbora-alditik (1998-2002) azken aldira (2010-2015) bere ekarpena nabarmen jaitsi zen arren. Bestalde, Urdaibaiko estuarioan *A. tonsa* iritsi baino lehen, *A. bifilosa* zen *Acartia* taldeko espezie nagusia U26 eta U30ean eta *A. clausi* U33 eta U35ean. Ondoren, *A. tonsa* nagusi bilakatu zen noizbehinka U26an, baina orokorrean bere ekarpena 2003-2009tik 2010-2015era jaitsi egin zen U26 eta U30ean. U33an *A. bifilosa* eta *A. clausi* txandakatzen ziren nagusi izateko, nahiz eta *A. tonsa* nagusi izan 2003an. *A. bifilosaren* ekarpen orokorra handitu egin zen lehen denbora-alditik (1998-2002) azken aldira (2010-2015) eta *A. clausi* beti izan zen nagusi U35ean.



4. irudia *Acartia clausi*, *Acartia margalefi*, *Acartia discaudata*, *Paracartia grani*, *Oithona nana*, *Oithona similis* eta *Oithona plumifera*ren urteko batez besteko dentsitateen urtetik urterako aldaketak (log dentsitatea+1) Bilboko estuarioko gazitasun-guneetan (B30, B33, B34 eta B35) eta Urdaibaiko estuarioko gazitasun-guneetan (U26, U30, U33 eta U35) 1998tik 2015era. Lerro ez jarraiek 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldiak banatzen dituzte.

Oithona kongenerikoen taldean (4 eta 5B. irudiak), *O. nana* eta *O. similis* ziren txandaka nagusi Bilboko estuarioan, 2003.urtean *O. davisae*ren dentsitate handipena gertatu zen arte. Ordutik, *O. davisae* bilakatu zen taldeko ia espezie bakarra B30ean (oro har > % 90) eta B33an poliki-poliki espezie nagusi bilakatu zen, baita B34an baina modu apalagoan. Bitartean, *O. nana*ren ekarpena B30, B33 eta B34an eta *O. similis*ena B30 eta B33an gutxitu egin zen, bi espezieek gazitasun-gune horietan 2003-2009tik 2010-2015era dentsitateak mantendu edo handitu zituzten arren. Hala ere, B35ean *O. davisae* ez zuen *O. nana* eta *O. similis*en nagusitasunaren txandakatzean eraginik izan, ezta *O. similis*en nagusitasuna Urdaibaiko gazitasun-gune guztietan.

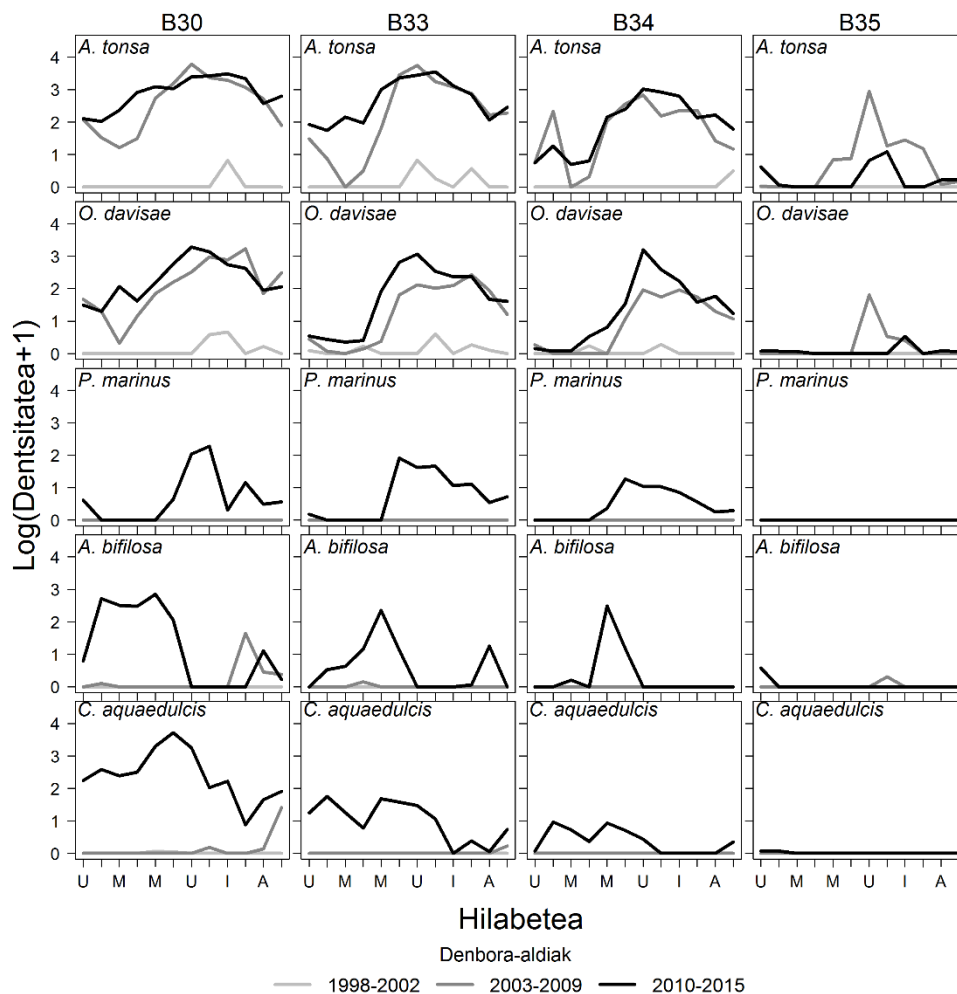


5. irudia Urtetik urterako abundantzia erlatiboa (%) aldaketak A) *A. bifilosa*, *A. clausi*, *A. tonsa* eta beste *Acartia* espezieen (*A. discaudata*, *P. grani* eta *A. margalefi*) *Acartia* generoko taldean B) *O. nana*, *O. similis*, *O. plumifera* eta *O. davisae*ren *Oithona* generoko taldean Bilboko estuarioko gazitasun-guneetan (B30, B33, B34 eta B35) eta Urdaibaiko estuarioko gazitasun-guneetan (U26, U30, U33 eta U35) 1998tik 2015era. Lerro ez jarraiek 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldiak banatzen dituzte.

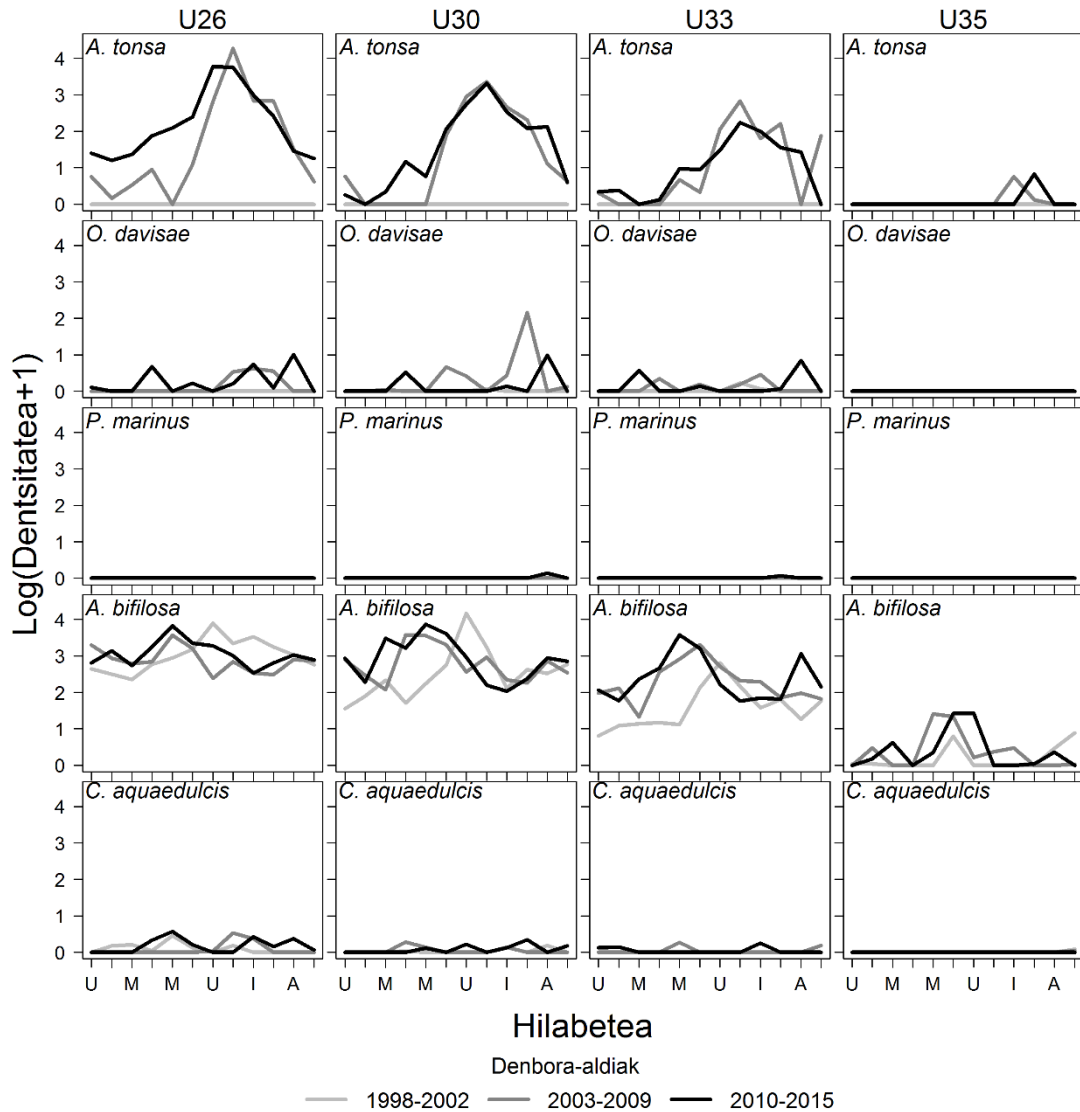
1.3.4. Aldaketa fenologikoak

BEDE eta HADBE koepodoak

6 eta 7. irudietan ikusten den bezala, *A. tonsa*ren dentsitate handienak uztaile-abuztuan izan ziren eta urtarokotasuna Urdaibaiko estuarioan Bilboko estuarioan baino argiagoa zen. Bi estuarioetako (B30, B33, U26 eta U33) gazitasun txikiko guneetan, 2010-2015 denbora-aldian urtaroko joera zabalagoa izan zuen 2003-2009 aldiaren baino, batez ere, 2003-2009tik 2010-2015era udaberriko dentsitateak handitu zirelako. *O. davisae*ren kasuan, urteko maximoaren unea aldatu egin zen uda amaieratik (oro har, urrian) 2003-2009 denbora-aldian B30 eta B33an, udara (uztailean) 2010-2015 denbora-aldian B30, B33 eta B34 guneetan. *P. marinus* ez zen inoiz aurkitu otsailetik apirilera bitartean, ekaina-uztaile bitartean izaten zuen urteko maximoaren unea eta ugariagoa zen urtearen bigarren erdian. *A. bifilosa*ren urteko maximoaren unea 2003-2009 denbora-aldian udan (uztailean) izatetik, 2010-2015 denbora-aldian udaberriaren (oro har, maiatzean) izatera pasa zen Urdaibai estuarioko 26, 30 eta 33 gazitasun-guneetan. Bilboko estuarioan, bere ezarpenaren ondoren (2010-2015 denbora-aldian), espezie honek maiatzean izan zuen urteko maximoaren momentua eta ez zen inoiz aurkitu uztailetik urrira bitartean. Era berean, Bilboko estuarioan *C. aquaedulcis* ugariagoa zen urtearen lehenengo erdian eta urteko maximoaren unea otsailetik ekainera bitartean zen gazitasun-gunearen arabera. Urdaibaiko estuarioan, espezie hau oso urria izan zen ikerketa aldi osoan zehar eta ez zuen urtarokotasun argirik adierazi.



6. irudia *Acartia tonsa*, *Oithona davisae*, *Pseudodiaptomus marinus*, *Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis*en hilabetetik hilabeterako aldaketak (log dentsitatea+1) 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldietan Bilboko estuarioko gazitasun guneetan (B30, B33, B34 eta B35).

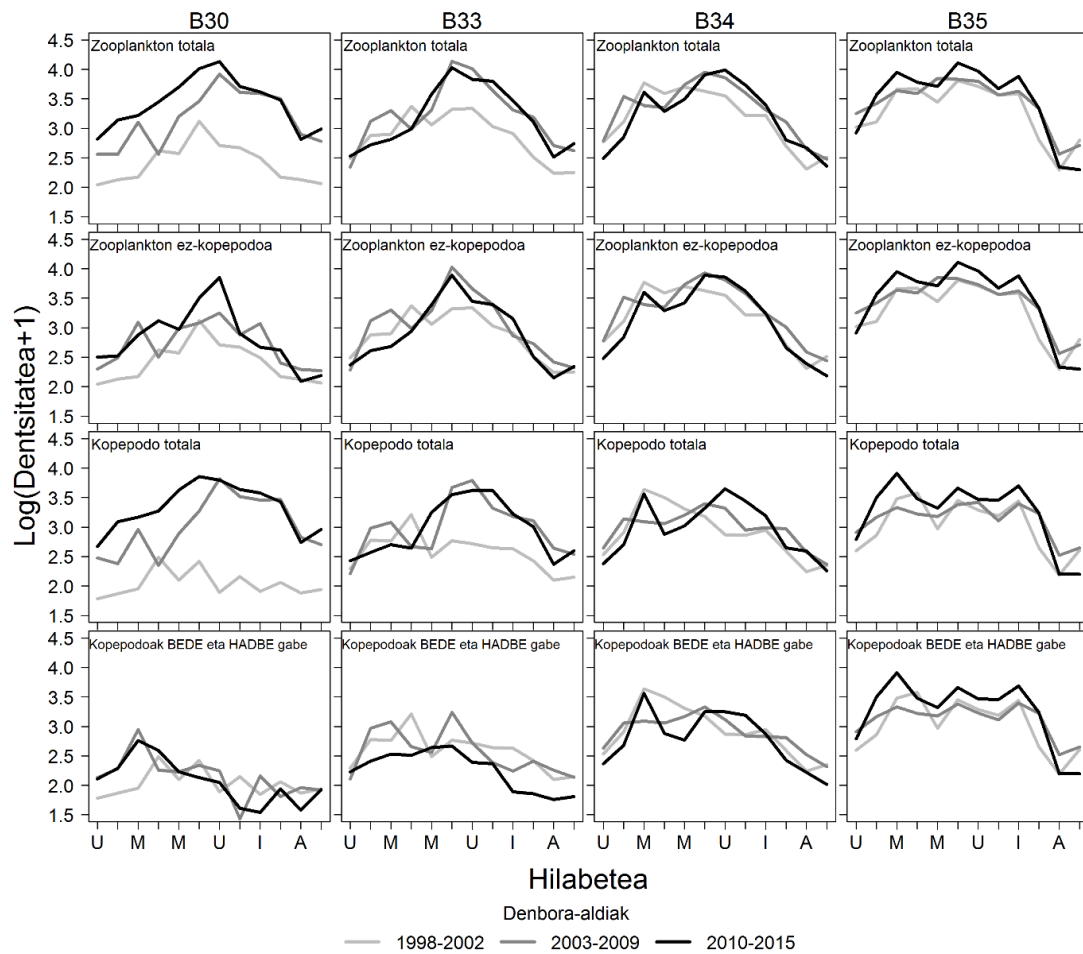


7. irudia *Acartia tonsa*, *Oithona davisae*, *Pseudodiaptomus marinus*, *Acartia biflosa* eta *Calanipeda aquaedulcis* hilabetetik hilabeterako aldaketak (log dentsitatea+1) 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldietan Urdaibaiko estuarioko gazitasun guneetan (U26, U30, U33 eta U35).

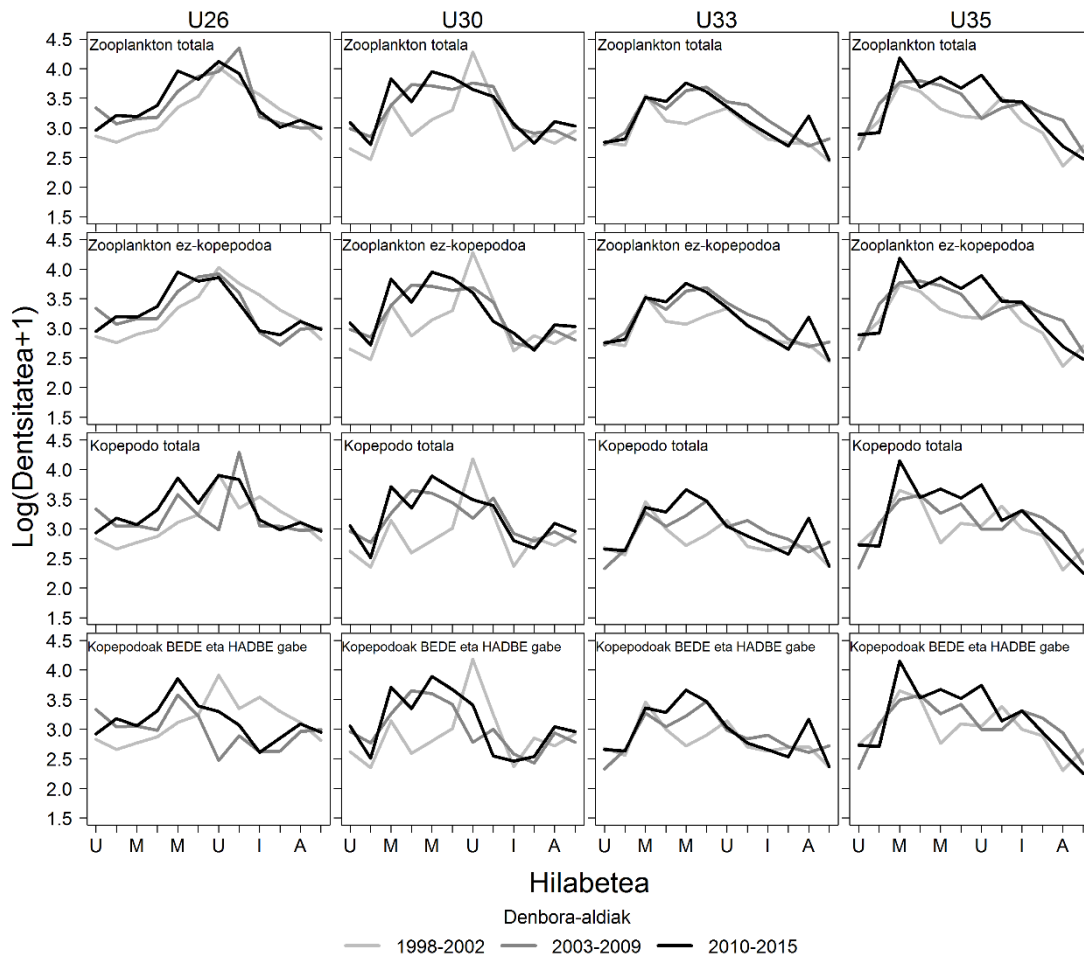
Kopepodoak eta zooplanktona

8. irudian ikus daitekeenez, 1998-2002 denbora-alditik 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldietara kopepodo eta zooplankton totalaren dentsitatea asko handitu zen urtearen bigarren erdian, eta apurka-apurka hurrenez hurreneko denbora-aldietan urtearen lehenengo erdian. B30 izan zen gazitasun-gune bakarra non kopepodoak BEDE eta HADBE gabeen dentsitateen urtaroko patroia nabarmenki kopepodo totalaren desberdina izan zen 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldietan. Izan ere, urteko maximoaren unea 1998-2002 denbora-aldian udaberrian (apirilean) izatetik hurrengo bi denbora-aldietan udan (ekaina-uztaila bitartean) izatera pasa zen. B33an, 1998-2002tik hurrengo bi denbora-aldietara izandako zooplankton eta kopepodo dentsitate igoera urtearen bigarren erdian B30ean baino txikiagoa izan zen, eta ez zen aldaketa garrantzitsurik hauteman urtearen lehen erdian. Urdaibaiko estuarioko (9. irudia) B35 gazitasun-gunean, zooplankton eta kopepodoen urtaroko patroia, kopepodoak BEDE eta HADBE gabe aintzat hartuta, ez ziren denbora-aldietan zehar aldatu. Urteko maximoaren unea U33an udaberritik udara aldatu zen eta U30ean udatik udaberrira. U26an, aldiz, zooplankton eta kopepodoen urteko maximoaren unea udan (uztaila-abuztua bitartean) izan zen hiru denbora-

aldietan, baina kopepodoak BEDE eta HADBE gabe 1998-2002an udan (uztaila) izatetik 2010-2015 denbora-aldian udaberrian (maiatza) izatera pasa zen.



8. irudia Zooplankton totala, kopepodo totala, zooplankton ez-kopepodoa eta kopepodoak BEDE eta HADBE gabeen hilabetetik hilabeterako aldaketak ($\text{log densitatea}+1$) 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldietan Bilboko estuarioko gazitasun guneetan (B30, B33, B34 eta B35).



9. irudia Zooplankton totala, kopepodo totala, zooplankton ez-koepodoa eta kopepodoak BEDE eta HADBE gabeen hilabetetik hilabeterako aldaketak (log dentsitatea+1) 1998-2002, 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldietan Urdaibaiko estuarioko gazitasun guneetan (U26, U30, U33 eta U35).

1.3.5. BEDE, HADBE eta beste taxon batzuen ekarpena kopepodo eta zooplanktonaren dentsitate-aldaketetan

GAM analisisien emaitzek (4 eta 5. taulak) erakusten zuten taxon desberdinen ekarpena zooplankton eta kopepodoen denboran zeharreko dentsitate-aldaketetan. Bilboko estuarioan, zehazki B30an, zooplankton totalaren aldaketetan ekarpen handiena egin zuten espezieak *A. tonsa* eta *C. aquaedulcis* izan ziren. *A. tonsa*, zirripodoen larbak eta kopepodoak BEDE eta HADBE gabe izan ziren B33an ekarpen handiena egin zutenak, eta azken bi talde hauek baita B34 eta B35ean. Bestalde, Urdaibaiko estuarioan, zooplankton totalean ekarpen handiena egin zuten taxonak U26an kopepodoak BEDE eta HADBE gabe eta *A. tonsa* izan ziren, U30ean *A. tonsa*, zirripodoen larbak eta gastropodoen larbak, eta U33an eta U35ean zirripodoen larbak. Kopepodo totalen dentsitate-aldaketetan ekarpen handiena egin zuten espezieak B30ean *A. tonsa*, *O. davisae* eta *C. aquaedulcis* izan ziren, B33an *A. tonsa* eta *A. clausi* eta B34 eta B35ean *A. clausi* eta PCPCP-calanus. Urdaibaiko estuarioan, U26 eta U30ean *A. bifilosa* eta *A. tonsa* izan ziren kopepodo totalen dentsitate-aldaketetan ekarpen handiena egin zuten espezieak. U33an, *A. bifilosa* izan zen eragin gehien izan zuen espeziea baina ondoren PCPC-calanus eta *A. clausi* izan ziren. Hala ere, U35ean *A. clausi* eta PCPC-calanus izan ziren ekarpen handiena egin zutenak. *O. davisae* eta *A. tonsa*ren ekarpena kopepodo eta zooplankton totalaren dentsitate-aldaketen azaltzeko dinamika txikitzen zihoan gazitasuna handitu ahala bi estuarioetan, beti ere txikiagoa izanik Urdaibaiko estuarioan.

4. taula Zooplankton eta kopepodo totalen abundantzien GAM emaitzak Bilboko estuarioko gazitasun-gune bakoitzean, taxon desberdinak aldagai prediktiboak bezala erabiliz. Soilik “smooth” esangarriak erakusten dira eta aldagai prediktibo bakoitzerako p-balioa eta F balioa ere erakusten dira. Modelo bakoitzerako R² eta desbiderapen estandarren portzentaia (D.e. (%)) ere adierazten dira. BEDE eta HADBE espezieak hizki lodiz adierazi dira.

30			33			34			35		
Zooplanktona											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
<i>A. tonsa</i>	32,495	<2E-16	<i>A. tonsa</i>	39,326	<2E-16	Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	512,821	<2E-16	Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	618,107	<2E-16
<i>C. aquaedulcis</i>	10,738	1,79E-13	Zirripedoen larbak	22,665	<2E-16	Zirripedoen larbak	14,891	<2E-16	Zirripedoen larbak	22,146	<2E-16
Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	8,95	6,40E-11	Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	22,357	<2E-16	<i>A. tonsa</i>	10,601	1,38E-12	Apendikulariazeoak	3,894	0,00015
<i>O. davisae</i>	8,027	5,00E-10	<i>O. davisae</i>	4,023	0,00014	Apendikulariazeoak	17,064	5,48E-05	Kladozeroak	4,890	0,00861
Zirripedoen larbak	13,237	2,87E-09	Poliketoen larbak	3,710	0,00077	<i>O. davisae</i>	12,994	0,00040	Bibalboen larbak	2,596	0,00968
Ketognatuak	4,467	0,00013	Apendikulariazeoak	3,026	0,00743	Sifonoforoak	5,333	0,02205	Arrain arrautza eta larbak	3,591	0,02166
Bibalboen larbak	12,217	0,00062									
<i>A. bifilosa</i>	7,571	0,00665									
Poliketoen larbak	2,464	0,01383									
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,905	93,4		0,899	92,6		0,898	91,5		0,894	91,0	
Kopepodoak											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
<i>A. tonsa</i>	189,712	<2E-16	<i>A. tonsa</i>	36,465	<2E-16	<i>A. clausi</i>	64,873	<2e-16	<i>A. clausi</i>	203,35	<2E-16
<i>O. davisae</i>	9,586	3,78E-12	<i>A. clausi</i>	8,788	5,07E-11	PCPC-calanus	22,446	3,77E-14	PCPC-calanus	129,588	<2E-16
<i>C. aquaedulcis</i>	10,761	1,64E-08	PCPC-calanus	7,78	2,46E-09	<i>O. davisae</i>	52,808	7,88E-12	<i>O. nana</i>	5,846	0,00067
PCPC-calanus	9,114	0,00288	<i>A. margalefi</i>	5,053	4,29E-05	<i>A. tonsa</i>	9,549	2,49E-11	<i>T. stylifera</i>	6,462	0,00149
			<i>O. davisae</i>	6,833	0,00044	<i>O. plumifera</i>	6,429	5,31E-05	<i>O. similis</i>	4,050	0,04554
			<i>E. acutifrons</i>	5,172	0,02418	<i>P. marinus</i>	3,669	0,0005			
						<i>O. nana</i>	8,575	0,0038			
						<i>E. acutifrons</i>	6,309	0,0129			
						<i>O. similis</i>	5,405	0,0212			
						<i>A. discaudata</i>	4,289	0,0398			
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,798	82,4		0,807	84,8		0,893	91,3		0,895	90,7	

5. taula Zooplankton eta kopepodo totalen abundantzien GAM emaitzak Urdaibaiko estuarioko gazitasun-gune bakoitzean, taxon desberdinak aldagai prediktiboak bezala erabiliz. Soilik “smooth” esangarriak erakusten dira eta aldagai prediktibo bakoitzerako p-balioa eta F balioa ere erakusten dira. Modelo bakoitzerako R² eta desbiderapen estandarren portzentaia (D.e. (%)) ere adierazten dira. BEDE eta HADBE espezieak hizki lodiz adierazi dira.

26			30			33			35		
Zooplanktona											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	265,336	<2E-16	Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	173,883	<2E-16	Zirripedoen larbak	194,684	<2E-16	Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	124,08	<2E-16
A. tonsa	25,735	<2E-16	A. tonsa	30,946	<2E-16	Kopepodoak BEDE eta HADBE gabe	122,022	<2E-16	Zirripedoen larbak	8,5	2,83E-09
Gastropodo larbak	12,762	2,32E-16	Zirripedoen larbak	29,821	<2E-16	Gastropodo larbak	53,284	7,31E-12	Gastropodo larbak	13,464	1,32E-08
Zirripedoen larbak	12,384	5,86E-12	Gastropodo larbak	21,3	<2E-16	A. tonsa	18,002	3,60E-05	Kladozeroak	20,106	1,29E-05
Dekapodoen larbak	3,057	0,00271	Hydromedusae	5,284	2,00E-05	Arrain arrautza eta larbak	3,88	0,00025	Sifonoforoak	2,344	0,01100
O. davisae	2,891	0,00393	Ketognatuak	3,818	2,56E-04	Hydromedusae	3,796	0,00030	Ketognatuak	3,069	0,02770
Poliketo larbak	2,772	0,01037	O. davisae	2,606	0,03737						
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,888	91,9		0,965	97,6		0,958	96,7		0,927	94,1	
Kopepodoak											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
<i>A. bifilosa</i>	218,402	<2E-16	<i>A. bifilosa</i>	65,229	<2E-16	<i>A. bifilosa</i>	54,291	<2E-16	<i>A. clausi</i>	424,806	<2E-16
A. tonsa	43,199	<2E-16	A. tonsa	17,959	<2E-16	PCPC-calanus	21,306	1,17E-10	PCPC-calanus	28,179	<2E-16
<i>T. longicornis</i>	5,32	3,22E-06	<i>O. similis</i>	8,522	1,10E-08	<i>A. clausi</i>	11,132	3,03E-07	<i>E. acutifrons</i>	6,437	2,38E-07
O. davisae	2,129	0,03440	<i>A. clausi</i>	14,402	0,00020	A. tonsa	6,743	0,00055	<i>O. nana</i>	27,946	3,62E-07
			<i>E. acutifrons</i>	2,505	0,03899	<i>O. similis</i>	3,789	0,00085	<i>O. similis</i>	5,552	3,22E-06
						<i>O. media</i>	2,477	0,02356	<i>O. media</i>	3,348	0,00147
									<i>T. stylifera</i>	8,111	0,00494
									<i>O. plumifera</i>	7,027	0,00878
									<i>D. anglicus</i>	3,028	0,00936
									<i>T. longicornis</i>	2,834	0,03037
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,82	85,3		0,801	83,8		0,689	73,8		0,943	95,5	

1.4 Eztabaida

Azterketa honen emaitzen arabera, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetara BEDE kopepodoak (*A. tonsa*, *O. davisae* eta *P. marinus*) iristek hainbat modutan eta intentsitate-gradutan eragin zuen zooplankton totalaren, kopepodoen eta bertako espezieen dentsitatean, konposizio erlatiboan eta urtaroko joeran. Era berean, *A. bifilosaren* eta *C. aquaedulcisen* arrakastak eta eraginak, Bilboko estuarioan finkatu ondoren, hein handi batean Urdaibaiko estuarioan ikusitakotik asko urrundu ziren, non bi espezieak monitorizazio-programaren hasieratik egon baitziren.

1.4.1 BEDE eta HADBE-en kolonizazio arrakastan desberdintasunak

Aztertutako bi estuarioetan behatutako BEDE kopepodoen dentsitatei esker ondoriozta daiteke *A. tonsa*, *O. davisae* eta *P. marinus* arrakastaz ezarri zirela Bilboko estuarioan, baina *A. tonsak* bakarrik izan zuen arrakasta Urdaibaiko estuarioan. Aurreko azterketek jadanik argitaratu zuten *A. tonsaren* arrakasta Bilboko barne-estuarioaren kolonizazioan (Aravena et al. 2009; Uriarte et al. 2016) eta bi estuarioetan bere dentsitatea 33 gazitasunetik 35 gazitasun-gunera murrizteak agerian uzten du haren portaera estuariotarra (Villate et al. 2018). Espezie hori, ordea, Itsaso Beltzeko kostako ur ireki gazietan ere badago (Altukhov et al. 2014) eta Marmara itsasoko “Golden Horn” estuarioan sartu zela jakinarazi zen (Isinibilir et al. 2016). *O. davisae* *A. tonsa* baino dentsitate apalagotan aurkitu zen, baina ziklopoide txiki horren benetako garrantzia gutxietsi egin da, zalantzarik gabe, 200 µm-ko plankton-sareak erabiltzeagatik, antzeko tamaina duten *Oithona* generoko beste espezie batzuetarako erakutsi den bezala (Villate 1991; Pansera et al. 2014). San Frantziskoko goiko estuarioan, *O. davisaren* batez besteko oparotasuna *Acartia* espezie gazikarak baino bi magnitude handiagoa izan zen, eta udazkeneko batez besteko maximoa 150000 ind. m⁻³ baino handiagoa izan zen 73 µm-ko plankton-sarea erabili zenean (Bollens et al. 2014). Bilboko estuariorako aurreikusitako balio maximoak baino magnitude bat handiagoko dentsitateak dira. *O. davisak* ere portaera estuariotarra izan zuen bi estuarioetan, eta gazitasun handieneko gunean egon zen noizean behin Bilboko estuarioan. *P. marinus*, zeina lehenengo bi BEDE espezieak baino handiagoa da, *A. tonsa* eta *O. davisae* baino askoz dentsitate txikiagoa izan zuen, kostako beste sistema batzuetan egindako behaketen antzekoak izanik. Izan ere, jatorrizko eskualdean ere, Fukuyamako portuan, *P. marinus* ez da beste kopepodo nagusi batzuk (*O. davisae* kasu) bezain ugaria (Liang and Uye 1997). Faro lakuan (Mediterranea), *P. marinus* laugarren kopepodo espezie ugariena bihurtu zen, baina, batez beste, *Acartiidae* eta *Oithonidae* nagusi ziren kopepodo multzo baten guztizko dentsitatearen % 0,5 baino ez zen (Sabia et al. 2014), Bilboko estuarioan bezala. Hala ere, *P. marinus*en izaera epibentonikoa dela eta, haren dentsitatea gutxietsi egin liteke ohiko zooplanktonaren laginetan (De Olazabal and Tirelli 2011; Brylinski et al. 2012).

A. tonsaren urtaroko patroia Urdaibaiko estuarioan Bilboko estuarioan baino murriztagoa zen. Honen arrazoia egon liteke BEDEak iritsi baino lehen, zooplankton komunitate estuariotar bat bazegoela lehenengo aipatutako estuarioan eta ez ordea bigarreanean (Uriarte et al. 2016; Villate et al. 2018). Hala ere, *A. tonsak* bi estuarioetan dentsitate oso altuak eta *O. davisae* eta *P. marinus*ek Urdaibaiko estuarioan oso dentsitate txikiak aurkeztearen arrazoia azaltzeko estuarioen berezko ezaugarri hidromorfologiakoak eta BEDE-en gaitasunak kontutan hartu behar dira. Zagami et al. 2018ren arabera, *O. davisaren* kolonizazio arrakastaren baldintza optimoak eutrofizatutako ingurune isolatuak eta ur truke mugatua dira, eta Urdaibaiko estuarioak Bilboko estuarioak baino uraren edukitze-denbora laburragoa du (Valencia et al. 2004), ondorioz Bilboko estuarioak egonkortasun handiagoa erakusten du haloklinaren azpiko ur masan (Uriarte et al. 2014). Gainera, sakonera txikiagoko Urdaibaiko estuarioan haizeak eta mareak turbulenzia handiagoa eragiten dute eta marea zikloan zehar zooplankton komunitate estuariotarra itsasgoran

barne-estuarioan aurkitzetik itsasbeheran kanpo-estuarioan aurkitzera pasatzen da, uholde momentuetan estuariotik at ateraz (Villate 1997; Uriarte et al. 1998). Baldintza txar hauei *Acartia* espezieek *O. davisae* baino hobeto aurre egin diezaieke, izan ere, *Acartia* espezieek sedimentuetan erresistentzia arrautzak jartzeko gai dira, zeintzuek plankton populazioa handitu eta errekueratzea ahalbidetzen duten (Katajisto et al. 1998), baina *O. davisae* ez dauka horrelako arrautzak jartzeko ahalmenik (Uye and Sano 1995). Hain zuzen, Urdaibaiko estuarioan sedimentuetan dentsitate handia duten *Acartia* espezie baten (*A. bifilosa*) erresistentzia arrautzak aurkitu dira (Uriarte and Villate 2006). Gainera, laborategiko esperimenduek erakusten dute *O. davisae* *A. tonsa* baino sentikorragoa dela turbulentiarekiko, zelatan portaera dela eta (Saiz et al. 2003). Era berean, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen artean *P. marinus* presentzian dauden aldeak lotuta egon daitezke erresistentzia arrautzen ekoizpenik ezarekin eta kopepodo horretan turbulenzia biziak eta garraio-tasak izan ditzaketen ondorio negatiboekin (Sabia et al. 2015). AEBetako estuario batzuk konparatu zirenean (Cordell and Morrison 1997) gazitasun-intrusioko eremuaren luzera, estuarioaren tamaina edozein izanik ere, inbaditzaileak diren *Pseudodiaptomus* beste espezie batzuk ezartzearen arrakastan faktore garrantzitsua zela ondorioztatu zen. Horrek iradokitzen du urtaro lehorrean Bilboko barnealdeko estuarioraino sartzen den gatz-handiko fronteak (Uriarte et al. 2014) sistema horretan *P. marinus* ezartzean lagundu zuela. Aitzitik, Urdaibaiko estuario azalekoenean eta nahasienean gatz-intrusio falta edo ahula izateak BEDE motako kopepodoak ezartzea oztopatuko luke. Urdaibaiko estuarioan lortutako emaitza hauek erakusten dutenez, eremu berri batera iritsi ondoren, BEDE guztiak ez dute zertan arrakastaz bertan ezarri behar, eta, agian, ez dira jatorrizko espezieentzat mehatxu izango, Rigako Golkoan *Eurytemora carolleeae* BEDEarentzat jakinarazi zen bezala (Astra et al. 2018).

*C. aquaedulcis*en dentsitatean aztertutako bi estuarioen arteko aldeak, halaber, Urdaibaiko estuarioan aipatutako ingurumen-mugei eta azken urteotan hidrologikoki egonkorrena den Bilboko estuarioan uraren kalitate-baldintza hobeak lortzeari ere egotz dakizkieke (Uriarte et al. 2016). 80ko hamarkadaren hasieran zooplanktonari buruzko egindako lehen ikerketetan *C. aquaedulcis* ikusi zuten, baina beti dentsitate txikian (Villate and Orive 1981; Villate 1990). Espezie hau habitat limnetikoetatik hasi eta hiperhalinoetaraino aurkitzen da, eta gazitasun tarte zabal batekiko tolerantzia nabaria dauka, baina tupusteko arrautzak baino ez ditu sortzen (Svetlichny et al. 2012a, Svetlichny et al. 2012b). Nahiz eta estuario honen birgaitze prozesuan oxigeno baldintzak kritikoak izan beste fauna baten kolonizazioa gertatzeko (Uriarte et al. 2016), ez da *C. aquaedulcis*en kasua izan, uretako oxigeno-mailak ez baitu espezie honetan eragin handirik (Svetlichny et al. 2012b). *a* klorofila, karga organikoa eta uhartasunaren jaitsierak adierazitako sistemaren aldaketa trofiko orokorrari (Uriarte et al. 2016) azalpen onargarriagoa ematen dio. Horren arabera, *C. aquaedulcis* nagusi da ingurune oligotrofikoetan eta *A. tonsa* baino hobeto moldatzen da baldintza oligotrofikoetara (Boix et al. 2005; Brugnano et al. 2011).

1.4.2 BEDE-en dentsitateen urtez urteko aldaketak

Bilboko estuarioan, *A. tonsa*ren dentsitatea aztertutako 3 denbora-aldietan barne-estuarioan baino ez zen handitu; aldiz, 2003-2009tik 2010-2015era jaitsi zen Urdaibaiko estuarioan eta Bilboko estuarioaren erdiko eta kanpoko guneetan. Espezie horren urte arteko gorabeherak eta 2003an bi estuarioetan izan zuen dentsitate handia tenperaturarekin lotuta egon ziren, *A. tonsa* urte beroetan arrakastatsua izanik (Aravena et al. 2009; Villate et al. 2018). Gainera, espezie hori bat-batean hasi zen 2003an, 2002. urtean dentsitateak hutsalak izan ondoren, hain zuzen ere, bi estuarioetako ikerketa-aldi osoko udaberri-uda beroenean, momentu horren aurretik udazken-negurik lehorrena izanik (Iriarte et al. 2016). Hori bat legoke hipotesi honekin: aldaketa hidrologikoak dituzten

muturreko gertaera klimatiko sinergikoen eta, bereziki, lehorte-aldiek estuarioetan espezie inbaditzaileak ezartzea erraztu dezakete (Winder et al. 2011). Urdaibaiko barrualdeko estuarioan *A. tonsa*ren dentsitatea jaitsi egin zen 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldi artean, eta, aldi berean, udaberriko eta udako tenperatura jaitsi egin zen azken denbora-aldian. Bilboko estuarioan ez zen dentsitatearen gutxitze hori aurkitu, ez baitzen ikusi udaberri-udako tenperaturen arteko alderik. Barrualdeko estuarioko uraren tenperatura ez da hain gorabeheratsua eta airearen tenperaturaren eragina txikiagoa da Bilboko estuarioan Urdaibaiko estuarioan baino; izan ere, estuarioa sakonagoa eta estratifikatuagoa da, eta, beraz, ezin da haloklinoaren azpiko ura berotu denboraldi beroan (Iriarte et al. 2016). Bilboko barnealdeko estuarioan *A. tonsa* etengabe handitzeak zerikusia izan lezake ur-zutabearen estratifikazioa handitzearekin; izan ere, ingurune hidrologikoki egonkorragoa izateak mesede egiten dio *A. tonsa*ren ekoizpenari (Azeiteiro et al. 2005). *A. tonsa* seriearen urterik beroenean (2003) dentsitate altuekin sartu zen bi estuarioetan, *O. davisae* berriz, pixkanaka joan zen bere dentsitatea handitzen Bilboko estuarioan ikerketa-aldi osoan zehar. San Frantziskoko estuarioan antzeko joera behatu zen, non *O. davisae* eta Oithonid familiako beste espezie batzuen (*Limnoithona tetraspina*) dentsitateak pixkanaka handituz joan ziren bitartean, *Acartiella*, *Pseudodiaptomus* eta *Sinocalanus* generoetako espezie kalanoideoak lehen agerpenean erakutsi zituzten dentsitate handienak (Winder et al. 2011). *O. davisae* Bilboko estuarioan urte batetik bestera izandako dinamikak iradokitzen du tenperaturarekiko mendekotasun txikiagoa zuela eta *A. tonsa* baino mendekotasun handiagoa zuela estratifikazioarekiko. Izan ere, 2005eko eta 2011-2013 aldiko dentsitate altuak tarteko tenperatura zuten urteetan gertatu ziren, baina gatz-estratifikazio altuenean.

1.4.3 BEDE eta HADBE-en fenologia

*A. tonsa*ren urtaroko joerak maximo bat erakusten du udan, Europako iparraldeko beste estuario batzuetan (Baretta and Malschaert 1988; David et al. 2007) eta Mediterraneoko Veneziako urmalean bezala (Camatti et al. 2019). Oro har, Bilboko estuarioan 2003-2009 denbora-aldian urteko maximoaren unea uztailan zen bitartean, Urdaibaiko estuarioan 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldietan abuztuan zen. Urdaibaiko estuarioan *A. tonsa* populazioaren urtaroko joera murrizta, bertako espezie nagusiarekin (*A. bifilosa*) izandako elkarreraginari zor zaio (Villate et al. 2018). *A. bifilosaren* urteko maximoaren unea *A. tonsa*rena baino lehenago gertatzen da. Ziur aski, horrek zerikusia du *A. bifilosaren* arrautza-ekoizpen tasarik altuenak Urdaibaiko estuarioan 20 °C inguruko tenperatura submaximoetan gertatzearekin (Uriarte et al. 1998) eta *A. tonsa* ugalketa-arrakastarik handiena tenperatura altuagoetan lortzearekin (Leandro et al. 2006).

Bilboko estuarioan *O. davisae*ren urtaroko joera *A. tonsa*rena baino alboratuagoa izan zen udazkenaren inguruan, non bi espezieek ondo ezarritako populazioak erakutsi baitzituzten eta uda-udazkenean dentsitate handia erakutsi baitzuten. Jatorrizko eskualdean, baina baita haiek kolonizatutako eremuetan ere, *O. davisae*ren urteko maximoaren unea uda edo udazkenaren hasieran gertatzen da (Uye and Sano 1995; Yildiz et al. 2016). Hala ere, Mediterraneoan dauden Faro eta Ganzirri lakuetan (Zagami et al. 2018) eta San Franciscoko badian (Bollens et al. 2011) *O. davisae*ren dentsitatea udaberriaren amaieran handitzen hasten da, udan altu egoten da eta udazkenean murrizten da. Bilboko estuarioan *O. davisae* neguko zooplanktonaren komunitatean mantentzen zen, Itsaso Beltzeko kostaldeko uretan ikusi ez zen bezala (Seregin and Popova 2016), seguru asko Bilboko estuarioan uraren tenperatura ez delako oro har 10 °C-tik beherakoa izaten.

*P. marinus*en urtaroko joerak Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan espezie horrek kolonizatutako beste eremu batzuetan behatutakoen antzekoak izan ziren, hala nola Kaliforniako hegoaldeko badia batean, Belgikako portuetan eta Ipar Itsasoko portuetan (Fleminger and Hendrix Kramer 1988; Deschutter et al. 2018), dentsitate altuenak ekainetik irailera bitartean ziren, udazkenean

behera egiten zuen eta neguko hilabete batzuetan ez zen agertzen. Satok 1913an lehen aldiz deskribatu zuen *P. marinus* Japoniako mendebaldeko kostan zehar, espezie iraunkor gisa (Uye et al. 1982). Fukuyamako portuan, espezie hau iraunkorra ere da, urteko maximoaren unea ekainean duelarik, baina oso urria da neguan, tenperatura baxuek eragindako ugalketa-tasa txikia dela eta (Liang and Uye 1997). *P. marinusek* ez duenez erresistentzia arrautzarik sortzen (Sabia et al. 2014) itsasertzeko populazio iraunkor baten barne-estuarioranzko migrazioak bertan populazioa urtero berreskuratzea eragiten duelaren hipotesia dugu. Beharbada, ibai-fluxu handieneko aldian (negu-udaberri goiztiarra) populazioa Bilboko estuariotik at ateratzen da, eta gero, udaberrian, berriro sartuko da barruranzko hondoko zirkulazioa udaberritik udara handitzearen ondorioz (Uriarte et al. 2014).

Gazitasun gehienetan, *A. tonsaren* urtaroko joera, finkatu zenetik, nahiko antzekoa izan zen aztertzen ari ziren bi estuarioetan, baina Bilboko barne-estuarioan azken aldian, espezie horren urteko maximoaren unea argi eta garbi hedatu zen udaberri eta udazkenera, eta dentsitate handiagoa izan zuen urte osoan zehar. Hori udaberriko tenperatura jaitsi arren eta denbora-aldi horretan *C. aquaedulcisek* udaberriko maximoa garatu arren gertatu zen. *O. davisae* ere udaberrian handitu egin zuen dentsitatea 2003-2009tik 2010-2015era; hala ere, urtaroko patroiak *A. tonsak* baino alde handiagoak izan zituen denbora-aldien artean, eta urteko maximoa 2003-2009 denbora-aldian udazkenetik, 2010-2015 denbora-aldian udazkenera igaro zen. Horrek adierazten du bi espezie horien urtaro-dinamikak ez ziola modu berean erantzun denboran zeharreko ingurumen-aldaketei, eta iradokitzen du *O. davisae* *A. tonsak* baino errazago aldatzen duela urtaroko joera, urteko zikloa osatzen duten ingurumen-faktoreei erantzunez. Urdaibaiko barnealdeko estuarioan *A. tonsaren* urtaroko joera ere udaberrira zabaldu zen 2010-2015 denbora-aldian. Hala ere, ezin izan da inoiz ingurumen-faktoreekin harreman argirik ezarri. Ingurumen-aldagaietako aldaketen eta denbora-aldien arteko espezie-dentsitateen konparazioak denbora-eskala laburragoetan probatuz agerian jar dezakete erlazio horiek. Urtez-urteko edo hilabete-hilabete konparazioak hurrengo urrats gisa egin behar dira, ingurumen-faktoreek espezieen dinamikan duten eragina behar bezala zehazteko.

San Frantziskoko goiko estuarioan ere ikusi zen (Bollens et al. 2014), BEDEak bereziki udan eta udazkenean zirela nagusi; *C. aquaedulcis* eta *A. bifilosa* HADBEak, berriz, geroago iritsi zirenak Bilboko barne-estuariora, ugariak izan ziren urtearen lehen erdian, eta Urdaibaiko estuarioan baino lehenago izan zuten urteko maximoaren unea. Horrek iradokitzen du, berreskuratzen ari zen Bilboko barne-estuariora aurretik heldutako BEDE eta geroago iritsitako HADBE-en arteko lehia gertatu zela agian. *A. tonsa* eta *O. davisae* ere ugari diren beste eremu batzuetan egindako azterketek erakutsi dute bi espezie horiek banaketa tenporala daukatela. Adibidez, Frisch et al. (2006) erakutsi zuten Doñanako (Espainia) Parke Naturaleko urmael artifizial gazikaretan *A. tonsa* BEDEa ugariagoa zela udaberri eta udazkenean, eta *C. aquaedulcis* aldiz udan.

1.4.4 BEDE eta HADBE kopepodoen efektua zooplankton eta kopepodo totalen eta espezie kongenerikoetan

Lan honetako emaitzek erakutsi zuten Bilboko estuarioko gazitasun txikiko lekuetan zooplankton eta kopepodo dentsitateak bi aldiz igo zirela ikerketa aldi osoan zehar, lehenengo momentuan batez ere *A. tonsak* eta *O. davisae* egindako ekarpenaren ondorioz, eta bigarren momentuan *C. aquaedulcisen*, eta neurri txikiagoan *A. bifilosaren*, ekarpenaren ondorioz. Zooplanktona eta kopepodoen magnitude ordena bateko dentsitate hazkunde nabariak (ehunka indibiduo metro kubiko bakoitzetik, milaka ale metro kubiko bakoitzera) eragin positiboa izan behar du arrainek estuario hori birkolonizatzekeo prozesuan eta baita barne-estuarioan 2004az geroztik behatu den arrain-komunitateen osasun-egoeraren hobekuntzan (Uriarte and Borja 2009), izan ere, arrain

larbentzat eta zooplanktonaz elikatzen diren arrain helduentzat elikagai eskuragarritasuna handitu egiten da. Ez zen horrelako aldaketarik ikusi zooplanktonaren eta kopepodoen dentsitatean Urdaibaiko barne-estuarioan, non bertako espezieak (*A. bifilosa*) lehenagotik ur gazikara habitata betetzen baitzuen eta seguru asko *A. tonsa*ren populazio-hazkuntza (espazio- eta urte-hedapena) mugatzen baitzuen. Urdaibain, *A. tonsa* sartzeak ez zuen *A. bifilosa* desagertzea edo gutxitzea eragin, baina bi espezie horien bereizketa espaziala eta urtarokoa gertatu zen, Europako beste estuario batzuetan bezala (Baretta and Malschaert 1988; Soetaert and Van Rijswijk 1993; David et al. 2007). Urdaibaiko estuarioan *O. davisae* ezartzearen porrotak espezie honek zooplankton eta kopepodo totalaren dentsitateetan inolako eraginik ez sortzea ekarri zuen. Iritsi berriak ziren BEDE eta HADBEak Bilboko estuarioan arrakastaz finkatu zirenez, ur gazikaretako kopepodo komunitatea berrezarri zuten, izan ere, iraganean kutsaduraren ondorioz ez baitzegon inolako ur gazikaretako kopepodo komunitaterik (Villate et al. 2004), eta barne-estuarioa kanpo-estuarioan agertzen ziren espezie neritiko berberetz hornitzen zen, antzeko kopepodo eta zooplankton dentsitateak lortuz. Hala eta guztiz ere, Bilboko estuarioan ezarri zen ur gazikaretako komunitatea *A. tonsa*, *O. davisae* eta *C. aquaedulcis* espezie nagusiak izanik, Urdaibaiko estuarioko komunitatearen oso desberdina zen, *A. bifilosa* eta *A. tonsa* nagusi izanik. Horrela, Bilboko estuarioa *A. tonsa* (Cervetto et al. 1999; Cubbage et al. 1999; Leandro et al. 2006; Sørensen et al. 2007; Tiselius et al. 2008) eta *O. davisae* (Uye 1994; Altukhov et al. 2014) nagusi diren kostaldeko eta estuarioetako sistemen multzora gehituz. Era berean, aipatutako kopepodoak ez ziren barne-estuarioan zooplanktonaren dentsitatea handitzen lagundu zuten taxon bakarrak izan. Bibalbioen, zirripodoen eta gastropodoen larbak asko ugaritu ziren Bilboko estuarioa errehabilitatzeko prozesuaren aldian. Uraren kalitatea hobetzearekin batera, sedimentu-geruza berri batek estali zituen Bilboko estuarioko hondo kutsatu eta azoikoak (Irabien et al. 2018), eta horri esker, fauna bentonikoa gero eta gehiago sartu zen estuarioan (Borja et al. 2006).

BEDE populazioen garapenak, kopepodo eta zooplankton totalaren dentsitatea handitzeaz gain, konposizio eta fenologia aldaketak ere eragin zituen, Bilboko barnealdeko estuarioan bereziki. Konposizio-aldaketek eragina izan dezakete kontsumitzaileek eskura duten harrapakinaren egokitasunean, bertako espezieen eta BEDE-en arteko tamaina eta mugikortasun desberdintasunak predazio selektiboa izatea ekar bait dezake, aitzitik, zooplanktonaz elikatzen diren arrain batzuk bertako espezieen gaineko eta ez BEDE-en gaineko predazio selektiboa dutela aurkitu da (Adams et al. 2015). Gure estuarioetako *Acartia* eta *Oithona* generoko espeziei dagokienez, badira aldeak haien artean, eta, horren ondorioz, horietako batzuk erakargarriagoak edo ez hain erakargarriak izan daitezke harrapariarentzat, *A. tonsa* bertako *A. bifilosa* kopepodo menderatzailea baino handiagoa da eta harekin espazioaren eta denboraren gainjarpen bat erakusten du, eta *O. davisae* hiru espezieetako txikiena da. BEDE kopepodoak dagokionez, konposizio-aldaketa indartsuenak Bilboko barne-estuarioan gertatu ziren. BEDE-ak 2002ra arte ez ziren kuantitatiboki garrantzizkoak izan bi estuarioetako gazitasun-gune guztietan, baina 2003az geroztik zooplanktonaren % 50 baino gehiago eta kopepodoen % 85 baino gehiago (HADBEarekin batera 2010az geroztik) izatera iritsi ziren Bilboko estuarioko gazitasun-gune baxuenetan. Era berean, *A. tonsa* eta *O. davisae* *Acartia* eta *Oithona* taldeko % 90 baino gehiago izatera iritsi ziren. Gainera, Ozeano Bareko eskualdean sortu ziren bi BEDE-en nagusitasun handiak Bilboko barne-estuarioko zooplanktonean 2003-2009 denbora-aldian, Ozeano Bareko ohiko estuarioen antzekoagoa zen zooplankton komunitate estuariotar bat sortzea eragin zuen, Europako kostetan ohikoak ziren estuario-komunitateekin alderatuta. Estuarioetako zooplankton-komunitateetan ere aldaketak izan dira beste leku batzuen berezko ezaugarriak dituzten komunitateetan, BEDE-ek beste estuario-sistema batzuetan kolonizatzearen ondorioz (Cordell et al. 2008). Hala ere, geroago Bilboko estuarioko komunitate estuariotarrera iritsi ziren HADBE-

en ekarpen nabarmenaren ondorioz, komunitate hori bertako espezieak nagusi ziren inguruko beste estuario batzuen antzeko ezaugarrietara aldatu zen. Horrek iradokitzen du, halaber, BEDE eta HADBE-en lehiakortasunak bultzatutako aldaketek sistema horretan zooplankton komunitate estuariotarraren etorkizuneko ezaugarriak zehaztuko dituztela.

Halaber, esaten da zooplanktonaren aldaketa fenologikoen ondorio garrantzitsuak dituztela kontsumitzaileen dinamikan, aldi-bereko edo aldi-desberdineko hipotesiaren arabera (Cushing 1990). Bilboko barne-estuarioan, espezie neritikoak zirela eta kopepodoen udaberri hasierako maximoa udako maximoarekin ordezkatu zen BEDE-en agerpenaren ondorioz, eta Urdaibaiko barne-estuarioan zooplankton eta kopepodo totalaren urteko maximoaren unea aurretik gertatu zen BEDE-en ezarpenaren ondoren. Azken aldaketa fenologiko hori, batez ere *A. bifilosa* bertako espezie menderatzailearen urtaroko joera aldatzeagatik gertatu zen, seguru asko *A. tonsa* espezie berriaren lehia-efektu potentzialek eraginda (Villate et al. 2018 eta lan hau). Hala ere, bi espezie kongeneriko horiek Urdaibaiko estuarioan duten urtaroaren eta espazioaren bereizketa ez dirudi beste estuario batzuetan bezain nabarmena, hala nola Ems (Alemania) eta Solent-Southampton (Ingalaterrako hegoaldeko kostak) estuarioetan, izan ere, *A. bifilosa* negu-udaberriko espezie tipikoa den bitartean, urteko maximoaren unea apiril-maiatzean duena, *A. tonsa*-ren urteko maximoa irailera murriztutako da (Baretta and Malschaert 1988; Castro-Longoria 2003). Era berean, Girondeko estuarioan (Frantzia), *A. tonsa*-ren sarrerak *A. bifilosaren* urtaroko joera aldatu zuen, epe luzeko populazio-egonkortasunari eragin gabe (David et al. 2007).

A. tonsa-ren dentsitatea handitu egin zen 2003-2009 eta 2010-2015 denbora-aldi artean, eta horrekin batera ez zen *A. clausi*-ren dentsitatea gutxitu Bilboko estuarioko 30 gazitasunean. Gainera, 33 gazitasun-gunean *A. tonsa*-ren dentsitatea jaitsi egin zen bi denbora-aldi horien artean. Horrek iradokitzen du Aravena et al.-ek (2009) esandako *A. clausi*-ren kanpo-estuarioranzko desplazamendua 1998-2002 denboralditik 2003-2005 denboraldira ez zela indartu barne-estuarioan azken urteetan *A. tonsa*-ren ugartasunarekin. *A. tonsa*-k Bilboko estuarioan *A. margalefi* eta *A. discaudata*-ren duen eraginaren ebaluazioa egitea zaila da, dentsitate txikia eta banaketa txikia dutelako (Villate et al. 2018). Veneziako aintziran, ordea, Camatti et al. (2019) ohartu ziren hasiera batean ugaria zen *A. margalefi* ez zegoela erabat baztertuta, baina asko gutxitu zela *A. tonsa* aintziran ezarri ondoren.

O. davisae-k bertako espezie kongenerikoetan duen eragina oso gutxitan ikertu da, baina Itsaso Beltzean eta Faro eta Ganzirri lakuetan (Mediterraneo itsasoa) egindako azterketek erakutsi zuten *O. davisae*-k bertako espeziea den *O. nana* lekualdatu zuela (Isinibilir et al. 2016; Zagami et al. 2018). Antzeko efektua nabaritu zen Bilboko barne-estuarioan, non *O. davisae* ezartzeak nabarmen murriztu baitzuen *O. nana*-ren presentzia. Lehia bizia espero da *O. nana*-ren eta *O. davisae*-ren artean, antzeko tamaina, portaera eta urtaroko joera gainjartzen baitira. Azterketa esperimentalen arabera, gazitasunarekiko tolerantzia handiagoa, gorputz-dentsitate txikiagoa, hondoratze-abiadura txikiagoa eta igeriketa-abiadura handiagoa izateak egokitze-ahalmen handiagoa ematen dio *O. davisae*-ri *O. nana*-ren aldean (Isinibilir et al. 2016). Azterlan honetan ez zen *O. similis*-en gaineko inpaktu-probarik aurkitu, ziur aski udaberriko espezie honen eta *O. davisae*-ren urtaroko joerak ez direlako gainjartzen (Villate 1991). *O. plumifer*-ak dentsitate altuagoak lortu zituen urtearen bigarren zatian (Villate 1991), eta *O. davisae*-ren urtaroko joerarekin gainjartzen da, baina bi estuarioetako gazitasun handiko uretan bere dentsitate murrizketa nabaritu zen, non *O. davisae* urria zen.

Estuario bakoitzaren kopepodo eta zooplanktonaren dinamikan hainbat taxonek egindako ekarpenetatik ondoriozta dezakegu gazitasuna handitu ahala espezie neritikoaren ordezketzea

espezie estuariotarreatik handitzen doala, espezie estuariotarrek ekarpen handiena 33 gazitasun edo gutxiagoetako guneetan aurkezten dutelarik eta espezie neritikoek 33 baino handiagoko gazitasun guneetan. Bilboko barne-estuarioan, espezie neritikoa den *A. clausiren* ordezkapena *A. tonsa* BEDEagatik ohikoa da *A. tonsa* kolonizatutako beste estuario eta kostaldeko uretan (Gaudy et al. 2000; Chinnery and Williams 2004; Azeiteiro et al. 2005; Sei et al. 2006). Urdaibaiko estuarioan ordean, bertakoa den *A. bifilosa* espeziearen ekarpena beti *A. tonsaren* ekarpena baino handiagoa da 33 gazitasun edo gutxiagoko gazitasun-guneetan; eta *A. tonsaren* ekarpena gutxitu egiten da gazitasuna handitu ahala, *A. bifilosaren* kasuan baino modu nabarmenagoan. Horrenbestez, azken denbora-aldiko *A. bifilosaren* kolonizazioa eta dentsitate igoera Bilboko estuarioan estuario horretan etorkizun hurbilean bi espezie kongeneriko horien ekarpenean doitu liteke.

2. KAPITULUA: Kopepodo kolonizatzaileen eragina zooplanktonaren egituran eta dibertsitatean bi estuario kontrastagarritan: iritsi baino lehenagoko baldintzen mendekotasuna

Bertakoak ez diren kopepodo espezieen (BEDE) eta hedatzen ari diren beste kopepodo espezieek (HADBE) zooplankton komunitatearen egituran eta espezie-dibertsitatean izan duten eragina 18 urtez (1998-2015) aztertu zen Bilboko eta Urdaibaiko (Euskal kostaldea, Bizkaiko golkoa) estuario kontrastagarrietan. Komunitatearen egituran gertatutako aldaketak ebaluatzeko, taxonen abundantziak aztertu ziren osagai nagusien analisisia bidez eta espezie-dibertsitatean gertatutako aldaketak aztertzeko, alfa, beta eta gamma dibertsitateen indize desberdinak erabili ziren, horietan gertatutako aldaketak modelo gehigarri orokorren bidez aztertuz. Bilboko estuarioko barneko puntuan ikusi zen aldaketarik nabarmenena, non *Acartia tonsa* eta *Oithona davisae* BEDEak nagusitzen diren dentsitate handiko eta dibertsitate baxuko komunitate estuariotarra gainjarri zen dentsitate txikiko eta dibertsitate handiko komunitate neritikoari. Ondorengo HADBE-en ezarpenek, batez ere *Calanipeda aquaedulcisenak*, komunitatearen egituran eta dentsitatearen igoeran eragin zuten. Barne-estuarioko dibertsitatearen urtaroko patroian eta beta dibertsitatean BEDE eta HADBE-en iristeez ere eragin nabarmena eragin zuten. Ikerketa honen arabera, zooplanktonaren egituran eta dibertsitatean ikusitako aldaketak hasierako ingurumen eta baldintza biologikoen eta estuario-sistema bakoitzaren propietateen mende egon ziren nabarmen. Bilboko estuarioko egonkortasun egoerak eta berezko komunitate estuariotarrak ez egoteak BEDE eta HADBE-en kolonizazioa lagundu zuen, aldiz, Urdaibaiko estuarioan berezko komunitate estuariotar sendo bat eta egonkortasun hidrodinamiko txikiago bat izateak kolonizazioa mugatu zuen.

2.1 Sarrera

Bertakoak ez diren espezieek (BEDE) oso modu aldakorrean eragin diezaiokete komunitate hartzaileari: dentsitate-aldaketetatik hasi, baita bertako espezieen suntsipena ere, eta egitura eta funtzionaltasunaren aldaketetaraino (Thomsen et al. 2014; Gallardo et al. 2015; Chan eta Briski 2017), zeinak denboran zehar ekosistemaren egonkortasunean eragin dezaketen, espezieek modu desberdinean erantzuten dietelako aldi baterako ingurumen-aldaketei (Mccann 2000; Schindler et al. 2015). Era berean, komunitate bateko inbasio anitzen ondorioak ere aztertu behar dira (Olden eta Poff 2003). Espezie eta ekosistema askoren epe luzeko monitorizazioaren aldaketak aztertzeke tresna nagusietako bat dibertsitate-indizeak dira (Magurran et al. 2010; Vackarrak et al. 2012). Hainbat dibertsitate-mota daude eta ikuspegiaren arabera honako hauek bereizten dira: habitat homogeneoa duen eremu txiki bateko aldakortasuna islatzen duen alfa dibertsitatea, eskualde mailako aldakortasuna adierazten duen gamma dibertsitatea (edo habitat desberdinak dituen sistema baten barruan) eta habitat batetik bestera taxonen berriztapenean aldaketak ematen duen beta dibertsitatea (Ricklefs 2010). Indize horiek erraz kalkula daitezke, eta zientziarako ez ezik, informazio politikorako ere garrantzitsuak dira, gure gizartea dibertsitateaz kezkatzen baita (Aslaksen et al. 2015). Dibertsitate-indize asko daude, batzuk espezie-aberastasuna neurtzen dutenak, beste batzuk espezie-ekiprobabilitatea neurtzen dutenak eta beste batzuk espezie-aberastasuna eta -ekiprobabilitatea neurtzen dutenak, nahiz eta horietako batzuk bakarrik erabili ohi diren (Magurran 2004). BEDEak sartzearen ondoriozko dibertsitate aldaketekin zerikusia duten azterlanetan, espezie-aberastasuna, Shannonen dibertsitate-indizea eta Pielouren ekiprobabilitatea dira gehien erabiltzen diren dibertsitate-indizeak. Espezie-aberastasunak espezieen zenbakiei buruzko informazioa ematen du, Pielouren ekiprobabilitateak komunitateko nagusitasun-maila neurtzen du eta Shannonen dibertsitate-indizeak biak adierazten ditu (Magurran 2004). Beraz, BEDEak ekosistema batean sartu ondoren, espezie-aberastasunean jaitsierak bertako espezieen populazioaren desagertzea adieraziko du (Albins 2015) eta ekiprobabilitatean aldaketak bertako espezie batzuen nagusitasunean jaitsiera adieraziko du, bi aldaketa horiek komunitatearen egituraren eraginez.

Nahiz eta mundu-mailako dibertsitate joerak erraz hautematen diren egungo munduko biodibertsitatearen galeraren ondorioz, tokian tokiko dibertsitate joerak konplexuagoak dira (Richirt et al. 2019), tokiko testuinguru ekologikoaren eragin handia izan dezaketelako (Elahi et al. 2015). Eltonen erresistentzia biotikoaren hipotesiak (Elton 1958) dio dibertsitate handiko komunitateek inbasioekiko erresistentzia handiagoa izango dutela. Beraz, espezie-aberastasun eta konposizio aldaketak oso garrantzitsuak dira inbasioak errazterako orduan, eta hori asaldurako osteko komunitate batean (naturala edo artifiziala), non lehiakide pobreek menderatzen duten, inbasioarekiko sentikortasun handiagoa izatearen arrazoia izan daiteke (Kneitel eta Perrault 2006). Trantsizio-sistemetan ere ikusi da hori, non gazitasuna faktore mugatzailea da eta espezie-aberastasun txikiaren tarteko gazitasun guneetan gertatzen da, gune hauek BEDE-ek inbaditzeko leku aproposak bihurtuz (Paavola et al. 2005). Espezie-aberastasun baxuak BEDE-en ezarpenaren duen garrantziaz gain, Marraffinik eta Gellerrek (2015) ondorioztatu zuten beste faktore batzuekiko elkarreaginak (adib. baliabideen eskuragarritasuna) inbaditzeko erraztasunari ere laguntzen diotela. Beraz, espezie-dibertsitate txikia, inbaditzaileentzako ingurumen-baldintza egokiak eta bektoreen eskuragarritasuna dira konbinazio egokiak ur gazikaren inbasioetarako. Beraz, habitat hartzailearen aurre inbasio-baldintzek eragin handia izan lezakete BEDE ezartzeak jatorrizko komunitatean eta dibertsitatean aldaketak dituen ondorioetan, baina ikerketa gehiago behar dira komunitateko egitura eta dibertsitate joerak hobeto ebaluatzeko, ekologistek maiz lan egiten duten eskala txikietan (Elahi et al. 2015).

Hala ere, kolonizatzen duten ekosistemetan BEDE-ek dituzten ondorioetako asko ez dira erraz ikusten, denbora asko behar baitute horiek azalertzeko, eta, beraz, litekeena da epe laburrean biodibertsitatean duen guztizko eragina nabarmena ez izatea (Gallardo et al. 2015). Itsas sistemei dagokienez, zooplanktonaren monitorizazio programak funtsezko tresnak dira BEDE-ekin zerikusia duten ondorioak hobeto ulertzeko eta kudeatzeko. Azken aldian, programa horiek adierazleetan oinarritutako komunitate egituraren eta dibertsitate funtzionalaren aldaketetan jarri dute arreta (Chiba et al. 2018). Ondorioz, zooplankton komunitatea monitorizazioa egiteko 1998az geroztik Bizkaiko Golkoko bi estuario kontrastagarritan egindako jarraipen programa erabiltzen dugu, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioak, BEDE kopepodoen gertaerek komunitate egituraren eta espezie-dibertsitatean eragindako aldaketak aztertzeke. Lan honen helburua da Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako zooplankton komunitateen egituraren eta dibertsitatean izandako aldaketak deskribatzea, konparatzea eta azaltzea, bai eta BEDE eta HADBE-ek aldaketa horietan duten zeregina eta estuario horietako baldintza ekologiko kontrastatzaileen eragina zehaztea ere. Bilboko estuarioak, zeina oraindik oso kutsatuta zegoen ikerketa aldiaren hasieran, Urdaibaiko estuarioak baino ingurumen-aldaketa nabarmenagoak jasan ditu denboran zehar, era berean, barne-estuarioan gertatutako birgaitze-prozesuaren ondorioz birkolonizazio biotikoa bultzatu zen (Uriarte et al. 2016).

2.2 Metodoa

2.2.1 Datuen analisia

Dibertsitate-indizeak kalkulatu baino lehen, kopepodo espezie arraroak baztertuak izan ziren, beste ikerketa batzuetan egin den bezala (Richirt et al. 2019; David et al. 2020), soilik mantenduz 1998-2015 urte bitartean $> 0,01$ presentzia duten espezieak (bi estuarioetako datuen presentzia kontuan hartuz egindako kalkuluak). Zooplanktonaren datuak bi maila desberdinetan batu eta analizatu ziren: (i) zooplankton taldeak maila, zeinetan 19 talde dauden eta (ii) kopepodo espezieak maila, zeinetan 25 taxon dauden (1. taula).

Osagai nagusien analisisetarako taxonen dentsitateak logaritmotara transformatu ziren ($\log x + 1$). BEDE-ek eragindako dibertsitate aldaketak hautemateko ikerketa aldi osoa hiru denbora-alditan banatu zen tesi honetako Metodo orokorrak atalean azalduta dagoen bezala.

Osagai nagusien analisia (ONA) estuario bakoitzeko zooplankton komunitatearen egitura taxonomikoaren aldakortasuna modelatzeko erabili zen, horretarako Canoco v 4.55 softwarea erabiliz. Estuario bakoitzeko zooplankton taxonen ONA bat egin zen hilabeteak eta gazitasun-guneak koaldagai bezala sartuta eta taxon bakoitzak lehenengo bi ardatzetan zuen posizioa irudikatu zen komunitateko egituraren, denboran eta espazioan gertatutako aldaketetan zuten ekarpena islatzeko. Azken taxon hauen urtetik-urterako dentsitate aldaketak ere irudikatu ziren. Gainera, bi estuarioetan gazitasun gune bakoitzerako ONA bat egin zen (B30, B33, B34 eta B35 Bilboko estuarioan; U26, U30, U33 eta U35 Urdaibaiko estuarioan), horietatik gazitasun gune bakoitzeko lehenengo bi ardatzetako urteen emaitzak irudikatu ziren, urtetik urterako zooplankton komunitatearen egituraren egon ziren aldaketak ikusteko, eta espezieen emaitzak aztertu ziren komunitatearen egituraren joeran eraginik izan zuten zehazteko.

Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen dibertsitateak aztertu ziren alfa, beta eta gamma dibertsitate-indizeak kalkulatu Primer 6 softwarearen bitartez. Espezie-aberastasuna (S), Shannon dibertsitate indizea (H' , $\log e$) eta Pielouren espezie-ekiprobabilitate (J) indizea kalkulatu ziren hilabeteko eskalan, alfa dibertsitatearen kasuan estuario bakoitzeko gazitasun-gune bakoitzerako eta gamma dibertsitatearen kasuan aldiz, gazitasun-gune guztiena batuta estuario bakoitzerako. Beta dibertsitatea zehazteko Whittaker indizea kalkulatu zen hilabeteko

eskalan estuario bakoitzeko. Denbora-aldi bakoitzeko gazitasun gune eta estuario bakoitzeko, zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen dibertsitatean urtetik urterako aldaketak irudikatu ziren. Dibertsitate-indizeen urtaroko joeran denbora-aldien arteko Spearman rank korrelazioak aztertu ziren. Kasu honetan, korrelazioak ez ziren erabili dibertsitate-indizeen urtaroko joeran antzekotasunak ikusteko, baizik eta joerak zergatik ez ziren antzekoak azaltzeko (korrelazio positibo ez esangarria) edo zeintzuek zeukaten kontrako joera (korrelazio negatibo esangarria). Konparazio estatistikoaren aurretik, datuen normaltasuna frogatu zen Kolmogorov-Smirnov testaren bidez. Test guztiak RStudio softwarea (RStudio Team 2020) erabiliz egin ziren. Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa eta gamma dibertsitateen urtetik urterako aldaketetan taxon bakoitzak zuen ekarpena ikusteko modelo gehigarri orokorrak (GAM edo “generalized additive models”, ingelesezko adieran) (Wood 2004) erabili ziren, mgcv R paketearen gam funtzioaren bidez (RStudio Team 2020). Kasu honetan, hileko anomaliak kalkulatu ziren (balio bakoitzaren eta aztergai den aldirako hilabete bakoitzeko batez besteko balioaren arteko aldea zati desbiderapen estandarra), planktoneko denbora-serieetan ohikoa den “urtaro-efektua” saihesteko (Ribera D’Alcalà et al. 2004; Benedetti et al. 2019).

1.taula: Analisisetan erabilitako taxonen zerrenda.

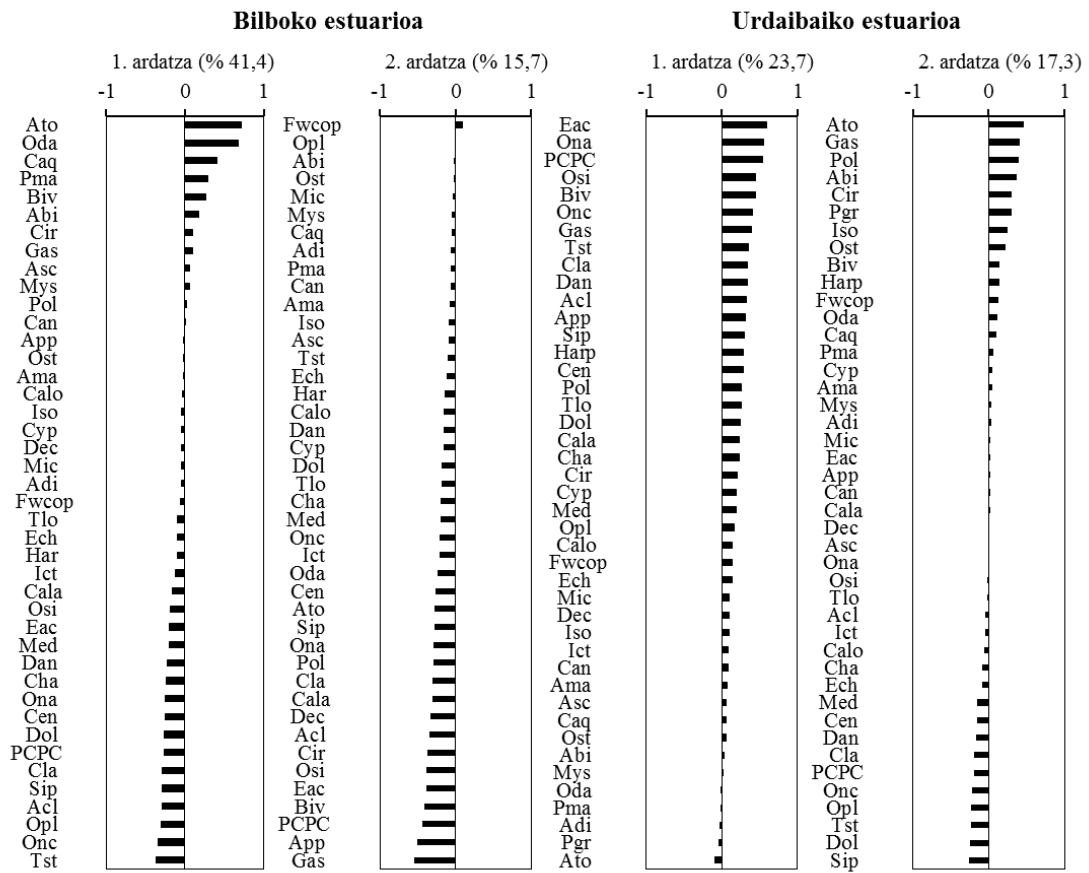
	Taxon	Taxon	
Kopepodo espezieak	BEDE	<i>Acartia tonsa</i>	Apendikulariazeoak
		<i>Oithona davisae</i>	Doliolidoak
		<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	Ketognatuak
	HADBE	<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	Sifonoforoak
		<i>Acartia bifilosa</i>	Bibalbo larbak
		<i>Acartia clausi</i>	Gastropodo larbak
		<i>Acartia discaudata</i>	Zirripedo larbak
		<i>Acartia margalefi</i>	Dekapodo larbak
		<i>Paracartia granii</i>	Iktioplanktona
		<i>Oithona nana</i>	Marmokak
		<i>Oithona similis</i>	Ekinodermatuen larbak
		<i>Oithona plumifera</i>	Zifonauta larbak
		PCPC-calanus multzoa (<i>Paracalanus</i> sp., <i>Clausocalanus</i> sp., <i>Ctenocalanus</i> sp. and <i>Pseudocalanus</i> sp.)	Poliketo larbak
		<i>Temora longicornis</i>	Kladozeroak
		<i>Temora stylifera</i>	Ostrakodo larbak
		<i>Euterpina acutifrons</i>	Isopodoak
		<i>Ditrichocorycaeus anglicus</i>	Misidazeoak
		<i>Oncaea media</i>	Aszidia larbak
		<i>Calanus</i> sp.	Kopepodoak
		<i>Calocalanus</i> sp.	
		<i>Centrophages</i> sp.	
		<i>Candacia</i> sp.	
		Fresh water copepods	
		<i>Microsetella</i> sp.	
		Harpacticoids	
			Zooplankton taldeak

2.3 Emaitzak

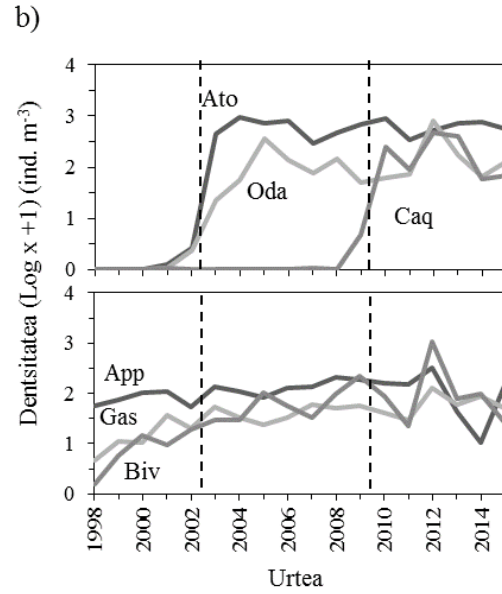
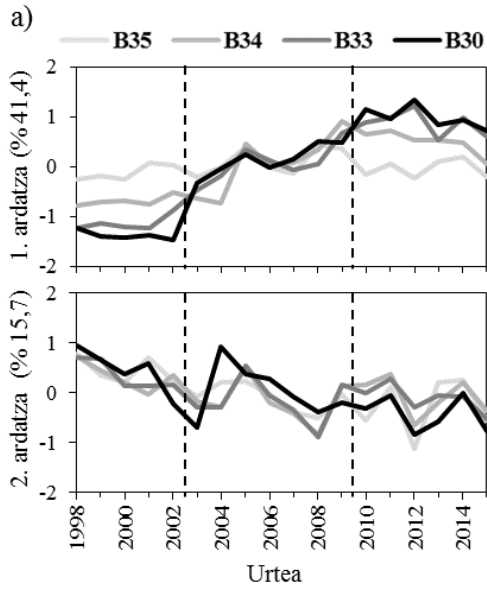
2.3.1 Komunitatearen egitura

Bilboko estuariorako ONAren lehenengo osagaiak (1. ardatza, aldakortasun osoaren % 41,4a) ikerketa aldi osoan zehar zooplankton komunitateak jasandako aldaketetan BEDE, *A. tonsa*, *O. davisae* eta *P. marinus*, eta HADBE-en, *C. aquaedulcis* eta *A. bifilosa*, eginkizuna nabarmentzen du, baita meroplankton talde batzuen ere, hala nola, bibalbo larbak, gastropodo larbak eta zirripedo larbak. Izan ere, taxon guzti horiek emaitza positiboak dituzte beste taxonek emaitza negatiboak dituzten bitartean (1. irudia). Urteen emaitzak 1. ardatzean zehar islatzen dituen grafikak (2a. irudia), urtetik urterako aldaketak B30, B33 eta B34 gazitasun guneetan antzeko joera zutela erakusten zuen, baina aldaketaren magnitudea handitu egiten zen gazitasuna txikitu ahala, baliorik handienak B30ean aurkituz. B34an ordea, 2009. urtean hasierako komunitate egiturara buelta txiki bat ikusi zen. Kanpo-estuariotan (B35) ez zen inolako komunitate joeran aldaketarik nabaritu. Bilboko estuarioko komunitate egitura urtetik-urterako joeren aldaketetan ekarpen handiena egiten zuten taxonak *A. tonsa*, *O. davisae* eta *C. aquaedulcis* ziren. *A. tonsa* eta *O. davisae* dentsitate igoera nabarmen bat erakutsi zuten 1998-2002 denbora-aldi amaieratik 2003-2010 denbora-aldi hasierara, baina *C. aquaedulcis* ez zen igoerarik ikusi 2010-2015 denbora-aldira arte (2b. irudia). ONAren bigarren osagaiak (2. ardatza, aldakortasun osoaren % 15,7a) taxon neritikoek eta estuariotarrek joera orokorrean izaten dituzten aldaketak islatzen ditu, ur gezetako kopepodoek izaten dituztenen kontrakoak (1. irudia). Taxon neritikoek eta estuariotarrek joera orokorrean izaten dituzten aldaketak gazitasun gune guztietan antzekoak izan ziren (2a. irudia) eta 1998-2002tik 2003-2009 edo 2010-2015era apendikulariazeoen, bibalbo larben eta gastropodo larben dentsitateen igoerarekin erlazionatuta zeuden (1 eta 2b irudiak).

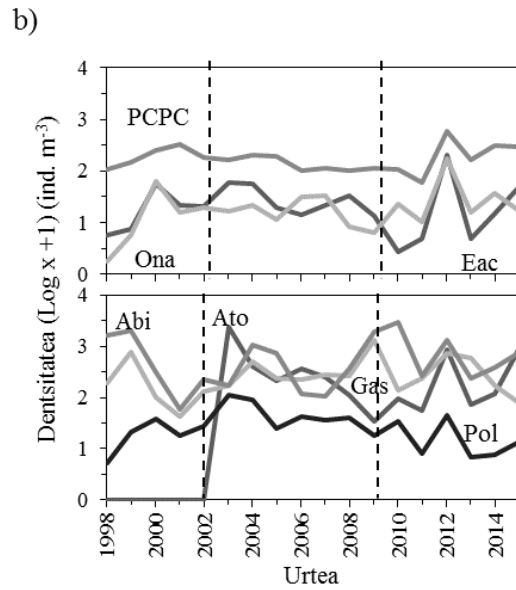
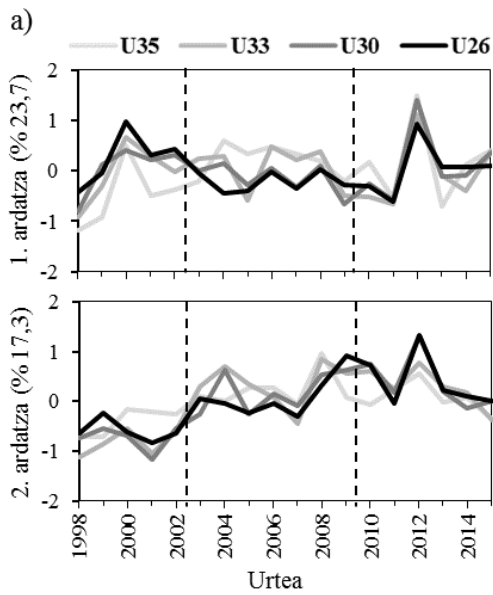
Urdaibaiko estuarioko ONA-ren lehenengo osagaiak (1. ardatza, aldakortasun osoaren % 23,7 a) zooplankton komunitatearen aldakortasuna Bilboko estuariotan baino modu apalagoan kontutan hartzen zuen (1. irudia) eta posizio kontrajarrian zeuden taxon neritiko batzuen eta espezie estuariotar batzuen (adib. BEDE *A. tonsa* eta bertakoak diren *Paracartia grani* eta *Acartia discaudata*) joera orokorretako aldakortasuna islatzen zuen. Urteen emaitzak 1. ardatzean zehar islatzen zituen grafikak (3a. irudia), gazitasun gune guztietan zooplanktonean urtetik-urterako joeran aldaketarik ez zegoela eta urtetik urterako aldaketa txikiak berdina zirela islatzen zuen. Komunitate egitura gertatutako aldaketarik gogorra 2012. urtean izan zen. Urtetik-urterako aldaketa horietan ekarpen handiena egin zuten taxonak kopepodo espezie neritikoak izan ziren (adib. *Euterpina acutifrons*, *Oithona nana* eta PCPC-calanus), zeintzuk urtetik urterako dentsitate aldakortasun handia erakusten zuten eta dentsitate maximoak 2012. urtean izan zituzten (1 eta 3b irudiak). Bigarren osagaiak (2. ardatza, aldakortasun osoaren % 17,3 a) kontutan hartzen zituen batez ere, BEDE kopepodo den *A. tonsa*, bertako espezie estuariotar *A. bifilosa* eta gastropodo eta poliketo larbak, hauekiko posizio kontrajarrian holoplankton neritikoa agertuz (adib. Sifonoforoak, doliolidoak, *Temora stylifera* eta *Oithona plumifera*) (1. irudia). Orokorrean, komunitateak aldaketa progresibo bat erakusten zuen 1998-2002tik 2010-2015 denbora-aldira gazitasun gune guztietan (3a. irudia), baina aldakortasun honi ekarpen handiena egin ziezaiokeen espezie *A. tonsa* da, zeren 1998-2002 denbora-aldian ez zegoen eta 2003. urtean agertu zenean dentsitate oso altuetan egin zuen (3b. irudia).



1. irudia Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan ONAren lehenengo bi osagaietarako taxonen emaitzak, hilabetea eta gazitasun guneak koaldagai bezala erabiliz. Laburduren esanahia 1. Eranskinean dago azalduta.



2. irudia a) Bilboko estuarioko gazitasun gune bakoitzean lehenengo bi osagaietako urtetik-urterako aldakortasuna. b) Bilboko estuario osorako ardatz bakoitzean ekarpen handiena eragiten duten taxonen dentsitateen urtetik-urterako aldakortasuna.



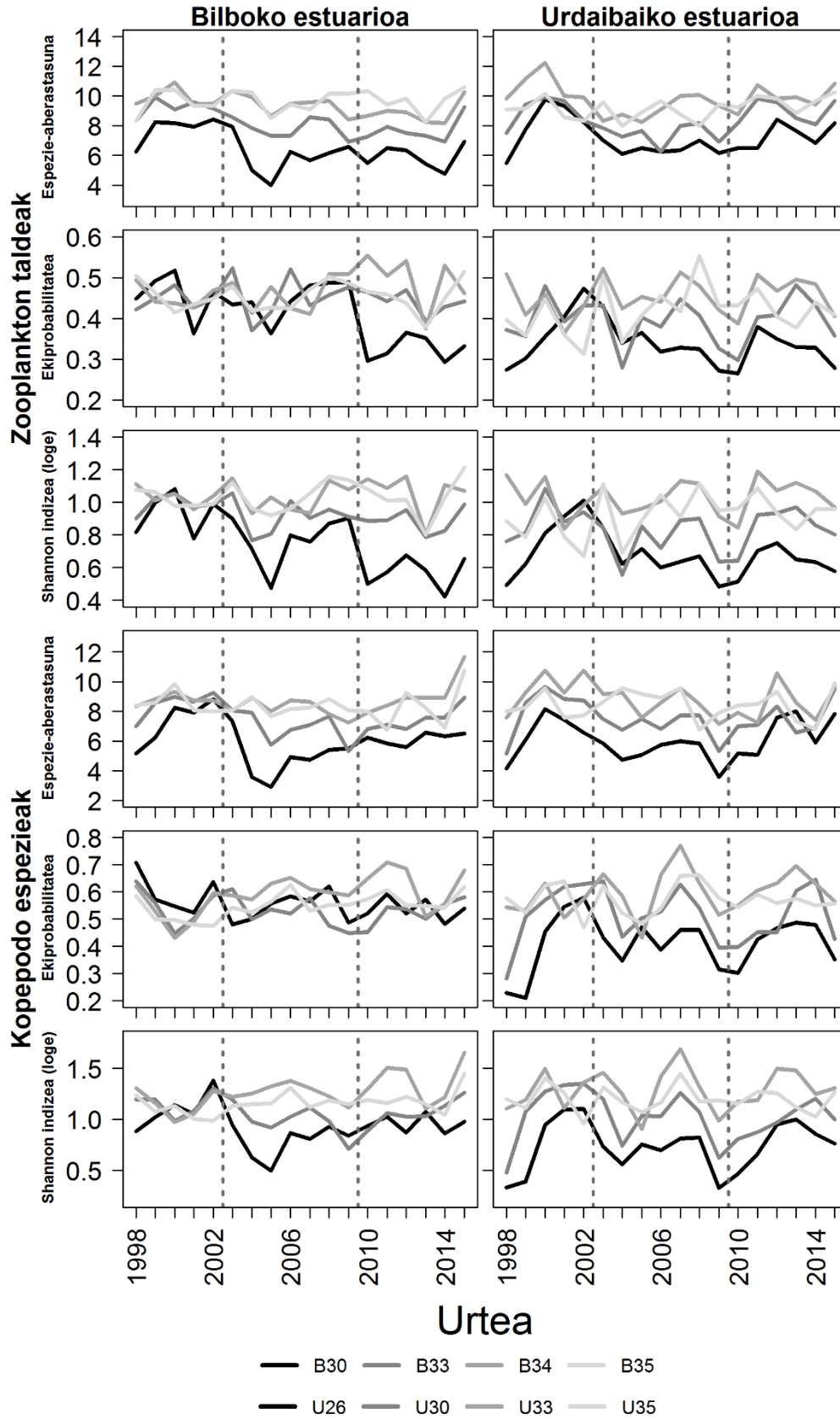
3. irudia a) Urdaibaiko estuarioko gazitasun gune bakoitzean lehenengo bi osagaietako urtetik-urterako aldakortasuna. b) Urdaibaiko estuario osorako ardatz bakoitzean ekarpen handiena eragiten duten taxonen dentsitateen urtetik-urterako aldakortasuna.

2.3.2 Dibertsitatea

Alfa dibertsitatea

Ikerketa-aldian zehar estuarioen arteko zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa dibertsitatean desberdintasun espaziala eta tenporala argi ikusi zen (4. irudia). Urdaibaiko estuarioan, orokorrean, zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen espezie-aberastasuna, Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea jaitsi egin ziren gazitasun altuenetik (U35 eta U33) gazitasun txikienera. Gainera, ez zuten joera argirik erakusten baina bai fluktuazio handia. Salbuespenik garrantzitsuena 2001-2002 urteetan ikusi zen Pielouren ekiprobabilitatearen eta Shannon dibertsitate-indizearen beherazko joera hain zuzen ere, gazitasun gune guztietan balio altuak antzekoak izanik eta balio handiagoak gazitasun gune baxuenean (U26) eta ez altuenean (U35) aurkiturik. Bilboko estuarioan, zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa dibertsitate-indizeek joera desberdinak aurkezten zituzten gazitasun gune eta denbora-aldi desberdinen arabera, baina aldaketarik argienak gazitasun gune baxuenean gertatu ziren (B30). Espezie-aberastasuna gazitasuna jaitsi ahala jaisten zen, baina gazitasun-gune desberdinen artean antzekoagoa izan zen 1998-2002 denbora-aldian beste bi denbora-aldietan baino, non zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen aberastasunak jaitsiera nabarmena erakusten zuen B30ean. Jaitsiera honen segidan kopepodo espezieen espezie-aberastasuren igoera progresibo bat behatu zen azken bi denbora-aldietan. Bilboko estuarioan zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen Pielouren ekiprobabilitatea antzekoa zen gazitasun gune guztietan ikerketa-aldi osorako. Hala ere, azken denbora-aldian (2010-2015) zooplankton taldeen ekiprobabilitatea jaitsi zen gazitasun gune baxuenean (B30) eta igo egin zen B34an; hala, bada, handitu egin zen gazitasun-guneen arteko aldea zooplankton-taldeen ekiprobabilitatean. Zooplankton taldeen Shannon dibertsitate-indizeak nolabaiteko antzekotasuna erakutsi zuten ekiprobabilitatearekin, batez ere barne-estuarioan (B30) non bi indizeek beherazko joera argia erakutsi baitzuten, azken denbora-aldian (2010-2015) gazitasun-guneen arteko desberdintasuna nabarmenagoa izanik. Aitzitik, kopepodo espezieen Shannon dibertsitate-indizearen aldaketak espezie-aberastasuren antz handiagoa zuten, bietan balioak nabarmen jaitsi baitziren gazitasun txikienerako lekuan (B30) 2002tik 2005era, eta, gero, handitu egin ziren pixkanaka.

GAM analisisien arabera, bi estuarioetako gazitasun gune guztietan kopepodoak ziren zooplankton taldeen Shannon dibertsitate-indizearen eta Pielouren ekiprobabilitatearen urtetik-urterako aldaketetan gehien eragiten zutenak, gainontzeko taldeen ekarpena txikiagoa eta aldakorragoa izanik estuario eta gazitasun gune desberdinetan (2. taula). Bilboko estuarioan, apendikulariazeoak ziren bigarren edo hirugarren eragilerik nabarmenenak. Kopepodo espezieen dibertsitate eta ekiprobabilitatean ordea, eragilerik nabarmenenak, desberdinak ziren estuario edo gazitasun-gunearen arabera (3. taula). Bilboko estuarioan, B30 eta B33an kopepodoen dibertsitate-indizean eta ekiprobabilitatean eragilerik nagusienak *A. tonsa*, *O. davisae* eta *C. aquaedulcis* ziren bitartean, B34 eta B35an espezie neritikoak ziren, *A. clausi* edo *Centrophages* sp. adibidez. Hala eta guztiz ere, B34an *A. tonsa* ere eragilea zen. Urdaibaiko estuarioko gazitasun-gune guztietan, kopepodo dibertsitate-indizean eta ekiprobabilitatean eragilerik nagusiena *A. bifilosa* zen, U35an ezik, non eragilerik garrantzitsuenak PCPC-calanus eta *A. clausi* ziren. U26an *A. tonsa* ere eragile bezala agertzen zen, baina laugarren postuan.



4. irudia Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa dibertsitate-indizeen urtetik urterako aldaketa (Espezie-aberastasuna, Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea (log e)) Bilboko (30, 33, 34, 35) eta Urdaibaiko (26, 30, 33, 35) gazitasun gune desberdinetan 1998tik 2015era.

2. taula Zooplankton taldeen alfa dibertsitate-indizeen (Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizeak (log e)) GAM emaitzak Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako gazitasun gune desberdinetan, aldagai prediktibo gisa taxon desberdinak erabilia. Soilik “smooth” esangarriak erakusten dira eta aldagai prediktibo bakoitzerako p-balioa eta F balioa ere erakusten dira. Modelo bakoitzerako R² eta desbiderapen estandarren portzentaia (D.e. (%)) ere adierazten dira. Taxonen laburdurak 1. eranskinean bezala. Kontutan hartu taulak hurrengo orrian jarraitzen duela.

B30			B33			B34			B35		
Espezie-ekiprobabilitatea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Cop	23,426	2,00E-16	Cop	30,645	2,00E-16	Cop	30,296	3,11E-15	Cop	32,692	2,00E-16
Cla	5,263	0,00283	App	9,853	2,60E-05	App	11,794	8,08E-05	Gas	20,025	1,28E-05
App	8,753	0,00345	Gas	5,566	0,000737	Biv	4,203	0,00114	App	4,376	0,000234
Gas	5,324	0,00416	Cla	6,29	0,012914	Dol	10,861	0,00116	Dol	12,576	0,000487
Biv	7,31	0,00743	Pol	2,317	0,041222	Cir	3,721	0,00142	Biv	4,964	0,001678
						Asc	2,757	0,01633	Cha	9,824	0,001982
									Cla	5,503	0,004309
									Cyp	5,05	0,006384
									Sip	3,904	0,015962
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,439	46,8		0,369	40,6		0,456	52,5		0,539	58,4	
Shannon indizea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Cop	27,057	2,00E-16	Cop	43,417	2,00E-16	Cop	40,885	2,00E-16	Cop	39,956	2,00E-16
App	21,913	5,16E-06	App	10,753	1,07E-06	Dol	18,68	2,43E-05	Cha	16,832	5,90E-05
Gas	6,717	0,000759	Pol	5,605	1,54E-06	App	8,685	0,000164	Gas	16,571	6,70E-05
Biv	10,952	0,001106	Ict	8,163	0,00474	Biv	6,943	0,001014	App	7,323	0,000121
Cla	4,988	0,002259	Cla	3,727	0,00575	Cir	2,582	0,018721	Dol	10,667	0,00128
Pol	6,924	0,009159	Ech	2,927	0,00893	Gas	5,271	0,022734	Sip	4,874	0,007235
Dec	4,706	0,010167	Biv	5,737	0,01757	Cla	2,835	0,025951	Biv	3,951	0,007651
Ost	4,168	0,042494	Dec	5,289	0,01839	Asc	2,199	0,044577	Med	6,405	0,012142
			Gas	3,155	0,03428				Cla	3,863	0,014546
									Ict	5,738	0,017518
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,565	59,9		0,577	62,9		0,479	53		0,595	62,8	

U26			U30			U33			U35		
Espezie-ekiprobabilitatea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Cop	20,101	2,00E-16	Cop	35,729	2,00E-16	Cop	43,086	2,00E-16	Cop	52,555	2,00E-16
Pol	31,246	6,75E-08	Biv	5,792	0,000745	App	25,207	1,11E-06	Cir	7,973	1,35E-05
Biv	6,578	0,00158	Cir	9,642	0,002172	Gas	9,955	5,54E-05	Gas	6,561	3,75E-05
Iso	5,466	0,02033	Pol	3,523	0,014605	Pol	11,868	0,000694	Biv	15,807	9,69E-05
			Cla	3,401	0,019662	Cir	5,011	0,000725	App	14,849	0,000155
			Ost	2,829	0,037075	Iso	11,667	0,000768	Cla	6,909	0,009227
						Med	8,541	0,003867	Dol	5,996	0,015184
						Biv	7,613	0,006326			
						Dol	6,539	0,011287			
						Cla	4,874	0,028398			
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,467	49,1		0,514	54,9		0,612	64,4		0,583	61,1	
Shannon indizea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Cop	25,859	2,00E-16	Cop	34,167	2,00E-16	Cop	58,636	2,00E-16	Cop	52,102	2,00E-16
Pol	22,937	3,17E-06	Biv	12,491	2,93E-08	App	32,65	3,83E-08	App	28,89	2,14E-07
Biv	8,264	0,000178	Cla	13,656	0,000282	Pol	15,652	0,000106	Cir	9,479	2,66E-06
Iso	5,684	0,018035	Cir	7,08	0,008421	Med	9,467	0,000116	Biv	8,879	2,96E-05
Med	3,896	0,013267	Pol	2,623	0,017916	Biv	9,122	0,000307	Sip	4,225	0,000999
Gas	2,714	0,032381	Iso	3,744	0,025689	Cla	12,56	0,000492	Gas	5,268	0,001836
						Gas	6,513	0,001318	Med	6,052	0,014778
						Cir	4,105	0,006162	Ict	5,727	0,017677
						Ost	4,684	0,007667	Iso	2,186	0,021221
						Dol	4,508	0,011675			
						Iso	5,063	0,025551			
						Cha	2,99	0,038603			
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,517	55,1		0,564	59,8		0,693	72,5		0,65	69,5	

3. taula Kopepodo espezieen alfa dibertsitate-indizeen (Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizeak (log e)) GAM emaitzak Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako gazitasun gune desberdinetan, aldagai prediktibo gisa taxon desberdinak erabilia. Soilik “smooth” esangarriak erakusten dira eta aldagai prediktibo bakoitzerako p-balioa eta F balioa ere erakusten dira. Modelo bakoitzerako R^2 eta desbiderapen estandarren portzentajea (D.e. (%)) ere adierazten dira. BEDE eta HADBE espezieak hizki lodiz adierazi dira. Taxonen laburdurak 1. eranskinean bezala. Kontutan hartu taulak hurrengo orrian jarraitzen duela.

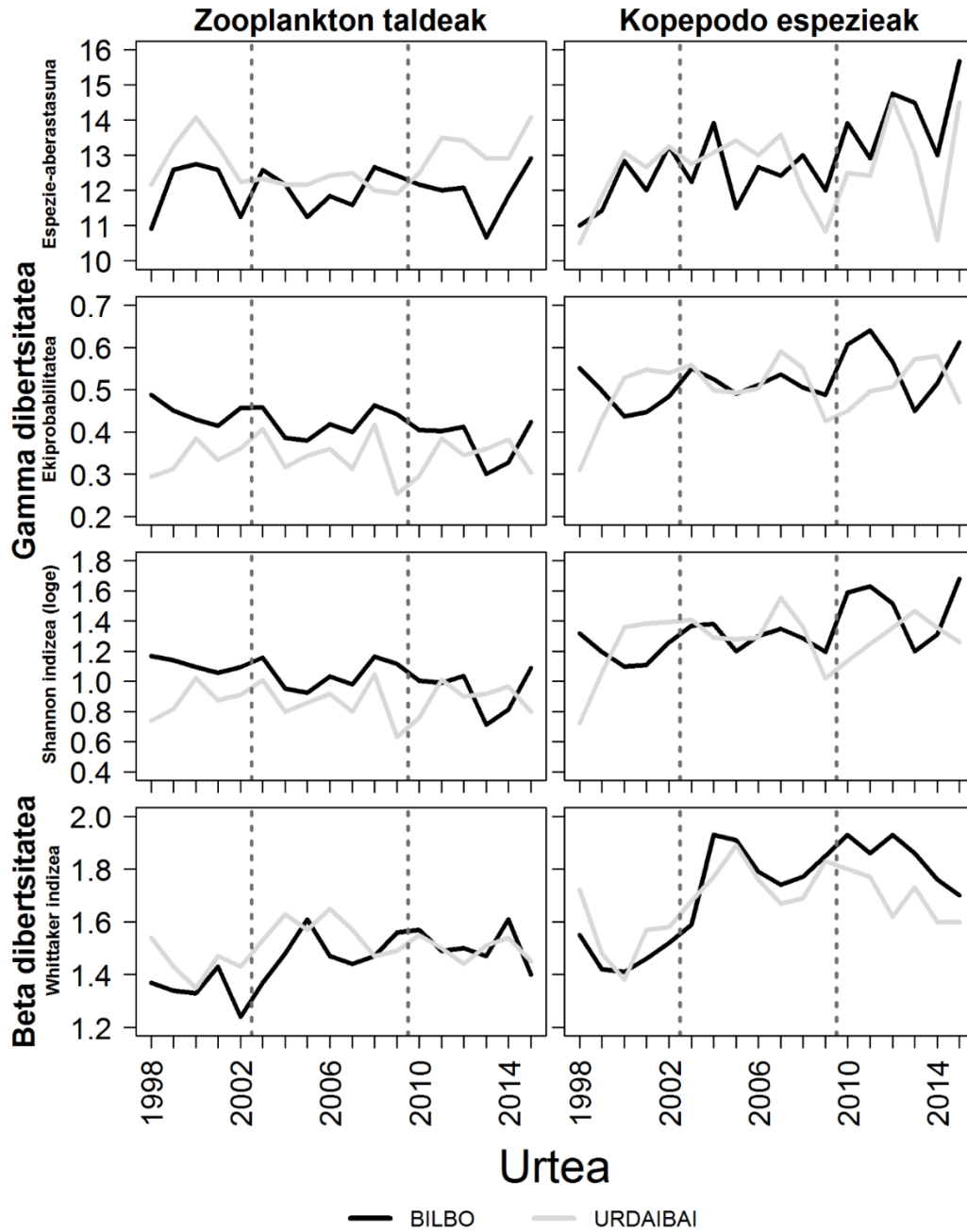
B30			B33			B34			B35		
Espezie-ekiprobabilitatea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Ato	9.319	0.00256	Ato	16.678	3.48E-10	Acl	9.294	1.61E-11	Acl	28.391	1.16E-13
Har	8.316	0.00434	Acl	5.248	3.00E-05	Eac	7.339	0.00731	Cen	25.638	8.80E-07
Onc	6.645	0.01063	PCPC	5.745	0.00055	Ato	3.82	0.01681	Osi	6.624	0.000647
Fwcop	2.136	0.03508	Osi	3.266	0.00385	Osi	4.069	0.04497	Ona	3.407	0.008942
			Oda	7.645	0.00622				PCPC	4.944	0.025766
									Onc		0.027244
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0.162	20		0.341	39.3		0.269	30.9		0.332	35.9	
Shannon indizea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Ato	10.829	6.85E-05	Ato	24.999	3.04E-15	Acl	7.963	2.53E-09	Acl	27.425	1.09E-14
Osi	5.239	8.76E-05	Acl	9.494	2.02E-08	Eac	10.315	0.00153	Cen	9.397	8.14E-05
Eac	3.864	0.000333	Osi	24.699	1.42E-06	Mic	8.518	0.00391	Osi	8.078	0.000125
Harp	11.26	0.000951	PCPC	7.948	1.90E-05	Har	5.635	0.01852	Cala	14.817	0.000158
Caq	4.062	0.001502	Ama	4.439	0.000529	Tlo	4.66	0.03204	Onc	14.358	0.000199
Onc	9.573	0.002264	Cen	11.384	0.00089	Ato	3.192	0.04047	PCPC	6.428	0.001161
Ama	4.787	0.012451	Caq	5.419	0.003252				Eac	3.099	0.005139
Cen	2.881	0.013586	Eac	4.411	0.009802						
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0.48	53.8		0.495	54.3		0.308	34.8		0.383	43.1	

U26			U30			U33			U35		
Espezie-ekiprobabilitatea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Abi	37,723	2,00E-16	Abi	19,329	2,00E-16	Abi	50,389	1,51E-11	PCPC	8,847	2,21E-08
PCPC	10,121	3,24E-05	Eac	7,615	0,00629	Har	3,409	0,0149	Acl	23,571	2,31E-06
Ona	9,978	0,00182				Calo	3,222	0,0228	Osi	7,943	0,00529
Ato	2,234	0,01525				Cen	3,345	0,038	Cen	5,127	0,00637
Onc	4,428	0,03658				Ama	3,218	0,0405	Eac	5,541	0,0195
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,466	50,4		0,381	40		0,261	29		0,254	28,6	
Shannon indizea											
Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa	Smooth	F	p-balioa
Abi	32,163	2,00E-16	Abi	21,626	2,00E-16	Abi	9,117	1,47E-07	PCPC	10,159	4,27E-10
PCPC	14,095	0,000226	Eac	9,043	1,35E-05	Ona	3,969	0,0142	Acl	13,455	1,74E-07
Acl	4,657	0,002627	Cen	9,518	0,00231	Cen	4,14	0,016	Cen	7,952	0,000389
Ona	6,405	0,01213	Osi	4,246	0,00272	Eac	3,749	0,0221	Osi	12,851	0,000428
Osi	3,088	0,022781				Acl	2,222	0,0398	Eac	6,206	0,002013
Eac	5,017	0,02617				Dan	3,933	0,0487	Cala	3,897	0,007551
Onc	2,995	0,03148							Opl	3,207	0,00998
									Mic	3,713	0,011036
									Ona	4,027	0,019438
									Dan	2,705	0,021264
									Onc	5,278	0,022684
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,543	57,4		0,492	52		0,366	41,5		0,442	51,4	

Gamma eta beta dibertsitatea

Zooplankton taldeek eta kopepodo espezieen gamma dibertsitatean aldakortasuna desberdina izan zen estuario eta erabilitako dibertsitate-indizeen arabera (5. irudia). Zooplankton taldeei dagokionez, orokorrean, espezie-aberastasuna Urdaibaiko estuarioan handiagoa zen bitartean, Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea handiagoak ziren Bilboko estuarioan. Bilboko estuarioan Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea jaitsi egin ziren ikerketa-aldian zehar, baina Urdaibaiko estuarioan ez zen inongo aldaketa progresiborik behatu. Kopepodo espezieen kasuan ordea, Bilboko estuarioan espezie-aberastasuna igo egin zen argi eta garbi ikerketa-aldian zehar, balioak 1998-2002 denbora-aldian Urdaibaiko estuarioarenak baino baxuagoak izanik eta 2010-2015 denbora-aldian handiagoak. Kopepodo espezieen Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizeak joera kontrajarriak aurkeztu zituzten estuarioen artean, baliorik altuenak Bilboko estuarioko azken denbora-aldian behatu ziren. 4. taulan ikusi daitekeenez, bi estuarioetako zooplankton taldeen gamma dibertsitateko aldaketen eragilerik nagusienak kopepodoak ziren, bibalbo larbak eta poliketoen larbak bigarren eragileak izanik Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan, hurrenez hurren. Bilboko estuarioan, kopepodoen espezie-ekiprobabilitatean eta Shannon dibertsitate-indizean izandako aldaketen eragile nagusienak *A. clausi* eta *O. similis* ziren, Urdaibaiko estuarioan ordea, *A. bifilosa*, *O. davisae* eta *A. tonsa*. Bilboko estuarioan BEDEak eta *C. aquaedulcis* HADBEak eragina izan zuten baita, baina modu apalagoan.

Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen Whittaker indizearen bitartez aurkeztutako beta dibertsitatean (5. irudia) igoera nabarmena behatu zen 1998-2002 denbora-alditik hurrengo bi denbora-aldietara bai Bilboko zein Urdaibaiko estuarioan. Hala ere, dibertsitate-indize honek 2003-2009tik 2010-2015ra Bilboko estuarioan igoera izan zuen bitartean Urdaibaiko estuarioan jaitsiera txiki bat ikusi zen.



5. irudia Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen gamma (Espezie-aberastasuna, Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea (log e)) eta beta (Whittaker indizea) dibertsitate-indizeen urtetik urterako aldaketa Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan 1998tik 2015era.

4. taula Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen gamma dibertsitate-indizeen (Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizeak (log e)) GAM emaitzak Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan, aldagai prediktibo gisa taxon desberdinak erabilia. Soilik "smooth" esangarriak erakusten dira eta aldagai prediktibo bakoitzerako p-balioa eta F balioa ere erakusten dira. Modelo bakoitzerako R² eta desbiderapen estandararen portzentajea (D.e. (%)) ere adierazten dira. BEDE eta HADBE espezieak hizki lodiz adierazi dira. Taxonen laburdurak l. eranskinean bezala.

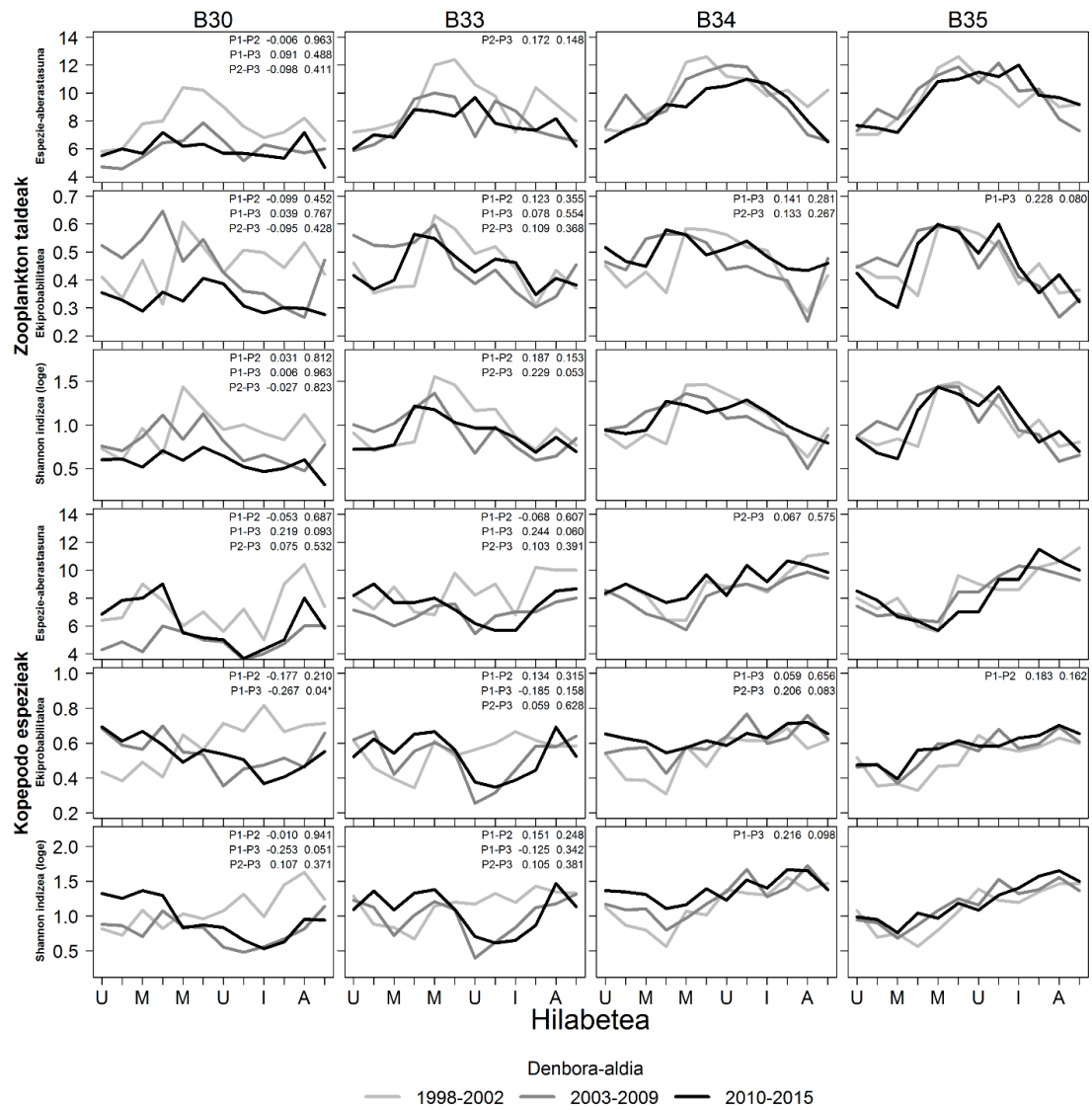
BILBO Zooplankton taldeak			BILBO Kopepodo espezieak			URDAIBAI Zooplankton taldeak			URDAIBAI Kopepodo espezieak		
Espezie-ekiprobabilitatea											
Smooth	F	p-value	Smooth	F	p-value	Smooth	F	p-value	Smooth	F	p-value
Cop	52,663	<2E-16	Acla	33,988	3,19E-14	Cop	39,159	2,00E-16	Abi	61,321	2,00E-16
Biv	25,305	2,80E-07	Osi	20,231	4,45E-06	Pol	24,641	1,47E-06	Osi	3,64	0,00199
Cla	13,129	1,95E-06	Oda	20,805	8,83E-06	Biv	8,136	0,000258	Eac	9,224	0,00271
App	8,856	9,23E-06	Ato	6,817	1,65E-05	Cla	8,575	0,000338	Onc	8,945	0,00314
Dec	3,958	0,000133	Cen	17,285	4,77E-05	Gas	4,566	0,001066	Dan	7,947	0,00531
Sip	3,879	0,000273	Caq	4,408	0,00147	Cir	3,338	0,0035	Har	5,824	0,01673
Iso	8,626	0,003722	Onc	9,983	0,00183	App	7,337	0,007348	Acla	2,434	0,01894
Med	6,385	0,012323	PCPC	2,439	0,01096				Cala	2,636	0,06593
			Pma	4,573	0,03371				Cen	2,128	0,09299
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,703	74,3		0,43	48,7		0,653	68,9		0,476	49,2	
Shannon indizea											
Smooth	F	p-value	Smooth	F	p-value	Smooth	F	p-value	Smooth	F	p-value
Cop	60,966	2,00E-16	Acl	41,181	9,22E-16	Cop	47,152	2,00E-16	Abi	51,577	2,00E-16
Biv	32,856	3,71E-08	Osi	16,632	4,00E-07	Pol	30,965	8,32E-08	Eac	20,457	1,05E-05
Sip	11,805	1,65E-06	Cen	21,736	5,71E-06	Cla	14,24	7,70E-07	Osi	4,668	0,000191
Cla	13,604	2,61E-06	Ato	7,68	8,73E-06	Biv	8,158	3,61E-05	Har	7,946	0,002036
App	8,441	0,000115	Onc	18,114	3,21E-05	Cir	3,656	0,00181	Dan	3,76	0,002803
Dec	2,749	0,005419	Oda	10,927	0,00113	App	8,677	0,00362	Onc	8,096	0,004915
Ict	6,55	0,01128	Caq	4,309	0,00127	Gas	3,595	0,01096	Acl	2,54	0,012928
Med	6,244	0,013325	PCPC	3,058	0,00235	Asc	3,605	0,01426	Cala	3,398	0,014793
Pol	3,994	0,015739	Eac	6,928	0,00916	Dec	5,402	0,02116			
Ech	5,671	0,018259	Ama	5,492	0,02011						
Cir	2,137	0,042115	Abi	3,963	0,0479						
R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)		R²	D.e. (%)	
0,753	79		0,496	55,1		0,697	73,4		0,605	65,3	

Urtaroko aldaketak dibertsitatean

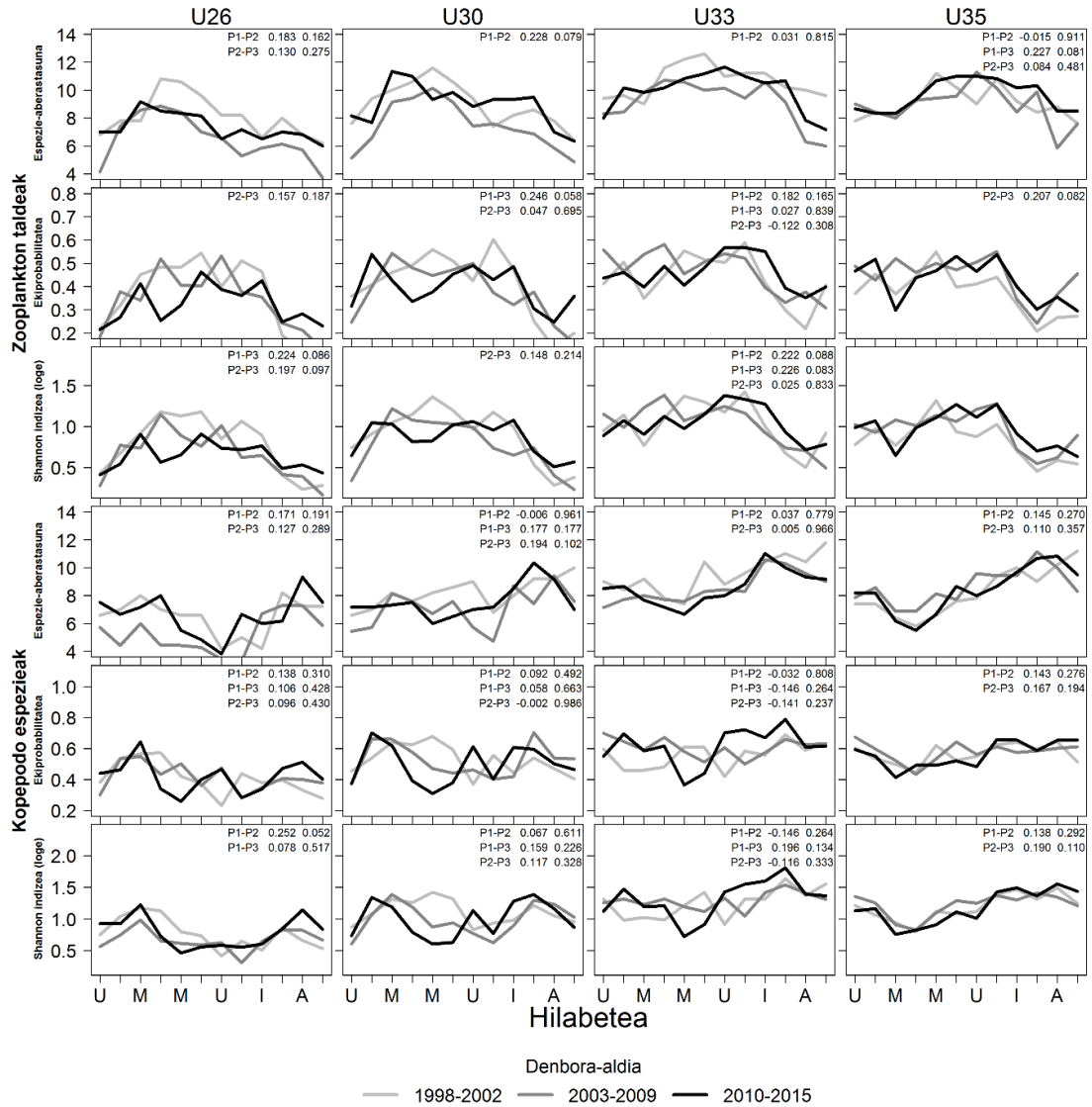
Bilboko estuarioan alfa dibertsitatearen urtaroko joerak (6. irudia) denbora-aldien arteko aldaketarik bortitzenak gazitasun baxuenetan erakutsi zituen. Bertan, zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizearen urtaroko balioak 1998-2002 denbora-aldian negatiboki korrelazionatuta zeuden beste bi denbora-aldiekin. Denbora-aldien artean urtaroko aldaketarik nabarmenenak kopepodoen ekiprobabilitatean eta Shannon dibertsitate-indizean barne-estuarioan izan ziren (B30), baliorik txikienak negu-udaberrian izanik eta handienak uda-udazkenean 1998-2002 denbora-aldian, baina hurrengo bi denbora-aldietan baliorik handienak negu-udaberrian izanik eta txikienak uda-udazkenean. B33an, lehenengo denbora-alditik hurrengo bi denbora-aldietara uda hasiera-udazkeneko kopepodoen espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea jaitsi egin ziren. Gazitasun-gune altuenetan (B34 eta B35) ordea, alfa dibertsitate-indize guztiak korrelazionatuta zeuden denbora-aldien artean ia kasu guztietarako, eta gehienbat zooplankton taldearentzat baliorik handienak uda-udaberrian aurkitzen ziren eta baxuenak neguan. Kopepodoentzat aldiz, handienak udazken bukaeran edo negu hasieran ziren eta baxuenak udaberrian.

Urdaibaiko estuarioan (7. irudia), zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa dibertsitate-indize guztien urtaroko joeran aldaketak (esangarriak ez diren korrelazio negatiboak edo korrelazio positiboak) behatu ziren denbora-aldien artean gazitasun-gune guztietan, U35eko zooplankton taldeen Shannon dibertsitate-indizean izan ezik. Gazitasun baxuetan (U26 eta U30), zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa dibertsitate-indizeen urtaroko joeran denbora-aldien arteko aldaketak dibertsitate-indizeen udaberriko maximoa aurreratzearen ondorioa izan zen, hain zuzen ere, bi hilabete inguru 1998-2002tik 2010-2015era. U33an, zooplankton taldeen Shannon dibertsitate-indizearen udako balio maximoak atzeratu egin ziren ikerketa-aldian zehar, aldiz, kopepodoen udaberriko espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea jaitsi egin ziren hirugarren denbora-aldian.

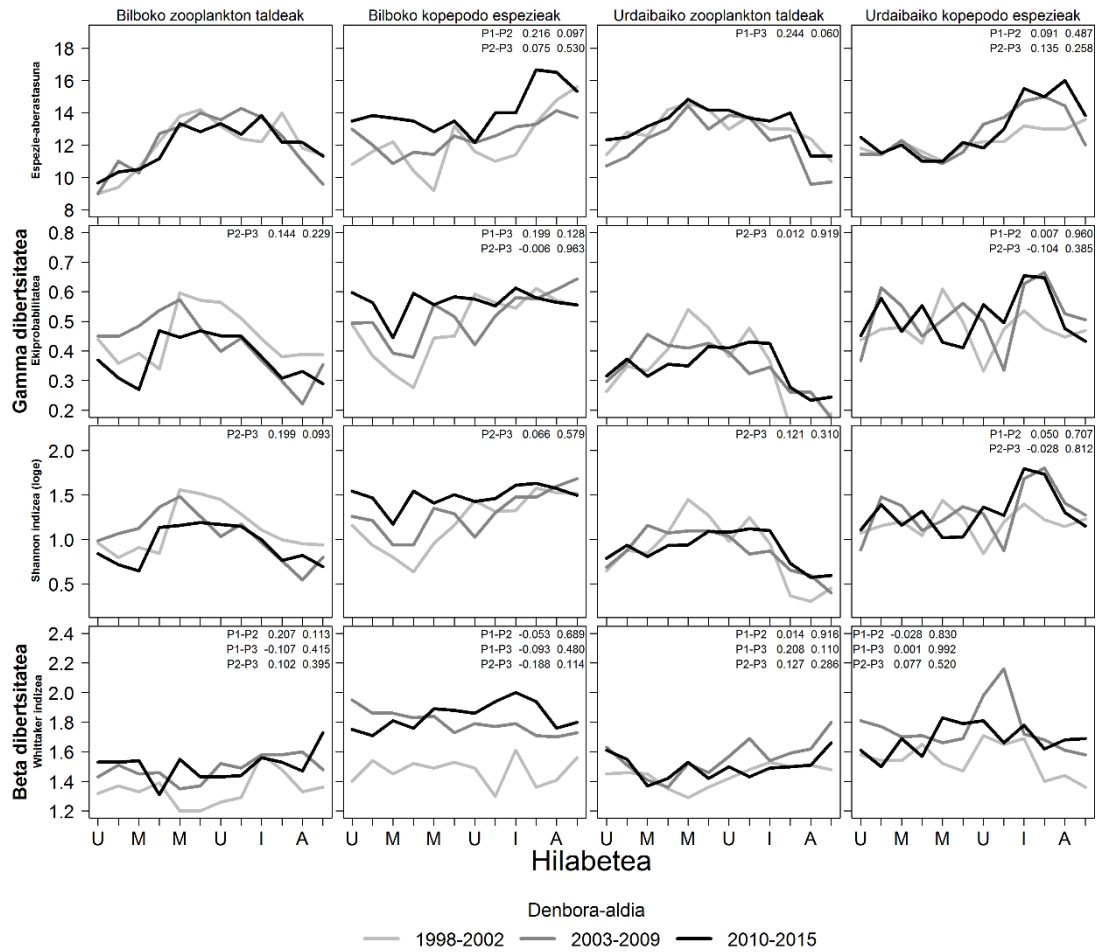
Bilboko estuarioko zooplankton taldeen espezie-aberastasuna salbuespen, zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen gamma dibertsitatearen urtaroko joerak aldaketak erakutsi zituzten bi estuarioetako gazitasun-guneetan bigarren denbora-alditik hirugarren denbora-aldira eta lehenengo denbora-alditik bigarren edo hirugarren denbora-aldira zenbaitetan (8. irudia). Bilboko estuarioan, hirugarren denbora-aldian (2010-2015), zooplankton taldeen gamma dibertsitatearen udaberriko maximoa lehenago hasi zen eta hilabete gehiagoz luzatu zen, eta kopepodo espezieen gamma dibertsitatearen urteko maximoaren unea negutik udazkenera aurreratu zen eta udako balioak handiagotu ziren. Urdaibaiko estuarioan, zooplankton taldeen gamma dibertsitatearen balio maximoak udaberritik udara atzeratu ziren lehenengo bi denbora-aldietatik hirugarren denbora-aldira eta kopepodo espezieen gamma dibertsitatearen balioak baxuagoak ziren udaberrian eta handiagoak udan azken denbora-aldian. Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen beta dibertsitatearen (Whittaker indizea) urtaroko joerak aldaketak erakutsi zituen denbora-aldien artean bi estuarioetan (8. irudia). Haatik, denbora-aldien arteko urtaroko joeran aldaketarik nabarmenenak kopepodo espezieetan behatu ziren, beta dibertsitatearen udako balioen igoerarekin Bilboko estuarioan eta balio horien jaitsierarekin Urdaibaiko estuarioan hirugarren denbora-aldian.



6. irudia Bilboko estuarioko gazitasun gune desberdinetan (30, 33, 34 eta 35) zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen urteko batz besteko alfa dibertsitate-indizeen (Espezie-aberatasuna, Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea (log e)) urtaroko aldakortasuna lehenengo (1998-2002), bigarren (2003-2009) eta hirugarren (2010-2015) denbora-aldietarako. Gazitasun gune bakoitzerako alfa dibertsitate-indizeen urtaroko joeren denbora-aldien arteko Spearman rank korrelazioen testaren emaitzak azaltzen dira, lehenengo zutabean zein denbora-aldien (P) artean den korrelazioa, bigarren zutabean korrelazioaren koefizientea eta hirugarren zutabean p-balioa adieraziz. Soilik korrelazio ez esangarriak eta korrelazio esangarri negatiboa dutenen p-balioak adierazi dira.



7. irudia Urdaibaiko estuarioko gazitasun gune desberdinetan (26, 30, 33 eta 35) zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen urteko batz besteko alfa dibertsitate-indizeen (Espezie-aberastasuna, Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea (log e)) urtaroko aldakortasuna lehenengo (1998-2002), bigarren (2003-2009) eta hirugarren (2010-2015) denbora-aldietarako. Gazitasun gune bakoitzerako alfa dibertsitate-indizeen urtaroko joeren denbora-aldien arteko Spearman rank korrelazioen testaren emaitzak azaltzen dira, lehenengo zutabean zein denbora-aldien (P) artean den korrelazioa, bigarren zutabean korrelazioaren koefizientea eta hirugarren zutabean p-balioa adieraziz. Soilik korrelazio ez esangarriak eta korrelazio esangarri negatiboa dutenen p-balioak adierazi dira.



8. irudia Bilbo eta Urdaibaiko estuarioetan zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen urteko batz besteko gamma dibertsitate-indizeen (Espezie-aberastasuna, Pielouren espezie-ekiprobabilitatea eta Shannon dibertsitate-indizea (log e)) eta beta dibertsitate indizearen (Whittaker indizea) urtaroko aldakortasuna lehenengo (1998-2002), bigarren (2003-2009) eta hirugarren (2010-2015) denbora-aldietarako. Gazitasun gune bakoitzerako alfa dibertsitate-indizeen urtaroko joeren denbora-aldien arteko Spearman rank korrelazioen testaren emaitzak azaltzen dira, lehenengo zutabean zein denbora-aldien (P) artean den korrelazioa, bigarren zutabean korrelazioaren koefizientea eta hirugarren zutabean p-balioa adieraziz. Soilik korrelazio ez esangarriak eta korrelazio esangarri negatiboa dutenen p-balioak adierazi dira.

2.4 Eztabaida

18 urteko ikerketa-aldian hautemandako BEDE eta HADBE kopepodoek eragin handiagoa izan zuten Bilboko estuarioko zooplankton komunitatearen egituran eta dibertsitatean Urdaibaiko estuariokoan baino. Eragin hau gazitasuna igo ahala jaisten zen bi estuarioetan, gazitasun gune altuenean (B35 eta U35) arbuigarria izanik. Komunitateko egituran eta dibertsitatean eragindako aldaketen joerak bat zetozen zooplankton eta kopepodo espezieen dentsitateetan ikusitako aldaketa espazial eta tenporalarekin bi estuario horietan eta ikerketa-aldi berbererako (Barroeta et al. 2020). Bilboko estuarioan gertatutako eragin handiagoa, bertara iritsi ziren espezie berriengatik izan daiteke, zeinak *A. tonsa*, *O. davisae* eta *P. marinus* BEDEak eta *C. aquaedulcis* eta *A. bifilosa* HADBEak diren. Aurrengoak Urdaibaiko estuariora ere iritsi ziren baina HADBEak ikerketa-aldiaren hasieratik aurkitzen ziren estuario honetan. Hala ere, eraginaren diferentzia egon liteke BEDE eta HADBE guztiek arrakastaz kolonizatu zutelako Bilboko estuarioa baina soilik *A. tonsa* izan zuelako arrakasta Urdaibaiko estuarioan, beti ere Bilboko estuarioan baino maila baxuagoan (Barroeta et al. 2020). Urdaibaiko estuarioan *O. davisae* eta *P. marinus* populazio egonkor eta ugari bat sortzearen porrotak zerikusia zuen sistemaren beraren muga naturalekin (Barroeta et al. 2020), hau da, ur-zutabe nahasia, itsasoko uraren eragin handia eta uraren egonaldi txikiagoa. Ondorioz, Urdaibaiko estuarioak ez ditu literaturan aipatu den bezala (Saiz et al. 2003; Sabia et al. 2015; Zagami et al. 2018) espezie hauentzat beharrezkoak diren ingurumen baldintza egokiak. Bilboko estuarioan BEDE eta HADBE-en arrakasta orokorra eta hauen eginkizuna zooplanktonaren egituran eta dibertsitatean izandako aldaketetan, eta *A. tonsa* izandako arrakasta moderatua eta eragina Urdaibaiko estuarioan, estuarioen arteko hasierako ingurumen-baldintzen eta baldintza biologikoen desberdintasunen ondorioz izan ziren. Bilboko barne-estuarioaren komunitate egituran eta aztertutako alfa dibertsitatean aldaketa nabarmenak aurretik zeuden nitxo hutsen ondorio izan ziren, ur gazikaretako Europako beste sistema batzuetan ikus daitekeenez (Paavola et al. 2005). Bilboko estuarioa oso kutsatuta egon zen 1980ko hamarkada baino lehen, eta barrualdeko habitat gazikarek ez zuten zooplanktonik, harik eta ingurumen-baldintzak hobetu ziren arte, birgaitze-prozesuaren ondorioz. Prozesu horrek, hasiera batean, plankton-espezie neritikoak barne-estuariora sartzea ekarri zuen (Uriarte eta Villate 2004; Uriarte et al. 2016) Belgikako Scheldt estuarioan jasotako antzeko prozesu batean (Mialet et al. 2011). Berreskuratutako nitxo ekologikoak, ordea, BEDE-ek inbaditzeko joera dute; bertako espezieen aldean abantaila baitute hondatutako ingurune gazikaretan (Aravena et al. 2009; Winder et al. 2011). Horrek honako hipotesi hau babesten du: Bilboko estuarioko zooplankton komunitateko egituran eta dibertsitatean izandako aldaketak, neurri handi batean, estuarioko uraren kalitatea hobetzeko kudeaketa-ekintzen ondorio izan ziren. Horren erakusgarri da aztertutako aldian <34 gazitasuneko guneetan haloklinaren azpiko disolbatutako oxigeno-maila handitu izana (Villate et al. 2013). Bilboko estuarioarekin alderatuz, ikerketa-aldiaren hasieratik, Urdaibaiko barnealdeko estuarioan ondo garatutako zooplankton komunitatea zegoen, *A. bifilosa* kopepodoa nagusi izanik, 80ko hamarkadaren hasieratik estuario horretan egindako aurretiko azterketetan deskribatutako komunitate konposizioekin bat zetorrena (Villate 1990; Uriarte eta Villate 2006). Gainera, Bilboko estuarioan ez bezala, Urdaibaiko estuarioaren ingurune hidrikoan ikerketa-aldian izan ziren aldaketa nagusiak faktore hidroklimatiko naturalek eragin zituzten, ez ordea, sistemaren gaineko giza jarduerak (Iriarte et al. 2016).

BEDE eta HADBE kopepodoek komunitateko egitura eta dibertsitatean izandako aldaketetan zuten eragina handitu egin zen bi sistemetan estuarioren barnerantz, iristen diren espezieen izaera estuariotarragatik. Bilboko estuarioan, *C. aquaedulcis* gazitasun gune baxuetara mugatutako banaketa zuen; *P. marinus*ek, berriz, gazitasunaren gradiente axialeko banaketa uniformeena erakutsi zuen. Hala ere, BEDE eta HADBE guztiek balio maximoak 30-33 gazitasun guneetan

aurkezten zituzten eta oso gutxitan eta dentsitate baxutan agertzen ziren gazitasun altueneko guneeetan (Barroeta et al. 2020). 34 baino baxuagoko gazitasunetan ere, alfa dibertsitatean gertatutako aldaketen eragilerik nagusienak *A. tonsa* eta *O. davisae* BEDEak eta *C. aquaedulcis* HADBEa ziren. Honekin erlazioan, Villate et al.-ek (2017) ezarri zuten 33 gazitasuna zela *A. tonsa* nagusi zen eremuko gazitasunaren goiko muga, estuario horretan *A. clausi* espezie neritiko kongenerikoaren aldean abantaila zuelako. Urdaibaiko estuarioan, *A. tonsa* BEDEa, *A. bifilosa* bertako espezie kongenerikoak okupatutako eremuetatik gora aurkitu zen (Villate et al. 2017), eta soilik aztergai dugun estuarioko barneko gazitasun-guneko kopepodoen espezie-ekiprobabilitatearen aldaketei egin zien ekarpen nabarmena. Bertako *Acartia* espeziea ordea, 35 gazitasuna baino baxuagoko guneeetan alfa dibertsitatearen aldaketen eragile nagusi bezala agertzen zen. Horrenbestez, BEDE eta HADBE-ek eragindako aldaketen magnitudea gazitasuna gutxitu ahala, txikiagoa zen Urdaibaiko estuarioan Bilbokoan baino.

2.4.1 Zooplankton komunitatearen egitura aldaketak

Bilboko barne-estuarioan ikerketa-aldian zehar zooplankton komunitatearen egitura ikusitako aldaketek agerian utzi zuten *A. tonsa* eta *O. davisae* BEDE kopepodoen ezarpen progresiboa, zeinak kopepodo komunitatea nagusitu baitzuten 2003az geroztik, eta *C. aquaedulcis* HADBEarena, zeinak dentsitate oso altuak izatera pasa zen 2010az geroztik (Uriarte et al. 2016; Barroeta et al. 2020). Lehen denbora-aldetik bigarren denbora-aldira 34 gazitasuneko ur-masan komunitatearen hasierako egoeretara izandako itzulera txikiak lehenengo osagai nagusian (ONA, 1. ardatza), iradokitzen zuen taxon neritikoaren barne-estuariorantz zabalkundea eta taxon estuariorantz itsasorantz zabalkundearen gutxitzea. Horrek zerikusia izan dezake ikerketa-aldian uraren kalitatean izandako aldaketekin, disolbatutako oxigenoaren bilakaeratik ondoriozta dezakegun bezala (Villate et al. 2013; Iriarte et al. 2016). Aravena et al.-ek (2009) aurkitu zuten oxigeno mailak *A. tonsa* eta *A. clausi* dentsitateen erlazioari eragiten ziola Bilboko estuarioko tarteko gazitasun guneeetan, izan ere, *A. clausi*ren dentsitateak oxigeno mailarekin batera hasten ziren bitartean *A. tonsa* abantaila erakusten zuen *A. clausi*rekiko oxigeno maila baxua zegoen guneeetan bere hipoxiarako tolerantzia dela eta (Marcus et al. 2004; Richmond et al. 2006). Bigarren osagai nagusian (ONA, 2. ardatza) ikusitako zenbait holoplankton eta meroplankton taldeen goranzko joera denboran zehar eta estuario osoan zehar, batez ere apendikulariazeoak eta gastropodo eta bibalbo larbak, baieztatzen zuen ingurugiro baldintzen birgaitzeak sistema honetako zooplanktonean zuen eragin positiboa.

Bilboko estuarioan ez bezala Urdaibaiko estuarioan, BEDE kopepodoak ez ziren zooplankton komunitatearen egitura gertatutako aldaketen eragile nagusiak, hauen ONAren 1. ardatzean zuten ekarpen txikian ikusten den bezala. Gainera, gazitasun guneen artean ez zen inongo joerarik behatu zooplanktonaren aldaketetan. Urtez-urteko aldaketa gogorak kopepodo neritikoek eragin zituzten, adibidez PCPC-calanus, *O. nana* eta *E. acutifrons*. Hori Urdaibaiko estuarioko hidrodinamika eta sakonera txikiari egotz dakieke, sistema horretako ingurumen hidrikoari faktore klimatikoekiko sentikortasun handiagoa ematen baitiote (Iriarte et al. 2016), Europako hegoaldeko beste estuario batzuetan ikusi den bezala (Vieira et al. 2015). Lan honetan, gazitasun-gune guztietan 2012. urtean behatutako zooplankton aldaketa bortitzak lehenagotik ikusita daude Fanjul et al.-en (2017), zeinak Bizkaiko Golkoko kostaldean behatutako beste gertaera hidroklimatikoek (upwelling indizearen balio positibo anomaloak otsaila eta martxoan eta klimaren anomaliak lotutako fitoplankton espezie espezifikoen aldaketa arraroak) lotuta dauden (Díaz et al. 2013; Rodríguez et al. 2015), nahiz eta Bilboko estuarioko zooplanktonean erantzun txikiagoa izan zuen (Fanjul et al. 2017). Urdaibaiko estuarioan kopepodo estuariorrek egin zioten bigarren osagai nagusiari ekarpen handiena, hain zuzen ere, *A. tonsa* BEDEak eta bertakoa

den *A. bifilosak*, baita meroplankton taldeak. Bilboko estuarioan ez bezala, Urdaibaiko estuarioak *A. tonsa* eta *O. davisaren* kolonizazioa baino lehen, zooplankton komunitate estuariotar tipiko bat zeukan, non nagusia zen espezieak (*A. bifilosa*), funtzio aldetik *A. tonsaren* antzekoa zena, BEDE kopepodoen urtaroko zabalkundea eta ugaritasuna nabarmenki mugatzen zuen (Villate et al. 2018; Barroeta et al. 2020). *A. tonsa* BEDEa bertako *A. bifilosaren* antzekoa denez, ez zen inolako eragin berririk sortu zooplankton komunitatean, beste egoera batean ekosistemaren aldaketa sortu zezakeena (Doherty-Bone et al. 2019). Datu interesgarria da Urdaibaiko estuarioko zooplanktonaren aldaketetan gastropodo eta poliketo larba bezalako meroplankton taldeek kopepodo estuariotarrek adinako ekarpena izatea. Sistema honetan, gastropodo larbek gazitasun bereko habitatak konpartitzen zituzten kopepodo estuariotarrekin eta udan barne-estuarioko zooplankton taxon nagusian bilakatu zitezkeen (Villate et al. 1993; Villate 1997), zehazki *A. bifilosak* ikerketa-aldiaren hasieran eta *A. tonsak* ondoren, dentsitaterik altuenak aurkezten zituzten garaian (Villate et al. 2018; Barroeta et al. 2020).

2.4.2 Dibertsitatean aldaketak

Orokorrean, bi estuarioetan espezie-aberastasuna eta espezie-dibertsitatea jaitsi egiten zen gazitasuna jaitsi ahala estuarioaren ahotik iturbururaino Remane diagramak iragartzen duen bezala eta beste estuario batzuetako zooplankton komunitateak eta kopepodo espezieak berresten duen bezala (Grindley 1981; Duggan et al. 2008; Whitfield et al. 2012). Halaber, bi estuarioetan, baina batez ere Urdaibaiko estuarioan 2001-2002 urte bitartean ikusitako zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen espezie-ekiprobabilitatea eta dibertsitate-indizeen homogeneizazioa eta noizbehinkako alderantzizkatzea (gazitasun baxuetan gazitasun altuetan baino handiagoa) azpimarratzea garrantzitsua da. Gertakizun horiek prezipitazio-ur emaria erregimenaren urtaroko aldaketa anomaloekin bat egiten+ dute, hain zuzen ere, 2001-2002 urteetako udazken-neguan ur gezaren emarian jaitsiera eta 2002. urteko udan igoera nabarmena (Iriarte et al. 2016). Anomalia hidroklimatiko hauek Bilboko estuarioko ingurumen baldintzen hobekuntza ekarri zuen zenbait hilabetez eta *A. margalefi* eta *A. discaudata* kopepodoen barne-estuarioranzko zabalkundea gertatzea ahalbidetu zuen (Aravena et al. 2009), ondorioz, barne-estuarioko espezie-aberastasuna handituz. Urdaibaiko estuarioan, efekturik nabarmenena *A. bifilosaren* dentsitatearen jaitsiera izan zen, zeinak serieko dentsitaterik baxuena aurkeztu zuen. Ur-emariaren aldaketek, marea-trukearekin batera efektu handia izan zuten *A. bifilosaren* dinamika espazial eta tenporalekin eta bere populazioaren mantentzearekin sistema barruan (Villate 1997; Uriarte and Villate 2006). *A. bifilosaren* dentsitatean jaitsierak eta ondorioz, baita nagusitasunean ere, barne-estuarioko espezie-ekiprobabilitatearen eta espezie-dibertsitatearen igoera ekarri zuen. Mondegoiko estuarioan (Portugal), ur-emarian eta zooplankton komunitate egituran gertatutako aldaketen arteko erlazio garbia behatu zen, urte lehorrak eta euritsuak zooplankton itsastarraren edo estuariotarraren nagusitasunarekin erlazionatuta egonik, hurrenez hurren (Primo et al. 2009).

Bilboko estuarioan ikerketa-aldian zehar dibertsitatean behatutako aldaketa nabarmenenak barne-estuarioan alfa dibertsitatearen jaitsiera 2002-2003tik 2004-2005era izan zen, *A. tonsa* eta *O. davisaren* bat-bateko ugaritasuna dela eta. Arcachongo badiako Eyrac lekuan (Frantzia) 2000tik 2014ra antzeko fenomeno behatu zen, baina kasu honetan, dibertsitateko jaitsiera bertokoak diren espezie neritikoek, *Parapontella brevicornis* eta *Ditrichocorycaeus anglicus*, jaitsiera eta *E. acutrifrons* eta *Oithona* spp.-en nagusitasunean igoera dela eta gertatu zen (Richirt et al. 2019). Bilboko estuarioan beranduago gertatutako *P. marinus* eta HADBE-en etorrerak dibertsitatearen igoera ekarri zuen hirugarren denbora-aldian, espezie-aberastasuna handituz. Barne-estuarioan BEDE eta HADBE-en kolonizazioak beta dibertsitatean ere eragin zuen, izan ere, BEDE-en agerpena baino lehen komunitatea antzekoa zen gazitasun gune guztietan espezie neritikoak

nagusiak izanik estuario osoan zehar, baina espezie esturiotarrez osatutako komunitate esturiotar baten birgaitzeak heterogeneitatea ekarri zuen sistemara. Nahiz eta BEDE eta HADBE-ek kopepodoen gamma dibertsitatearen igoerara ekarpen handia egin, GAM emaitzek islatu zuten gamma dibertsitatean espezie neritikoek eragin handiagoa egiten zutela esturiotarrek baino, Urdaibaiko estuarioan behatu zen bezala. Kasu batzuetan, espezie kopuruaren edo dentsitatearen aldaketak alfa dibertsitatean eragiten zuten arren, gamma dibertsitatean ez zuten aldaketarik sortu, beste guneek espezie multzoa mantendu baitzuten (Bonecker et al. 2013).

Urdaibaiko estuarioan, alfa dibertsitatean ez zen aldaketa nabarmenik behatu *A. tonsa*ren 2003ko agerpenaren ondoren, adieraziz, zooplankton komunitateak erresistentzia zuela inbasioak dibertsitatean eragindako etenaldian. Izan ere, barne-estuarioan zooplankton eta kopepodo dibertsitate balio baxuenak *A. bifilosaren* dentsitate altuenekin bat zetozen denboran, 1998-1999 eta 2009-2010, bertako espeziearen nagusitasuna baieztatu. Gamma dibertsitateari dagokionez, *A. tonsa* espezie-aberastasunean soilik izan zuen ekarpen esangarria, espezie-ekiprobabilitatean eta Shannon dibertsitate-indizean inolako aldaketarik sortuz. Urdaibaiko estuarioko beta dibertsitateak gora egin zuen *A. tonsa*ren agerpenaren ondoren eta heterogeneitatean igoera horrek zerikusia zuen *A. bifilosa* populazioaren banaketa espazialarekin, zeina itxasorantz desplazatu zen *A. tonsa*ren barne-estuarioko kolonizazioaren ondoren (Villate et al. 2018). Bi espezie kongeneriko hauen banaketa espaziala Europako beste estuario batzuetan ere argitaratua izan da (Baretta and Malschaert 1988; Soetaert and Van Rijswijk 1993; David et al. 2007).

Bilboko barne-estuarioan zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa dibertsitatean urtaroko joerak eraldatuak izan ziren BEDE eta HADBE kolonizazioen ondoren, BEDE-ek udazkenean izaten dutelako urteko maximoaren unea eta HADBE-ek udaberri-udan (Barroeta et al. 2020). BEDE-en agerpena baino lehen, alfa dibertsitatearen urtaroko joera antzekoa izan zen gazitasun gune guztietan, balio baxuekin urtearen lehenengo zatian (urtarriletik ekainera) eta altuak bigarren zatian (ekainetik abendura), hau izanik bi estuarioetako gazitasun generik altuenetako komunitate neritikoaren dibertsitate joera tipikoa (Villate et al. 2017). *A. tonsa* eta *O. davisae* 2003az geroztik dominante bilakatzeak, kopepodoen espezie-ekiprobabilitatean eta Shannon dibertsitate-indizean jaitsiera ekarri zuen urtearen bigarren zatian, Uruguaiako Solis Grande estuarioan (Gómez-Erache et al. 2000) eta Doñanako parke naturaleko (Espainia) laku artifizialean (Frisch et al. 2006) behatu zen bezala. 2010az geroztik *A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis* kopuru handitan agertu ondoren, kopepodo espezie-aberastasuna eta Shannon dibertsitate-indizea urtearen lehenengo zatian handitu egin ziren, islatuz urtaroko dibertsitate joera esturiotarragoa, zeina Urdaibaiko barne-estuarioan aurkitutakoaren antzekoa zen (Villate et al. 2017). Kopepodoen gamma dibertsitatearen urtaroko joerak erakutsi zuen aldaketarik handiena, denbora-aldien artean urteko bigarren zatian gorakada progresiboa erakutsiz. Kopepodoen beta dibertsitatearen urtaroko patroiak balio altuagoak erakutsi zituen udan eta udazkenean, azken denbora-aldian (2010-2015) bakarrik. Baina, alfa dibertsitatean ez bezala, gamma eta beta dibertsitateko urtaroko joerak ezin ziren BEDE eta HADBE espeziatan gertatutako aldaketekin lotu Bilboko estuarioan, seguruenik, zooplanktoneko osagaien kantitate eta espezie-ekiprobabilitatearengatik, estuario osoa gazitasuneko habitat partikularren ordeztu hartzen denean.

Urdaibaiko estuarioan, zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen urtaroko alfa dibertsitate joeran aldaketa nagusiak eta, 33 gazitasuna baino baxuagoko guneetan espezie-ekiprobabilitate eta Shannon dibertsitate-indizearen udaberriko jaitsierak, *A. bifilosaren* urtaroko patroian gertatutako aldaketekin lotuta zeuden. Hala eta guztiz ere, *A. tonsa*ren zeharkako eragina susmatu zitekeen, izan ere, *A. bifilosaren* urteko maximoaren unea udan izatetik udaberri amaieran izatera pasa baitzen udan urteko maximoaren unea duen *A. tonsa* estuarioan ezarri ondoren (Villate et al.

2018; Barroeta et al. 2020). Westerschelde estuarioan, *A. tonsa*ren agerpena espazio eta denboran mugatuta zegoen, iturburuko area okupatuz udaran, eta *A. bifilosaren* eta kopepodo komunitatearen dibertsitateko urtaroko patroian eraginez (Soetaert and Van Rijswijk 1993). *A. bifilosaren* urtaroko joeran gertatutako aldaketak gamma dibertsitatearen jaitsiera progresiboarekin lotuta agertu ziren, baita udaberri bukaerako kopepodo espezieen beta dibertsitatearen igoera progresiboarekin.

Bilboko barne-estuarioko zooplankton komunitateak aldaketa nabarmenak jasan zituen BEDE eta HADBE-en agerpenaren ondorioz, ez zen horrela izan ordea Urdaibaiko estuarioan. Bi estuarioetako kolonizazio desberdintasun hauek hein handi batean inbasio aurretik zooplankton komunitateak duen baldintzen menpe zeuden, Urdaibaiko barne-estuarioan ondo ezarritako komunitate estuariotar bat eta kanpo-estuarioan komunitate neritiko bereiztu bat zegoen bitartean, Bilboko barne-estuarioan komunitate estuariotarraren falta zegoen eta komunitate neritiko baten nagusitasuna estuario osoan zehar. Bilboko estuarioko gazitasun gutxiko saturatuta ez zegoen habitatetan *A. tonsa* eta *O. davisae* BEDE-en kolonizazio arrakastak 2003az geroztik eta *C. aquaedulcis* HADBEaren arrakastak 2010az geroztik, benetako komunitate estuariotar baten finkapena bermatu zuen. Honek, zooplanktonaren alfa eta gamma dibertsitatea bi modu desberdinetan eraldatu zuen: bat, *A. tonsa* eta *O. davisae* nagusi bilakatu zirenean sortutako dibertsitate jaitsiera eta ondorengo igoera *A. bifilosa*, *C. aquaedulcis* eta *P. marinus* iritsi zirenean, eta bi, *A. tonsa* eta *O. davisae*ren uda-udazkeneko nagusitasunaren ondorioz urtaroko dibertsitate joeran urteko bigarren zatiko jaitsiera eta beranduago *C. aquaedulcisen* (batez ere) ekarpenaren ondorioz urteko lehenengo zatiaren igoera. Era berean, BEDE eta HADBE nagusi ziren komunitate estuariotarraren sorrerak beta dibertsitatearen igoera sortu zuen, gazitasun guneen arteko konposizio desberdintasunak zirela eta. Urdaibaiko barne-estuarioan, *A. tonsa*ren agerpenak zooplankton komunitatearen egituraren aldaketa txikiak sortu zituen. *A. tonsa* zeharkako eragina izan zuen alfa, beta eta gamma dibertsitatean, sumatzen baitzen *A. bifilosa* populazioan izandako aldaketa espazial eta tenporalen eragilea zela.

3. KAPITULUA: Zooplankton komunitateen erantzuna Euskal estuarioetan sartutako kopepodo espezie berrien aurrean: nitxoek deskonposaketa ikuspuntutik

Bertakoak ez diren espezieen (BEDE) (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*) eta hedatzen ari diren beste espezieen (HADBE) (*A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis*) eragina Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako zooplankton taxonen benetako nitxo ekologikoan aztertu dira 1998tik 2015era bitartean. Hain zuzen, BEDE eta HADBE-en nitxo ekologikoak karakterizatu dira eskualde mailako komunitate zooplanktonikoan, bi estuarioak batera hartuta; subnitxo espazialak eta gainontzeko sistemako taxonenak zehaztu dira, eta gure analisia subnitxo espazio-tenporaletan banatu da BEDE eta HADBE-ek estuarioak kolonizatu ondoren zooplankton komunitatean aldaketarik sortu duten ikusteko, OMI eta WITOMI analisiak erabiliz eta gainjarpena neurtzen duen D-metrika kalkulatu. Analisi horietatik ateratako emaitzetatik BEDE eta HADBE-ek Bilboko barne-estuarioa kolonizatu zutela determinatu zen, hauek iritsi baino lehen espezie estuariotar nagusirik ez zegoelako, Urdaibaiko estuarioan ordea, BEDE-en ezarpena interakzio biotikoengatik mugatua zegoen. Gainera, arrautzak gainean eramaten dituzten kopepodoen porrota Urdaibaiko estuarioa kolonizatzerakoan uraren turbulentsiagatik izan zen. Bilboko estuarioan, espezie neritiko eta kongeneriko batzuen nitxoan desplazamendu espazio-tenporala bat ikusi zen, seguraski BEDE eta HADBE-en agerpenak eraginda. Urdaibaiko estuarioan, ez zen inolako aldaketarik aurkitu, seguraski bertako baldintza biotiko eta abiotiko desberdinen ondorioz.

3.1 Sarrera

Oro har, hiru urrats nagusi bereizten dira inbasio-prozesuan: 1) bertakoa ez den espeziea sistema hartzailean sartzea hainbat garraio-bidetatik; 2) populazio bideragarri eta autoiraunkorra bat ezartzea habitat berrian; eta 3) espeziea ekosistema horretatik kanpo sakabanatzeko arriskua (Vermeij 1996; Kolar eta Lodge 2001; Sakai et al. 2001). Hala ere, politika eta zuzentarau gehienak (“Water Framework Directive”, “Marine Strategy Framework Directive”, “Convention on Biological Diversity”), lehen urratsaren prebentzioan zentratzen dira (ikus Tsiamis et al. 2020, eta bertan aipatzen diren erreferentziak). Hori gauzatu ahal izateko arazoak ondo ezagutu behar dira (Europako Ingurumen Agentzia, 2019), eta bertakoa ez den espeziea itsas ingurunean ezartzen denean, horiek errotik kentzeko zailtasun larriak (Thresher eta Kuris 2004), besteak beste, espezie hauek bertako espezieen aldean ingurune aldakorrari aurre egiteko gaitasun handiagoa dutelako (e.b. klima-aldaketa, giza asaldurak...) (Katsanevakis et al. 2014; Castro et al. 2019). Beraz, inbasio biologikoaren erabileran interesatuei laguntzeko, oraindik ere erabakigarria da BEDE-en ezarpenaren bideak ulertzea eta haien habitat hartzailean izan dezaketen eragina ebaluatzea (Woodford et al. 2016).

BEDEaren kolonizazio-arrakasta aldatu egiten da ekosistema hartzaileko murrizketa biotiko eta abiotikoei aurre egiteko gaitasunaren arabera (Chan eta Briski 2017). Lehiak, ustiapenak eta beste elkarreragin biotiko batzuek BEDEa ingurune berrian hedatu eta ezartzea sustatu (edo eragotzi) dezakete (Freestone et al. 2013; Alofs eta Jackson 2014; Gallardo et al. 2015). Onartzen da eremu berrian espezieek jatorrizko eremuko nitxo bera betetzen dutela (Laeseke et al. 2020). Luze eztabaidatu da “nitxoaren aldaketa” baten aukeraren inguruan, hau da, espezie baten nitxoaren egindako aldaketak, nitxoaren zentroidearekin, ertzekin eta/edo okupatutako ingurumen-baldintzen maiztasunarekin lotuta (Guisan et al. 2014). BEDEak ezartzeko mekanismoak eta ondorioak ebaluatzeko ikuspegi ugari erabiltzen dira, adibidez, ekologia, fisiologia, eboluzioa eta genetika (Geburzi eta McCarthy 2018). Inbasioaren biologiaren helburu nagusietako bat da espezie batzuk inbaditzaile arrakastatsuak zergatik diren eta inbasio-prozesuak nola gertatzen diren galderei erantzunak aurkitzea. Kalkulu matematikoetan berriki egindako hobekuntzei esker, espezieak ingurumen-baldintzei emandako erantzuna kontutan har daiteke, nitxo ekologiko baten barruan (Guisan et al. 2017). Behaketen bidez lortutako datuetan oinarrituta, Hutchinson-ek teorizatutako nitxo ekologikoa deskriba daiteke (Colwell eta Rangel 2009). Guisan et al.-ek (2014) nitxoaren azterketak bi ikuspegitan sailkatu zituzten: antolamendua eta nitxo ekologikoaren modeloak. Lehen ikuspegia, nitxo-aldaketak antzemateko eta nitxoaren gainjartzea kuantifikatzeko metodo sendoagoa den bitartean (Broennimann et al. 2012), bigarren metodoak nitxoaren irudikapen matematiko formalizatuagoa eskaintzen du. “Outlying mean mindex” (OMI, Dolédec et al. 2000) eta “within outlying mean indexwomi” (WitOMI, Karasiewicz et al. 2017) deitzen diren analisiak antolamendu motakoak dira. Baliabideen eskuragarritasunean (Levins 1968; Hulbert 1978; Smith eta Zaret 1982), dentsitateetan (Morisita 1959) edo ugaritasun erlatiboetan (Macarthur eta Levins 1967; Pianka 1973; Hulbert 1978) oinarritutako indize zaharren bitartez sortu dira eta lagin-unitate guztiei ekitate berdina ematen diete, baita kasu arraroei ere. Metodo horiek ingurumen-aldaketen erantzuna egokiago erakusten dute eta nitxoetako aldaketak hobeto deskribatzen dituzte. Beraz, tresna erabilgarria izan daiteke ingurumen-asalduretan, hala nola BEDEak (Broennimann et al. 2012; Guisan et al. 2014) sartzean. Gainera, metodo horiek erabilgarriak dira nitxoaren metrikak kalkulatzeko, hala nola zentroidea (i.e. marjinaltasuna) edo nitxoaren zabalera (i.e. tolerantzia) (Doléhamar et al. 2000; Karasiewicz et al. 2017). Nitxo deskonposatuz, WitOMIren analisiak ideia berriak ematen ditu BEDE-en nitxo ekologikoa eskala zehatzagoan aztertzeko: subnitxo deritzona (Karasiewicz et al. 2017). Gainera, espezieen nitxo ekologikoa ulertzeko, garrantzitsua izan daiteke osagai

abiotikoa nahiz biotikoa kontuan hartzea. Espezieen arteko nitxoa gainjartzea elkarreragin biologikoak ebaluatzeko erabili ohi den parametroa da. Nitxoaren gainjartze-neurketen artean, D-metrika da metodorik arruntenetarikoa, oso sinplea baita (Warren et al. 2008).

Azterlan honetan, BEDE (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*) eta HADBE (*A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis*) kopepodoek Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan 1998tik 2015era bitartean lortutako datuetan zooplankton taxonen nitxo ekologikoan duten eragina aztertzen da. Helburu zehatzak honakoak izan ziren (i) BEDE eta HADBE-en nitxo ekologikoak karakterizatzea eskualde mailako komunitate zooplanktonikoan, bi estuarioak batera aztertuta; (ii) sistema bakoitzerako BEDE, HADBE eta beste taxonen subnitxo espazialak zehaztea, bi estuarioen artean egindako azpimultzoei buruzko desadostasun nagusiak nabarmentzeko, eta (iii) gure azterketa espazio-denborazko azpimultzotan banatzea. Azkenik, lortutako emaitzak ikusita, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan BEDE eta HADBE ezartzearen inbasio-potentzialaz eta ondorioez eztabaidatuko da.

3.2 Metodoa

3.2.1 Datuen analisisa

Analisiak egin aurretik, zooplanktoneko espezie arraroak baztertu ziren, ugaritasunak eta maiztasunak nahasten dituen indize batean oinarrituta (Richirt et al. 2019; David et al. 2020), estuarioan azterketa-aldiaren % 0,01 baino presentzia handiagoa duten taxonak bakarrik mantenduz. Kopepodoak espezie mailan aztertu ziren, eta gainerako organismoak kategoria taxonomiko handiagoetan taldekatu ziren. Gazitasunaren estratifikazio-indizea ondoz ondoko sakoneren arteko gazitasun-diferentzia maximoaren bidez kalkulatu zen (Villate et al. 2013).

Zooplankton espezieen nitxo ekologikoa aztertzeko OMI eta WitOMI analisiak erabili ziren (Dolédéc et al. 2000 ; Karasiewicz et al. 2017). Aldagai anitzeko bi esplorazio-metodoek espeziea (e.b. lekua-taxon matrizea) eta ingurumena (e.b. kokapena-ingurune aldagaiak matrizea) arteko erlazioak aztertzeko aukera ematen dute, hala nola, ohiko korrespondentzia kanonikoa (CCA) eta erredundantzia-analisisa (RDA). Hala ere, OMI eta WitOMI analisisiek espezie guztien erantzun ez-modalak eta linealak hauteman eta irudika ditzakete ingurumen-gradientean zehar; CCAk (erantzun ez-modala) eta RDAk (erantzun lineala), berriz, erantzun bakarria atzeman dezakete (Dolédéc et al. 2000; Karasiewicz et al. 2017). Metodo horiek askotan erabili izan dira ekologian komunitate egitura irudikatzen (Hernández Fariñas et al. 2015; Husson et al. 2017). Nitxoaren deskonposizioari esker, espazio-denborazko nitxoen aldaketak hauteman daitezke, eta indize hori erabakigarria da ingurune aldakor bateko dinamika komunitarioa ebaluatzeko (Guisan et al. 2014). Nitxoaren gainjartzearen nozioa sartzeak komunitatearen barruko elkarreragin biotikoei buruzko informazioa dakar (Broennimann et al. 2012). Ekologian eskuarki, osagai nagusien analisi horiek denborazko serieetan erabiltzeak datuen independentzia onartzea eragotz lezake, eta, beraz, emaitza alboratuak izan ditzake (Planque eta Arneberg, 2018). Hala ere, OMI eta WitOMI analisisien emaitzak erabiltzeko eta interpretatzeko errazak dira, eta BEDE agertu ondoren nitxoaren dinamika buruzko lehen ideiak egiteko teknika ona da.

Alde batetik, OMI analisisiak j espezie bakoitzak bere habitatean duen marjinaltasun, tolerantzia eta hondar-tolerantzia indizeak kalkulatu zituen, balio absolutu eta erlatiboetan (Dolédéc et al. 2000). Marjinaltasun-indizea (OMI_j) espezieen batez besteko habitataren (zentroidea) eta laginketa-eremuaren batezbestekoaren (jatorria) arteko distantzia da. Tolerantzia-indizea (Tol_j) espeziearen nitxo zabaleraren neurria da. Hondar-tolerantzia ($Rtol_j$) analisisiak azaldu ezin duen bariantza da. Aurreko indizeetako puntuazioen baturak espezie bakoitzerako ingurumen-aldagaien azalpenaren inertzia ematen du (Dolédéc et al. 2000). OMI analisisaren sarrera

ingurumen-aldagaietan egindako PCA bat da. Poligono konbexuek eskura dagoen ingurumen-habitata eta egindako nitxoak irudikatzen dituzte.

Bestalde, WitOMIaren analisiari esker, espezieen nitxoak denbora eskalan eta/edo eskala espazial finagoan azter daitezke, nitxoak subnitxoak sortzeko azpimultzoetan deskonposatzearen ondorioz (Karasiewicz et al. 2017). Horretarako, WitOMI analisiak OMIren propietateak K hautespena duten espezieen deskonposizioaren analisiarekin konbinatzen ditu (Calenge et al. 2005). k azpimultzo bakoitzerako (ingurumen-baldintza espezifikoak) eta j espezieetarako, marjinaltasuna (WitOMIG_{kj}), tolerantzia (Tol_{kj}) eta hondar-tolerantzia ($Rtol_{kj}$) kalkula daitezke, azpimultzoaren baldintzen arabera (i.e. WitOMIG_k analisia deritzona) edo baldintza orokorren arabera (WitOMIG analisia deritzona). Azterlan honetan WitOMIG_k analisia bakarrik egin zen.

Zooplankton komunitateko nitxoak aurreko urratsen arabera aztertu zen: (i) lehenik, aztertutako zortzi ingurumen-aldagaietako PCA batean oinarritutako OMI azterketa batek aztertutako 42 taxon hautatuen nitxoak, bi estuarioetan batera aztertu zuen (1998-2015). Taxon bakoitzerako marjinaltasunaren esanahia ($p < 0,005$) Monte Carloko permutazio-probaren bidez ebaluatu zen (1000 permutazio), hipotesi nuluen mende, hau da, taxon bakoitza bere ingurunearekiko desberdina dela (Dolédec et al. 2000). (ii) Ondoren, (i) -n erabilitako taxon berberen benetako subnitxoak analizatu ziren OMI analisiaren irteeratik abiatuta WitOMI analisi baten bidez. Azterketa hori bi estuarioetako bakoitzari dagozkion bi azpimultzotan egin zen. Taxon bakoitzerako marjinaltasunaren esanahi estatistikoa ($p < 0,005$) azpimultzo bakoitzaren batez besteko ingurumen-baldintzen arabera ebaluatu zen (WitOMIG_k analisia), Monte Carloko permutazio-proba baten bidez (1000 permutazio). Azkenik, (iii) estuario bakoitzeko BEDE eta HADBE kopepodoak kolonizatzeko denbora-dinamika argitzeko, WitOMIren azterketa bat egin zen, (ii) eremuan bezala, hiru denbora-alditan, BEDE eta HADBE-ek kolonizazio-urratsetan oinarrituta. Beraz, 1. denbora-aldiak 1998. urtetik 2002. urtera bitartean hartzen du *A. tonsa* eta *O. davisae* ezarri aurretik; 2. denbora-aldia, 2003tik 2009ra bitartean, *A. tonsa* eta *O. davisae* asko ugartu ondoren gertatzen da, baina *P. marinus* agertu baino lehen, eta azkenik, 3. denbora-aldia, 2010etik 2015era, *P. marinus* lehen gertaerekin hasitako aldiari dagokio. Guztira sei azpimultzo aukeratu ziren: B.1, B.2, B.3, U.1, U.2, U.3, estuario bakoitzari (B: Bilbo, U: Urdaibai) eta denbora-aldiari dagozkionak. Berritua ere, azpimultzo bakoitzaren batez besteko ingurumen-baldintzei dagokienez, marjinaltasunaren esanahi estatistikoa ($p < 0,005$) Monte Carloko permutazio-proba baten bidez frogatu zen (1000 permutazio).

Halaber, BEDE kopepodoen eta haien kongenerikoen eta espezie neritikoaren arteko nitxoaren gainjartzea kalkulatu zen, denbora-aldi beraren barruan, azpimultzo berean gutxienez bost aldiz agertzen den espezie bakoitzerako (Broennimann et al. 2012). Horretarako, espezie bakoitzaren nitxo ekologikoa kalkulatu zen. OMI analisiaren lehenengo bi ardatzek irudikatutako ingurumen-baldintzen azpimultzoak 100 x 100 lauki-sare batean harrapatu ziren. Gero, azpimultzoaren lauki bakoitzean espezieen agerpenen oinarrituta, espezieen nitxoak kalkulatzeko, nukleoaren dentsitatearen zenbatespena erabili zen (ikus 2. irudia, Hernández Fariñas et al.-en 2015). Azkenik, D metrika erabili zen bi espezieen arteko gainjartzea kuantifikatzeko (Warren et al. 2008; Schoener 2013):

$$D_{1,2} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{ij} |p_{1ij} - p_{2ij}|$$

p_{1ij} eta p_{2ij} dira, hurrenez hurren, p_1 eta p_2 espezieak ij sarean duen okupazioa. D-metrika 1 (bi espezieen arteko gainjartze osoa) eta 0 (gainjartzerik gabe) artekoa da.

Zenbakizko analisi guztiak R softwarearekin (Team 2013) egin ziren, OMI eta WitOMI analisisietarako ade4 paketea erabiliz (Bougeard eta Dray 2018), eta nitxoaren gainjarpen kalkuletarako ecospat (Broennimann et al. 2020).

3.3 Emaitzak

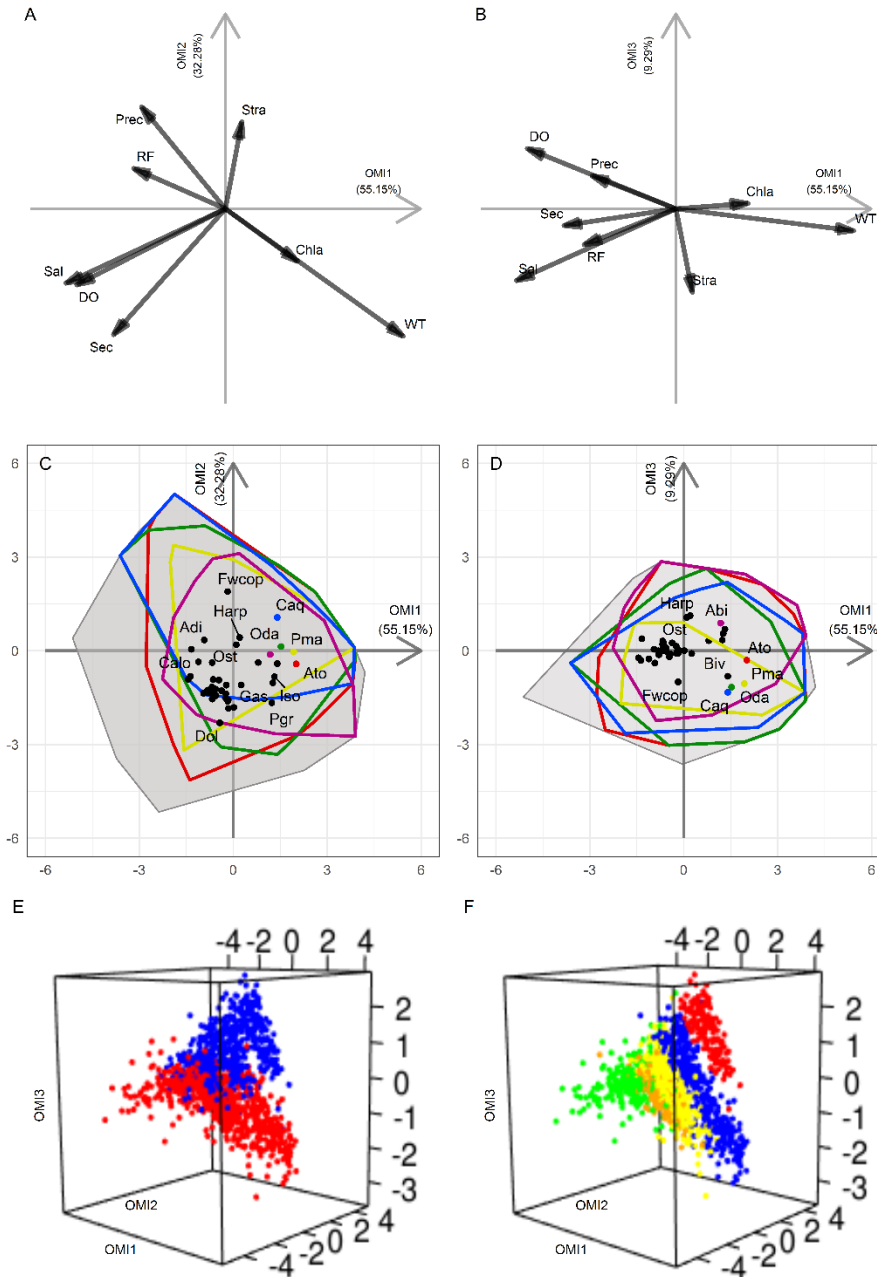
3.3.1 Bi estuarioetarako zooplankton komunitatearen nitxoak

Monte Carloko probaren arabera, inbentario orokorrean hautatutako taxonetatik, lau taxon bakarrik (*Acartia margalefi*, *Candacia* sp., *Microsetella* sp. eta misidazeoak) ez ziren ingurumeneko aldagaien eraginpean egon eta ondorioz, ez ziren ondorengo analisisetan sartu (1. taula).

Bi estuarioak batera egindako komunitate zooplanktonikoaren OMI analisiak aldakortasunaren % 96,72 (1. irudia) azaldu zuen. Lehenengo osagaiak (OMI1, aldakortasunaren % 55,15) komunitate zooplanktonikoaren urtaroko eta espazioko aldaketak azpimarratu zituen, batez ere uraren tenperatura beste aldagai fisikokimikoetatik (gazitasuna, disolbatutako oxigeno-asetasuna eta uraren gardentasuna) alderatuz (1A eta 1B irudiak, eta 2. taula). Afinitate bero eta gaziko taxonek, hala nola, *A. tonsa*, *P. marinus*, *O. davisae*, *C. aquaedulcis*, *A. bifilosa*, *P. grani* eta bibalbo eta gastropodo larbek, puntuaziorik positiboak izan zituzten ardatzean zehar (1C eta 1D irudiak), urteko hilabete beroenei lotuak (2. irudia); eta jatorri neritikoak duten neguko edo udaberri hasierako taxonek, hala nola, *A. clausi*, *Calanus* sp., *T. longicornis* eta *Calocalanus* sp. posizio negatiboetan kokatu ziren (1C eta 1D irudiak) hilabete hotzenei lotuta zeudenak (2. irudia). Bigarren ardatzak ere (OMI2, aldakortasunaren % 32,28) urtaroen eta ardatz longitudinalaren aldaketak islatu zituen, baina batez ere, aurka jarri ziren aldagai fisikokimikoak (tenperatura, gazitasuna, disolbatutako oxigeno-asetasuna eta gardentasun) eta aldagai hidrometeorologikoak (prezipitazioa, gazitasunaren estratifikazio indizea eta ibai-fluxua) (1A, 2 irudiak eta 2. taula). Hemen, zooplanktonaren komunitate-desberdintasunak azaldu ziren, ur gezako kopepodoak eta *C. aquaedulcis* mutur positiboan kokatuz eta kokapen negatiboan afinitate beroko taxon neritikoak (doliolidoak, *T. stylifera* eta ketognatuak) (1C irudia). Oro har, BEDE (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*) eta HADBE (*C. aquaedulcis* eta *A. bifilosa*) gazitasun baxuarekin eta tenperatura altuarekin erlazionatu ziren eta haien zentroideak bertako kopepodo espezieen zentroideetatik bananduta agertu ziren, nahiz eta egindako nitxoak (koloreztatutako poligono konbexuak) ia kopepodo guztiekin gainjartzen ziren (1C eta 1D irudiak). Azkenik, hirugarren osagaiak (OMI3, aldakortasunaren % 9,29) bi estuarioak bereizten zituen, batez ere, gazitasun gune baxuenak (1B eta 1F irudiak) Bilboko estuarioan gazitasunaren estratifikazio indize handiagoarekin eta uraren kalitate txikiagoarekin (disolbatutako oxigeno-asetasuna) (1B irudia eta 2. taula). *C. aquaedulcis* HADBE kopepodoa, *P. marinus* eta *O. davisae* BEDE kopepodoak eta ur gezetako kopepodoak izan ziren gazitasunaren estratifikazio indize handiarekin eta Bilboko barne-estuarioaren disolbatutako oxigeno baldintza apalekin lotutako espezie nagusiak (1E irudia); forma tikoplanktoniko batzuen (harpaktikoide bentonikoak eta ostrakodoak) eta *A. bifilosaren* aurka, zeina Urdaibaiko estuarioko taxon bereizgarriena izan zen (1D irudia).

1. taula: Monte Carloko permutazio probaren bidez hautatutako zooplankton taxonen nitxoen parametroak. Inertzia (I), marjinaltasuna (OMI), tolerantzia-indizea (Tol) eta hondar-tolerantziaren indizea (Rtol) eskualde-mailako taxon bakoitzerako kalkulatu ziren (bi estuarioak batera). Inertzia (I_k), marjinaltasuna (WitOMI $_k$), tolerantzia (Tol $_k$) eta hondar-tolerantzia (Rtol $_k$), taxon bakoitza tokiko eskalan (Bilboko estuarioa eta Urdaibaiko azpimultzoen estuarioa). Monte Carloko permutazioetako (1000) balio esanguratsuak ($p < 0,005$) letra lodiz daude. Taxon bakoitzaren laburdurak 1. eranskinean bezala.

Taxon	Bi estuarioak batera					Bilboko estuarioa					Urdaibaiko estuarioa				
	I	OMI	Tol	Rtol	P	I_k	WitOMI $_k$	Tol $_k$	Rtol $_k$	P	I_k	WitOMI $_k$	Tol $_k$	Rtol $_k$	P
Med	7,62	1,28	1,77	4,58	0,001	8,36	1,75	2,21	4,41	0,001	5,46	0,87	1,02	3,58	0,001
Sip	8,45	2,28	2,02	4,15	0,001	8,98	2,93	2,09	3,96	0,001	5,00	0,51	0,80	3,69	0,012
Cyp	7,09	1,90	1,66	3,53	0,001	8,52	3,22	1,95	3,35	0,001	4,67	0,91	1,08	2,68	0,003
Gas	9,79	2,98	2,07	4,74	0,001	9,01	1,51	3,31	4,19	0,007	8,27	2,56	1,74	3,96	0,005
Biv	9,07	2,88	2,25	3,95	0,018	9,67	3,87	1,97	3,83	0,027	5,46	0,99	1,02	3,45	0,264
Poly	8,83	0,99	2,89	4,94	0,001	7,56	0,14	2,06	5,36	0,287	7,57	1,67	2,44	3,46	0,001
Cha	10,83	3,36	1,74	5,73	0,001	12,03	4,56	1,89	5,58	0,001	6,49	1,92	0,79	3,79	0,001
Cla	8,91	2,54	2,32	4,05	0,001	9,31	2,99	2,43	3,90	0,001	5,94	1,02	1,04	3,89	0,002
Ost	6,30	1,40	0,56	4,34	0,001	6,41	1,48	0,82	4,12	0,001	5,07	0,26	1,82	3,00	0,229
Cir	8,20	1,32	1,32	5,56	0,001	8,20	1,76	1,73	4,71	0,001	7,34	1,91	1,90	3,54	0,001
Abi	7,87	2,26	0,99	4,62	0,001	6,46	2,77	1,14	2,55	0,002	6,18	0,76	1,43	4,00	0,085
Acl	11,32	3,17	3,15	5,00	0,001	11,52	3,23	3,43	4,86	0,001	6,90	1,95	0,87	4,07	0,001
Ato	9,71	4,33	1,61	3,77	0,001	8,05	3,18	1,36	3,51	0,003	9,67	7,26	1,00	1,41	0,001
Adi	5,59	1,45	0,91	3,23	0,001	4,86	0,79	0,76	3,31	0,127	4,15	2,03	0,76	1,36	0,007
Pgr	6,75	4,63	0,44	1,68	0,039	—	—	—	—	—	5,95	3,83	0,43	1,69	0,093
Cala	14,24	3,06	3,47	7,72	0,001	14,28	2,79	3,37	8,12	0,010	6,42	1,53	0,92	3,97	0,027
Calo	9,24	2,03	1,23	5,98	0,001	10,15	2,54	2,06	5,55	0,001	6,07	2,59	0,45	3,03	0,002
PCPC	9,25	2,30	2,17	4,79	0,001	10,41	3,13	2,46	4,82	0,001	6,07	1,33	1,54	3,19	0,001
Cen	8,74	2,98	1,62	4,14	0,001	10,19	3,89	1,86	4,44	0,001	5,44	2,12	1,16	2,17	0,002
Tlo	9,07	1,75	1,39	5,93	0,016	10,48	4,11	2,82	3,55	0,004	8,31	4,37	1,74	2,20	0,004
Tsty	7,96	3,66	1,23	3,07	0,001	9,12	5,11	1,10	2,91	0,001	5,64	1,90	1,07	2,67	0,002
Pma	10,59	4,93	2,46	3,20	0,013	10,86	5,21	2,39	3,26	0,033	2,68	1,35	0,14	1,19	0,448
Caq	8,89	5,40	0,37	3,12	0,001	8,42	4,95	0,42	3,05	0,023	4,75	1,19	1,28	2,28	0,417
Opl	7,02	2,07	1,38	3,56	0,001	7,64	3,01	1,55	3,08	0,001	6,06	1,60	0,81	3,65	0,006
Ona	8,50	2,64	1,86	4,00	0,001	9,80	4,03	1,81	3,97	0,001	5,69	1,04	1,54	3,11	0,004
Osi	7,37	0,73	1,30	5,34	0,001	8,99	1,59	2,42	4,99	0,001	4,82	0,46	0,82	3,54	0,002
Oda	9,57	3,86	2,14	3,57	0,001	9,57	3,88	1,92	3,76	0,002	1,78	0,35	0,17	1,27	0,600
Fwcop	11,82	5,92	2,62	3,29	0,002	10,25	7,14	0,90	2,22	0,007	6,35	1,39	2,44	2,52	0,260
Onc	7,11	2,11	1,56	3,44	0,001	9,34	5,08	1,43	2,84	0,001	4,53	0,71	0,95	2,87	0,029
Dan	7,69	2,56	1,47	3,65	0,001	8,88	4,11	1,76	3,00	0,001	6,13	1,53	1,13	3,47	0,001
Eac	7,66	1,47	2,14	4,05	0,001	10,14	3,63	2,86	3,66	0,001	4,75	0,64	0,99	3,12	0,012
Harp	5,98	1,73	0,70	3,55	0,014	8,38	0,41	3,99	3,98	0,625	4,48	0,59	0,69	3,21	0,458
Iso	8,44	2,93	1,84	3,67	0,001	8,71	0,68	3,08	4,94	0,013	6,93	1,77	2,24	2,92	0,002
Dec	9,44	2,71	2,37	4,35	0,001	10,74	4,09	2,74	3,91	0,001	5,46	1,22	1,25	2,99	0,001
Ech	9,52	2,81	2,67	4,03	0,001	10,08	3,86	2,39	3,82	0,001	6,28	1,71	1,03	3,54	0,005
App	7,73	1,15	2,10	4,48	0,001	7,99	1,32	2,56	4,11	0,001	5,55	0,75	1,16	3,64	0,001
Dol	9,01	5,69	0,79	2,53	0,001	9,68	6,49	0,66	2,53	0,001	5,95	2,43	1,34	2,18	0,018
Asc	7,42	2,22	2,35	2,86	0,002	8,42	3,40	2,34	2,68	0,008	3,28	0,20	0,21	2,87	0,914
Ict	8,25	2,43	1,89	3,93	0,001	8,52	3,05	1,92	3,55	0,001	6,38	0,23	0,75	5,40	0,432

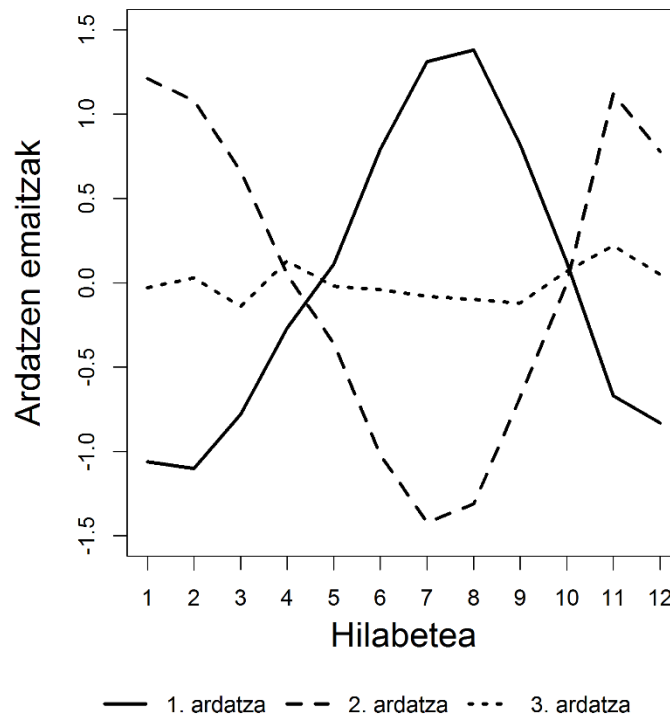


1. irudia: Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako (biak batera) komunitate zooplanktonikoaren OMI azterketa. (A) Lehenengo bi ardatzetako (OMI1 eta OMI2) zortzi ingurumen-aldagaien pisu kanonikoak. (B) Zortzi ingurumen-aldagaien pisu kanonikoak lehen eta hirugarren ardatzetan, OMI1 eta OMI3. (C) Lehenengo bi OMI ardatzetan zooplankton taxon esanguratsuen zentroideak irudikatuta. Kolore-puntuak eta koloredun poligono konbexuek BEDE eta HADBE-ak adierazten dituzte. Itzal gris argiko poligono konbexua eskualdeko ingurumen-baldintzen irudikapena da (bi estuarioena, oro har). (D) OMIaren lehen eta hirugarren ardatzetan zooplankton taxon esanguratsuen zentroideak irudikatuta. Kolore-puntuak koloredun poligono konbexuek BEDE eta HADBE-ak adierazten dituzte. Itzal gris argiko poligono konbexua eskualdeko ingurumen-baldintzen murrizketa da (bi estuarioena, oro har). (E) Laginketa-puntu bakoitzaren irudikapena OMI analisiaren lehen hiru ardatzetan. Esfera gorriek Bilboko estuarioan lagindutako puntua adierazten dute, eta esfera urdinek, berriz, Urdaibaiko estuarioan lagindutako puntua. (F) Laginketa-puntu bakoitzaren irudikapena OMI analisiaren lehen hiru ardatzetan. Esfera gorriek lagindutako puntua adierazten dute 26 gazitasun gunean, esfera urdinek 30 gazitasun gunean lagindutako puntua adierazten dute, esfera horiek 33 gazitasun gunean lagindutako puntua adierazten dute, puntu laranja 34 gazitasun gunean lagindutako puntua adierazten dute eta puntu berdeak 35 gazitasun gunean lagindutako puntua adierazten dute. Taxonen laburdurak 1. eranskinean bezala.

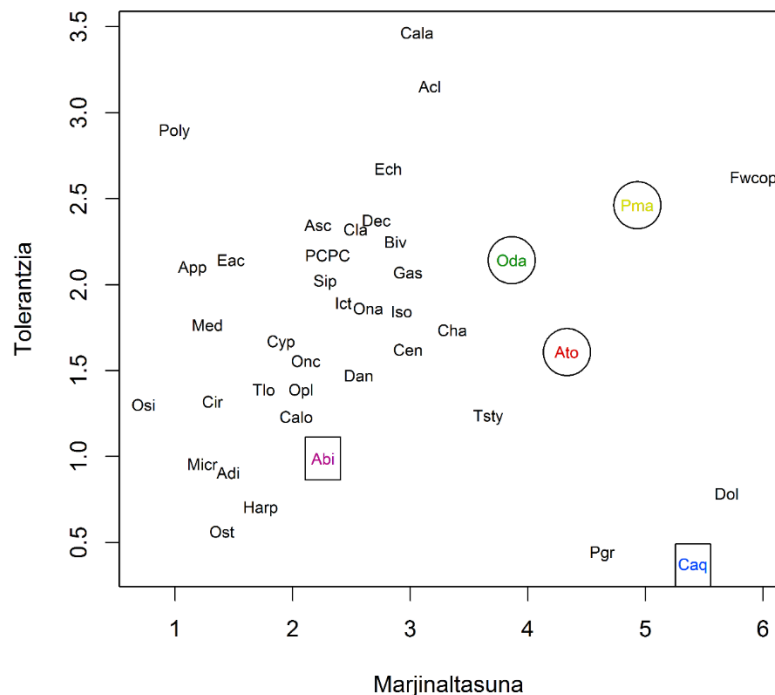
2. taula: OMI analisiko hiru ardatzetarako ingurugiro baldintzen (prezipitazioa, ibai-fluxua, uraren temperatura, gazitasuna, gazitasunaren estratifikazio indizea, disolbatutako oxigeno-asetasuna, *Secchi* diskoa eta *a* klorofila) emaitzak.

Ingurugiro baldintzak	1.ardatza	2.ardatza	3.ardatza
Prezipitazioa	-0,250	0,398	0,240
Ibai-fluxua	-0,274	0,157	-0,260
Uraren temperatura	0,530	-0,497	-0,159
Gazitasuna	-0,476	-0,290	-0,522
Gazitasunaren estratifikazio indizea	0,049	0,340	-0,606
Disolbatutako oxigeno-asetasuna	-0,443	-0,297	0,440
<i>Secchi</i> diskoa	-0,334	-0,491	-0,121
<i>a</i> klorofila	0,215	-0,205	0,040

Aztertutako taxon guztien tolerantzia eta marjinaltasuna 3. irudian eta 1. taulan ageri dira. *Calanus* sp. eta *Acartia clausik* tolerantzia handiagoa erakutsi zuten; *Paracartia grani* eta *C. aquaedulcisek*, berriz, tolerantzia gutxien zuten espezieak izan ziren. Ur gezako kopepodoak, doliolidoak eta *C. aquaedulcisek* marjinaltasun puntuazio altuenak lortu zituzten; *Oithona similis*, berriz, marjinaltasun txikieneko taxona zen. Oro har, *C. aquaedulcis* kopepodoak, doliolidoak eta *P. grani*, zooplanktonaren osagai gehienen oso desberdinak izan ziren, marjinaltasun handia eta tolerantzia txikia zutelako. Beste HADBE espezie batek ere (*A. bifilosa*) nahiko tolerantzia txikia erakutsi zuen, baina haren marjinaltasuna taxon gehienen antzekoa zen. BEDE-ek (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*), ordea, beste taxonengandik aldendu ziren, batez ere marjinaltasun handia zutelako. Tolerantziaren eta marjinaltasunaren balio txikiak ostrakodo bentonikoetan eta harpaktikoideetan aurkitu ziren.



2. irudia: OMI analisiaren hiru ardatzen hilabetez hilabeteko aldaketa.



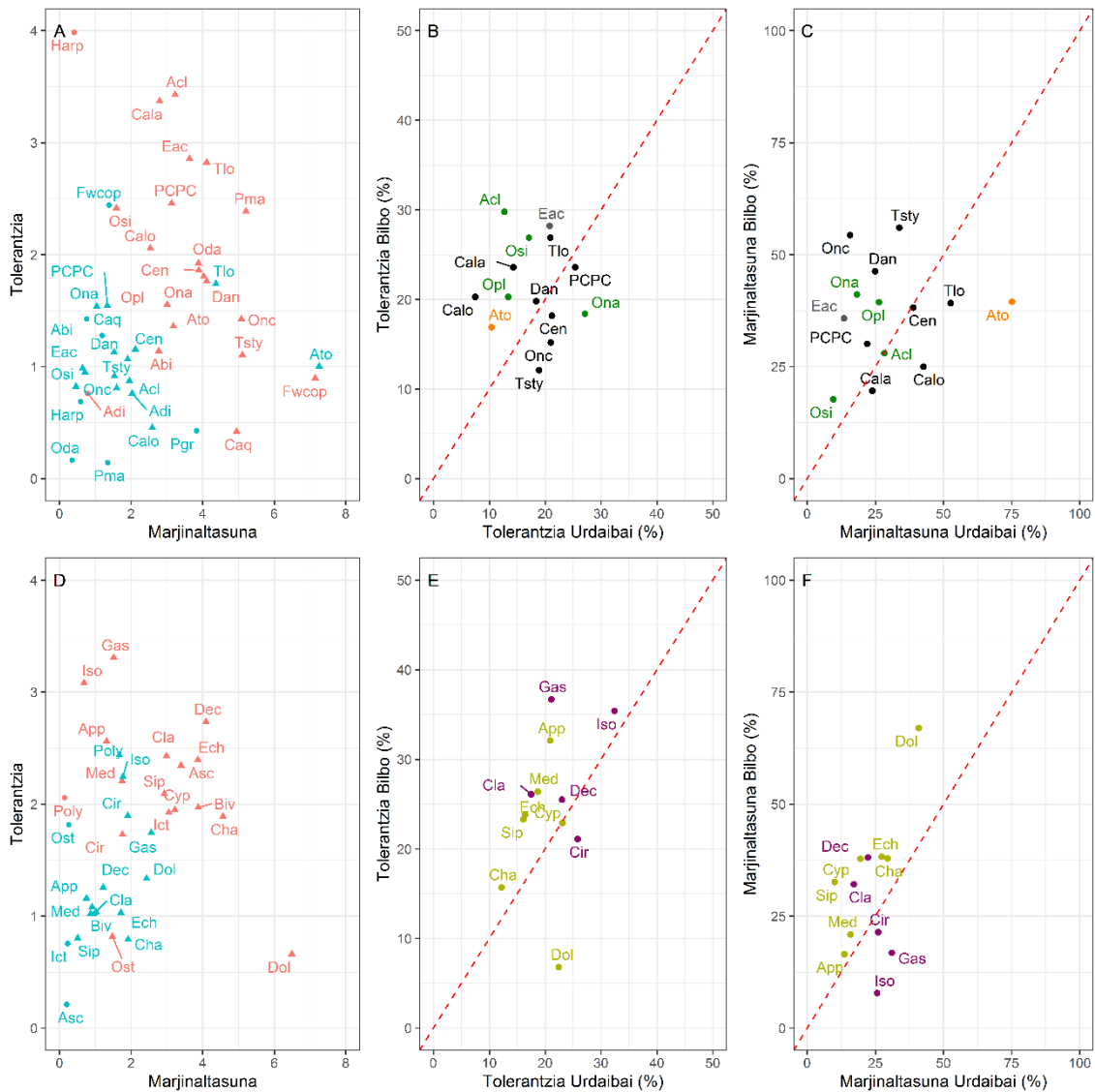
3. irudia: Taxon zooplankton marjinaltasunaren eta tolerantziaren gaineko irudia. BEDE kopepodoak zirkulu baten barruan eta HADBE kopepodoak lauki baten barruan. BEDE eta HADBE kopepodoen laburdurak 1.irudiko kolore berean. Taxonen laburdurak 1. eranskinean bezala.

3.3.2 Estuarioen arteko desberdintasuna zooplankton nitxoetan

Hautatutako 39 taxonetan, Monte Carlo permutazio-probak esanguratsuak izan ziren estuario bakoitza osatzen zuten bi azpimultzoen arteko 26 taxonentzat (1. taula). BEDE eta HADBE kopepodo guztiak estatistikoki esanguratsuak izan ziren Bilboko estuarioan; Urdaibaiko estuarioan, berriz, *A. tonsa* BEDE kopepodoa bakarrik izan zen.

Kopepodo taxonen kasuan, tolerantzia edo marjinaltasuna handiagoa zen Bilboko estuarioan Urdaibaiko estuarioan baino. Salbuespenik nabarmenenak Urdaibaiko estuarioan *A. tonsa* marjinaltasun askoz handiagoa eta ur gezetako kopepodoen tolerantzia askoz handiagoa izan ziren (4A irudia). Aldiz, afinitate beroko espezie neritikoak, hala nola, *O. nana*, *T. stylifera* eta *Oncaea* sp. tolerantzia txikiagoa eta marjinaltasun txikiagoa izan zituzten Urdaibaiko estuarioan; neguko espezie neritikoek, berriz, *T. longicornis* eta *Calocalanus* sp. tolerantzia handiagoa eta marjinaltasun handiagoa izan zituzten Bilboko estuarioan (4B eta 4C irudiak eta 1. taula). *Acartia* generoko espezieen artean, *A. clausi* askoz tolerantzia handiagoa erakutsi zuen Bilboko estuarioan eta antzeko marjinaltasuna bi estuarioetan; *A. tonsa* berriz, tolerantzia handiagoa lortu zuen Bilboko estuarioan, baina marjinaltasun askoz handiagoa erakutsi zuen Urdaibaiko estuarioan. Espezie horientzat, Urdaibaiko estuarioan, hondar-tolerantziak inertziaren % 50 baino gehiago azaldu zuen, eta % 74 inguru *O. similis* kasuan (1. taula). Zooplankton ez kopepodoek ere tolerantzia eta marjinalitate balio handiagoak lortu zituzten Bilboko estuarioan Urdaibaiko estuarioan baino (4D irudia). Indize bakoitzak azalduetako desbideratze-portzentajeei dagokienez, zirripodoen larbak eta doliolidoak izan ziren Urdaibain Bilbon baino tolerantzia handiagoa zuten

taxon bakarrak (4E irudia); eta zirripedo larbak, gastropodo larbak eta isopodoak izan ziren Urdaibain Bilbon baino marjinaltasun balio altuagoak zituzten taxon bakarrak (4F irudia).



4. irudia: (A eta D) Azpimultzo bakoitzaren azpizatorriaren tolerantziaren (Tol_k) eta marjinaltasunaren (WitOMIG_k) irudikapena (Bilboko estuarioa gorri eta Urdaibaiko estuarioa urdinez). Estatistikoki esanguratsuak diren subnitxoak dituzten taxonak triangelu baten bidez adierazten dira. Bi estuarioetan estatistikoki esanguratsuak diren subnitxoak zituzten espezieak bakarrik irudikatu ziren hurrengo azterketan. (B eta E) Taxon esanguratsu bakoitzaren irudikapena bi azpimultzoetan, Bilboko eta Urdaibaiko azpimultzoen estuarioan duen tolerantziaren (Tol_k) ehunekoan arabera. (C) Taxon esanguratsu bakoitzaren irudikapena bi azpimultzoetan, Bilboko estuarioan eta Urdaibaiko azpimultzoan marjinalitatearen arabera (WitOMIG_k). Kopepodo kongenerikoak berdez, BEDE laranja, kopepodo neritikoak beltzez, beste kopepodo batzuk grisez, zooplankton talde neritikoak horiz eta zooplankton talde estuariotarrak morez. Goiko irudiek (A, B eta C) kopepodo espezieak eta azpiko irudiak (D, E eta F) zooplankton ez kopepodoak erakusten dituzte, emaitzen ikuspegi argia izateko. Taxonen laburdurak 1. eranskinean bezala.

3. Kapitulua

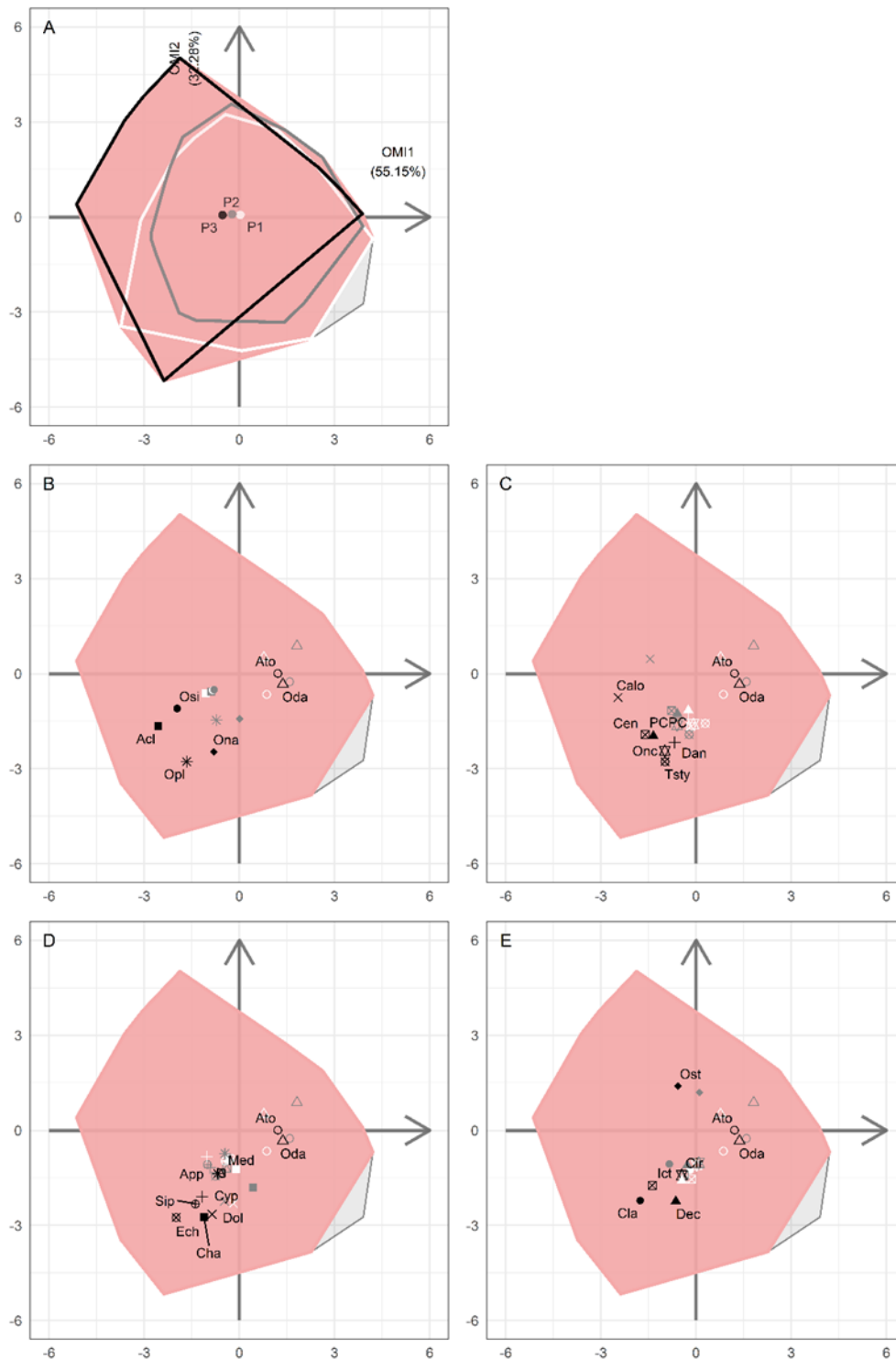
3.taula: Zooplankton taxonen nitxoaren parametroak. Subnitxo espazio-tenporaletan, inertzia (I_k), marjinaltasuna (WitOMIG_k), tolerantzia (Tol_k) eta hondar-tolerantziak (Rtol_k) tokian tokiko eskalan zenbatetsi ziren (WitOMIG_k analisia, ikus iii emaitzen sekzioa). Monte Carloko permutazioetako(1000) balio adierazgarriak (p<0,005) letra lodiz daude. Taxonen laburdurak 1. eranskinen bezala.

Estuarioa	Bilbao															Urdaibai																			
	1					2					3					1					2					3									
Denboraldia	I _k	WitOMI _k	Tol _k	Rtol _k	P	I _k	WitOMI _k	Tol _k	Rtol _k	P	I _k	WitOMI _k	Tol _k	Rtol _k	P	I _k	WitOMI _k	Tol _k	Rtol _k	P	I _k	WitOMI _k	Tol _k	Rtol _k	P	I _k	WitOMI _k	Tol _k	Rtol _k	P	I _k	WitOMI _k	Tol _k	Rtol _k	P
Med	7.99	1.21	1.50	5.28	0.031	7.14	1.86	1.82	3.45	0.002	9.79	2.49	2.66	4.64	0.005	4.57	0.39	0.74	3.44	0.349	6.32	0.92	0.92	4.48	0.015	4.84	1.63	0.92	2.30	0.005					
Sip	6.40	1.48	1.11	3.80	0.027	8.09	2.25	1.50	4.34	0.001	12.25	7.34	1.77	3.14	0.001	4.82	0.51	1.29	3.02	0.343	5.23	0.61	0.79	3.83	0.078	4.11	1.23	0.64	2.24	0.025					
Cyp	6.96	2.19	1.26	3.52	0.024	6.22	2.41	0.81	3.00	0.003	12.12	5.80	3.01	3.32	0.001	4.66	1.15	1.08	2.43	0.211	4.45	1.04	0.92	2.48	0.060	5.19	1.69	1.12	2.38	0.041					
Gas	7.35	1.48	1.71	4.15	0.154	7.02	1.15	2.48	3.38	0.151	10.49	1.93	4.36	4.21	0.113	4.65	2.63	0.71	1.32	0.043	10.53	3.01	2.99	4.53	0.008	5.66	2.46	1.20	2.00	0.035					
Biv	13.84	3.42	5.33	5.09	0.077	9.58	3.13	2.48	3.97	0.089	10.73	5.61	1.87	3.25	0.052	5.23	0.53	1.51	3.19	0.547	5.42	1.37	0.87	3.18	0.223	5.58	1.21	1.60	2.78	0.250					
Poly	7.04	0.52	1.73	4.79	0.190	7.10	0.16	1.31	5.64	0.509	7.77	0.06	1.21	6.50	0.918	6.11	1.53	1.54	3.04	0.035	8.45	2.22	2.77	3.46	0.001	5.31	0.53	1.52	3.26	0.185					
Cha	6.49	1.94	1.10	3.44	0.023	12.48	5.47	2.79	4.22	0.001	14.62	9.47	2.67	2.49	0.001	6.51	1.05	1.23	4.24	0.137	6.77	1.90	0.74	4.13	0.003	5.98	2.75	0.53	2.70	0.003					
Cl	6.11	2.08	0.98	3.06	0.010	6.96	1.88	2.00	3.08	0.001	14.98	8.18	3.27	3.53	0.001	6.82	1.44	1.25	4.13	0.032	5.87	2.78	1.28	1.81	0.001	4.28	0.52	0.42	3.35	0.220					
Ost	7.28	1.32	1.60	4.37	0.062	7.61	1.46	1.53	4.62	0.012	4.92	2.19	0.25	2.48	0.021	5.36	0.48	0.98	3.90	0.410	4.65	0.36	1.90	2.39	0.357	5.40	0.42	2.00	2.99	0.360					
Cir	10.23	1.61	2.08	6.54	0.004	6.00	1.60	1.42	2.98	0.001	9.91	2.41	2.38	5.12	0.001	8.59	1.22	2.29	5.08	0.012	7.88	1.94	1.96	3.99	0.001	5.55	2.36	1.36	1.83	0.001					
Abi	—	—	—	—	—	7.80	6.78	0.52	0.49	0.001	6.15	2.47	1.00	2.69	0.064	4.97	2.27	0.83	1.86	0.064	8.04	0.91	1.38	5.75	0.215	5.10	0.48	1.57	3.04	0.537					
AcL	7.05	1.85	1.35	3.85	0.015	5.73	1.05	0.94	3.75	0.005	18.69	9.87	4.05	4.77	0.001	7.95	4.36	2.23	1.36	0.001	6.74	3.18	1.13	2.43	0.001	5.95	2.11	1.45	2.39	0.002					
Ato	6.16	2.42	2.06	1.68	0.060	8.98	3.74	1.53	3.71	0.008	7.65	3.42	1.17	3.06	0.029	—	—	—	—	—	10.66	8.09	1.19	1.38	0.001	7.43	5.90	0.60	0.94	0.007					
Adi	4.42	0.85	0.45	3.12	0.513	4.97	1.32	0.97	2.69	0.183	5.33	1.78	0.77	2.78	0.206	3.82	2.45	0.03	1.34	0.155	3.81	2.59	0.55	0.68	0.036	5.52	1.83	1.80	1.90	0.169					
Pgr	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.95	1.95	0.00	0.00	0.527	6.13	4.13	0.29	1.70	0.131	4.13	2.27	0.86	1.00	0.423					
Cala	6.66	3.48	1.00	2.19	0.055	5.46	0.83	1.05	3.59	0.343	25.31	9.10	4.92	11.29	0.002	6.22	1.27	2.24	2.71	0.306	6.31	1.91	1.23	3.17	0.100	6.84	2.59	0.34	3.91	0.051					
Calo	4.29	1.84	0.42	2.03	0.141	7.53	2.63	2.07	2.83	0.013	17.83	6.05	3.51	8.27	0.008	3.02	2.02	0.31	0.69	0.165	8.39	3.28	0.62	4.49	0.008	8.33	3.76	0.78	3.79	0.014					
PCPC	8.56	1.68	1.67	5.21	0.008	7.08	2.25	1.67	3.16	0.001	13.28	5.50	3.16	4.61	0.001	4.65	0.36	0.73	3.56	0.195	6.54	1.25	1.34	3.95	0.007	6.61	2.92	1.81	1.89	0.003					
Cen	8.99	3.19	1.31	4.50	0.019	6.40	2.25	1.24	2.91	0.008	11.94	6.17	1.82	3.95	0.003	4.05	0.50	0.89	2.67	0.510	5.94	3.36	0.92	1.66	0.006	5.14	1.31	1.15	2.68	0.095					
Tlo	5.39	1.16	1.43	2.80	0.441	5.05	1.55	0.89	2.62	0.231	13.45	7.33	2.29	3.84	0.022	8.87	6.88	1.14	0.84	0.019	7.04	4.26	1.33	1.45	0.029	3.26	0.62	0.44	2.20	0.638					
Tsty	6.14	3.20	0.57	2.37	0.036	8.59	4.79	1.07	2.72	0.001	11.87	9.52	1.20	1.14	0.002	5.95	2.17	1.49	2.30	0.085	5.38	1.96	0.55	2.87	0.035	4.29	1.29	1.09	1.90	0.183					
Pma	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12.34	6.69	2.45	3.21	0.109	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.71	1.38	0.10	1.23	0.660					
Caq	9.20	8.41	0.02	0.78	0.044	8.79	8.37	0.25	0.17	0.019	9.12	5.65	0.57	2.90	0.135	4.92	1.81	0.58	2.53	0.537	4.83	1.70	2.23	0.90	0.472	4.52	0.89	0.98	2.66	0.791					
Opl	6.91	1.99	1.45	3.46	0.075	7.35	3.23	1.42	2.70	0.008	13.87	11.29	1.21	1.37	0.002	4.36	0.70	0.93	2.73	0.486	6.36	1.76	0.77	3.83	0.052	5.88	5.35	0.00	0.52	0.006					
Ona	8.20	1.28	1.18	5.74	0.070	7.45	2.95	1.67	2.83	0.001	11.47	7.16	1.73	2.58	0.001	5.12	0.24	0.80	4.08	0.757	5.11	0.74	1.21	3.16	0.119	6.14	2.05	1.53	2.57	0.016					
Osi	6.24	1.24	1.38	3.63	0.018	5.79	0.91	1.05	3.83	0.005	14.34	4.24	4.29	5.81	0.001	3.54	0.60	0.53	2.42	0.092	5.13	0.54	1.01	3.58	0.039	4.82	0.83	0.68	3.32	0.023					
Oda	5.01	1.18	1.29	2.54	0.358	12.38	6.96	2.44	2.98	0.002	8.69	4.14	1.11	3.44	0.045	2.87	2.87	0.00	0.00	0.080	1.38	0.58	0.13	0.66	0.624	4.21	1.24	0.66	2.31	0.320					
FwcoP	7.80	1.96	1.99	3.85	0.308	9.81	7.57	0.53	1.72	0.012	13.83	5.75	2.06	6.02	0.088	2.90	0.33	0.34	2.24	0.866	3.98	0.27	0.59	3.13	0.907	9.03	5.32	1.86	1.85	0.036					
Onc	7.47	3.24	0.96	3.27	0.007	7.31	3.91	0.96	2.45	0.001	11.03	7.39	1.55	2.08	0.001	3.48	0.42	0.63	2.43	0.532	4.75	1.02	0.74	3.00	0.066	5.46	0.94	1.80	2.73	0.124					
Dan	8.05	2.81	1.06	4.19	0.019	7.70	2.67	1.68	3.35	0.002	9.61	5.89	1.83	1.90	0.003	5.92	1.37	0.91	3.64	0.102	6.03	1.70	1.04	3.30	0.019	6.31	2.33	1.75	2.23	0.018					
Eac	6.77	1.29	1.39	4.09	0.055	7.32	1.79	1.73	3.81	0.005	11.85	5.85	2.96	3.04	0.002	6.25	1.21	2.42	2.62	0.056	4.98	1.26	0.89	2.82	0.026	3.70	0.66	0.51	2.52	0.156					
Harp	7.80	0.24	1.54	6.01	0.860	8.19	0.22	2.61	5.36	0.864	8.44	1.66	3.83	2.95	0.291	5.59	0.65	1.51	3.44	0.530	4.64	0.90	0.58	3.16	0.415	3.62	0.47	0.43	2.71	0.617					
Iso	5.57	0.19	0.78	4.60	0.733	6.94	1.22	1.88	3.84	0.018	11.73	1.20	3.01	7.52	0.066	5.10	1.04	1.49	2.57	0.124	8.42	2.81	2.58	3.03	0.004	4.91	0.75	1.49	2.67	0.148					
Dec	8.71	3.12	1.51	4.08	0.002	7.05	1.67	2.13	3.25	0.002	12.52	5.89	2.74	3.89	0.001	5.15	1.41	1.08	2.66	0.039	6.03	1.21	1.46	3.37	0.007	5.36	1.92	0.94	2.50	0.006					
Ech	5.61	1.95	1.02	2.64	0.111	7.36	2.89	1.51	2.96	0.008	17.33	12.86	2.82	1.64	0.001	5.13	1.80	0.62	2.71	0.145	5.78	1.47	1.01	3.30	0.089	7.61	3.34	0.88	3.39	0.016					
App	7.20	1.23	1.61	4.36	0.004	6.27	0.80	2.18	3.29	0.001	10.12	2.31	3.02	4.80	0.001	6.61	1.57	2.28	2.76	0.006	5.10	1.22	1.41	2.48	0.001	5.48	1.00	1.23	3.25	0.004					
Dol	9.26	6.46	0.85	1.96	0.027	9.25	6.26	0.56	2.42	0.009	10.86	8.54	0.78	1.54	0.013	4.14	2.50	0.06	1.58	0.176	7.97	4.69	1.78	1.51	0.017	3.71	1.15	0.18	2.37	0.441					
Asc	3.34	1.42	0.17	1.76	0.487	7.04	2.56	1.63	2.85	0.109	9.07	4.61	2.30	2.16	0.066	7.61	7.61	0.00	0.00	0.031	2.15	0.82	0.52	0.81	0.665	6.55	2.92	1.15	2.48	0.138					
Ict	5.55	3.06	0.61	1.88	0.022	6.45	2.53	1.28	2.64	0.008	12.40	4.81	3.45	4.14	0.003	3.60	0.28	0.73	2.59	0.766	6.27	0.77	0.78	4.71	0.175	7.52	0.74	1.22</							

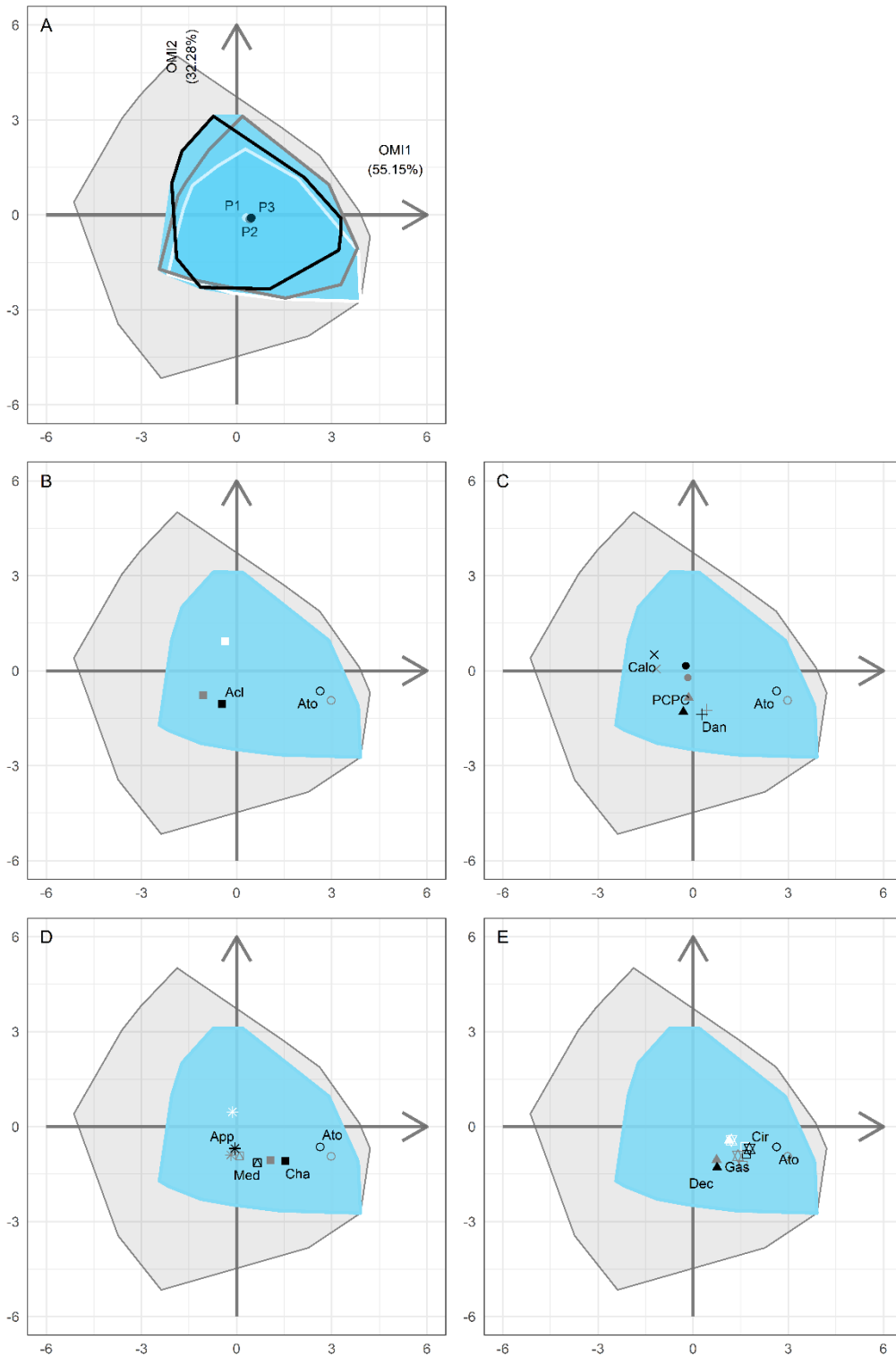
3.3.3 Estuario bakoitzean zooplankton nitxoan aldaketa tenporalak

Monte Carloko permutazio-probaren arabera, lau taxonek bakarrik (zirripedoen larbak, *A. clausi*, dekapopodoen larbak eta apendikulariazeoak) erakutsi zituzten balio esanguratsuak sei azpimultzoetan eta gainerako 35 taxonen artean, 25 izan ziren esanguratsu gutxienez bi aldiz estuario berean (3. taula). Bi estuarioetan, ingurumen-baldintza ertainak OMI osagaien jatorritik hurbil zeuden (5A eta 6A irudiak), baina Bilboko estuarioan zentroidearen desplazamendu txiki bat ikusi zen denboran zehar lehen OMI ardatzean (5A irudia.). Aldi baterako azpimultzoetako nitxoan deskonposaketak, OMIaren bi ardatz nagusietan, Bilboko estuarioan kopepodo neritiko eta BEDE-en espezie kongenerikoen denboran zeharreko nitxo-aldaketak nabarmendu zituen (5B eta C irudiak). Beste taxon neritiko eta estuarioetan (ez kopepodoetan), estuario horretan behatutako nitxo-aldaketak ez ziren hain nabarmenak izan (5D eta E irudiak). Urdaibaiko estuarioan, kopepodo neritiko eta kongenerikoentzat ez zen nitxo-aldaketarik ikusi, edo Bilboko estuarioan baino motelagoa izan zen, *A. clausi*ren kasuan izan ezik, aldaketa nabarmena izan baitzuen bigarren ardatzean lehenengo denbora-alditik bigarrenera (6B eta C irudiak). Ez-kopepodoei dagokienez, Urdaibaiko estuarioan ez zen aldaketarik hauteman edo aldaketa ahulak hauteman ziren (6D eta E irudia).

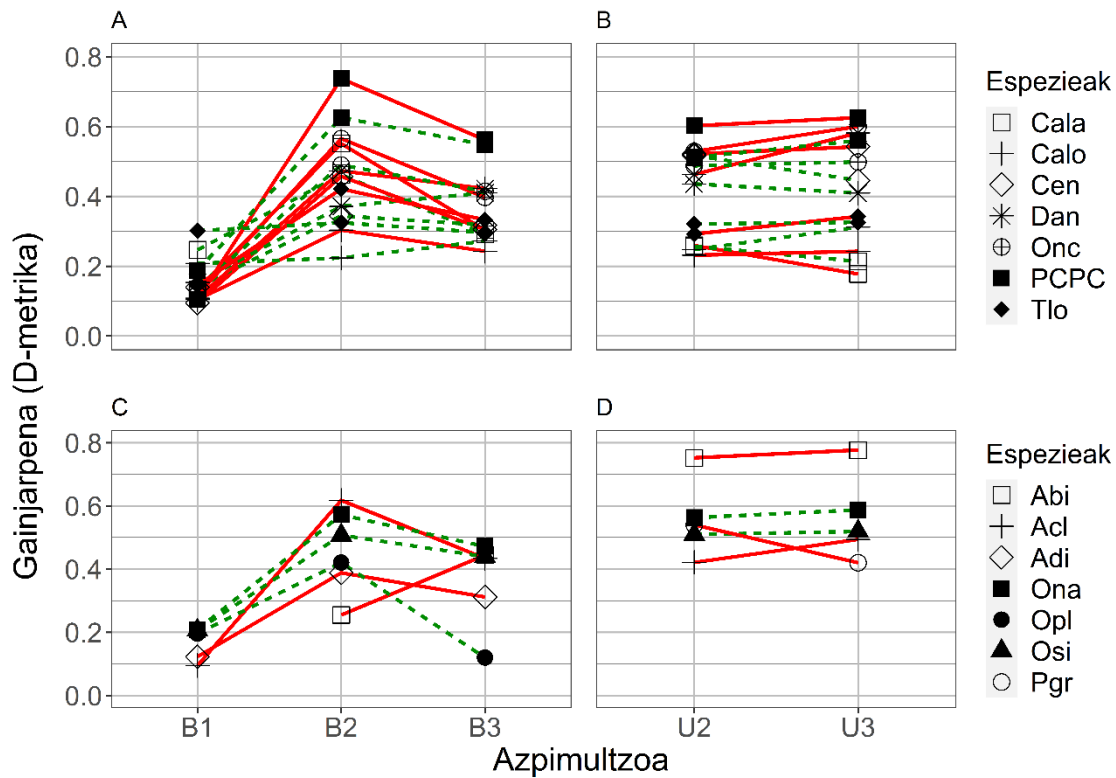
BEDE espezieen eta gainontzeko kopepodoen gainjarpenean denboran zeharreko aldaketak desberdinak izan ziren estuario bakoitzean (7. irudia). Bilboko estuarioan, *A. tonsa* eta *O. davisae* nitxoan gainjartzea, espezie neritiko eta kongeneriko gehienekin, handitu egin zen lehenengo denbora-alditik bigarren denbora-aldira, eta gutxitu egin zen hirugarren denbora-aldian. Salbuespen nagusia *A. tonsa* eta *A. bifilosa* arteko gainjartzea izan zen, nabarmen igo baitzen bigarren denbora-alditik hirugarrenera (7A eta C irudiak). Urdaibaiko estuarioan, ordea, *A. tonsa*ren nitxoan taxon gehienekin gainjarri zen, bigarren denbora-alditik hirugarrenera, *Calanus* sp. eta *P. granirekin* izan ezik (7B eta D irudia). Era berean, *O. davisae*ren nitxoaren eta kongenerikoen arteko gainjartzea handitu egin zen bigarren denbora-alditik hirugarrenera, baina taxon neritikoaren arabera aldagarria zen (7B eta D irudiak). *P. marinus* ez zenez 5 aldiz baino gehiagotan agertu azpimultzo gehienetan (i.e. B.1, B.2, B.3, U.2 eta U.3), bere gainjartzearen aldaketa kopepodo neritiko eta kongenerikoekin ezin izan zen ebaluatu. *A. tonsa*rekin eta *O. davisae*rekin gainjarpen handiena erakusten zituzten espezieak ez ziren aldatu bigarren denbora-alditik hirugarrenera inongo estuarioetan. Bilboko estuarioan, bi BEDE-ek PCPC-rekin izan zuten gainjartze handiagoa lehenengo eta bigarren denbora-aldietan bakoitzari zegozkien espezie kongenerikoekin baino (7A eta C irudiak).



5. irudia: Espazioko eta denborazko azpimultzoen WitOMI analisiaren emaitzen irudikapena lehen bi OMI ardatzetan. Itzal gris argiko poligono konexuak eskualdeko ingurumen-baldintza orokorren murrizketak adierazten ditu, biak batera. Poligono konbexu gorria Bilboko estuarioaren habitat-baldintzak dira. (A) Ingurumen baldintzen eta azpibatzen irudikapena denbora-aldi bakoitzerako (1. denbora-aldia: poligono eta puntu zuria; 2. denbora-aldia: poligono eta puntu grisa; 3. denbora-aldia: poligono eta puntu beltza). Bilboko estuarioan, BEDE eta kongeneriko esanguratsuen zentroidea (B), kopepodo neritikoak (C), zooplankton ez kopepodo neritikoak (D) eta zooplankton ez kopepodo estuariotarrak (E) lehenengo bi ardatzetan adierazten dira. Puntuaren formak espeziea zehazten du (ikus etiketa puntuaren alboan) eta puntuaren koloreak denbora-aldia (zuria 1. denbora-aldirako, grisa 2. denbora-aldirako eta beltza 3. denbora-aldirako).



6. irudia: Espazioko eta denborazko azpimultzoen WitOMI analisiaren emaitzen irudikapena lehen bi OMI ardatzetan. Itzal gris argiko poligono konexuak eskualdeko ingurumen-baldintza orokorren murrizketak adierazten ditu, biak batera. Poligono konbexu gorria Urdaibaiko estuarioaren habitat-baldintzak dira. (A) Ingurumen baldintzen eta azpibatzen irudikapena denbora-aldi bakoitzerako (1. denbora-aldia: poligono eta puntu zuria; 2. denbora-aldia: poligono eta puntu grisa; 3. denbora-aldia: poligono eta puntu beltza). Urdaibaiko estuarioan, BEDE eta kongeneriko esanguratsuenen zentroidea (B), kopepodo neritikoak (C), zooplankton ez kopepodo neritikoak (D) eta zooplankton ez kopepodo estuariotarrak (E) lehenengo bi ardatzetan adierazten dira. Puntuaren formak espeziea zehazten du (ikus etiketa puntuaren alboan) eta puntuaren koloreak denbora-aldia (zuria 1. denbora-aldirako, grisa 2. denbora-aldirako eta beltza 3. denbora-aldirako).



7. irudia: A. *tonsa* eta *O. davisae* espezie neritikoekin (A eta B) eta espezie kongenrikoekin (C eta D) gainjarpenean denboran zeharreko aldaketak bi estuariotean Bilboko estuarioa: A eta C; Urdaibaiko estuarioa: B eta D) irudikatu dira. *A. tonsa* nitxoaren gainjarpenak lerro gorritz eta *O. davisae* renak lerro berdez. Puntuaren formak *A. tonsa* edo *O. davisae* espeziearekin gainjarpenean dauden espezie dagokio. Taxonen laburdurak 1. eranskinean bezala.

3.4 Eztabaida

3.4.1 BEDE eta HADBE-ak eskualde mailako zooplankton komunitatean

Emaitzen arabera, uraren ezaugarri fisikokimikoak espazio eta denbora patroien nahasketak bi estuarioetan bizi ziren zooplankton talde nagusien ingurumen-bereizketa orokorra eragin zuten. Kostaldeko ingurune trantsizionaletako zooplanktonaren espazioaren eta denboraren aldakortasunari buruzko beste ikerketa batzuetan bezala, gazitasunak eta tenperaturak ekarpen handiena egin zuten aztertutako komunitate zooplanktonikoak modelatzerakoan (Marques et al. 2008; Albaina et al. 2009; Zervoudaki et al. 2009; Oda et al. 2018). Ur gezetako zooplanktona, zooplankton estuariotarra eta itsasoko zooplankton neritikoa bereizten dituen ohiko gazitasun desberdintasunaz gain, OMIak urtarokotasun desberdintasunak ere nabarmendu zituen. Horrela, negu-udaberriko multzo neritiko bat eta uda-udazkeneko multzo neritiko bat desberdindu zitezkeen, biogeografiako eremu honetan urtean zeharreko nagusitasun txandaketaren ondorioz (Fanjul et al. 2018).

Komunitate estuariotarreko osagaiek, estuarioan modu progresiboan agertzen joan diren BEDE eta HADBEak ere aintzat hartzen dituztenak, tenperatura afiliazioarekin erlazionatutako segregazio tenporal txikiagoa erakutsi zuten, baina HADBE-ek, batez ere *C. aquaedulcisek*, BEDE-ek baino tenperaturarekiko afinitate txikiagoa zeukala behatu zen. Oro har, kapitulu honetako emaitzak bat datoz laborategiko esperimenduetan behatutako *A. tonsa*, *P. marinus*, *O. davisae* eta *A. bifilosaren* tenperatura eta gazitasun optimoekin (Lance 1963; Castro-Longoria and Williams 1999; Chaalali et al. 2013; Sabia et al. 2015; Zagami et al. 2018), nahiz eta gure estuarioetan gazitasun altuetarako desplazamendua behatu zen beste estuario handiago batzuekin

alderatzerako orduan. *C. aquaedulcis* espeziearen ugalketarako gazitasun optimoa (5 eta 10 bitartean) (Svetlichny et al. 2012), Bilboko eta Urdaibaiko mugetatik guztiz kanpo dago. Itsas baldintzen nagusitasunari eta estuario horien barruan gazitasun gutxiko habitatak dituen espazio-entitate txikiari zor zaio hori (Villate 1997; Uriarte et al. 2014), gazitasunaren distribuzio honek gazitasun maila onenaren muga gorenean garatzera behartuko lituzke *C. aquaedulcis*en indibiduok.

Aztertutako BEDE eta HADBE guztiak espezie euritermikotzat eta eurihalintotzat hartzen dira, zeintzuek azterketa-eremuan eskuarki monitorizatuta daudenak baino gazitasun maila eta temperatura balio handiagoak jasan ditzakete (Lance 1963; Gonzalez 1974; Cervetto et al. 1999; Svetlichny et al. 2012, 2021; Sabia et al. 2015; Lazareva 2018; Zagami et al. 2018). Hala ere, BEDE-en tolerantzia (nitxoaren zabaleraren neurketa) zooplankton komunitatearen batez besteko balioaren oso gertukoa zen, eta HADBE-arena berriz baxuagoa; azterketa honetan neurtutako tolerantzia txikiena *C. aquaedulcis*ena zen. *P. marinusek*, aldiz, tolerantzia-punturik altuenetako bat lortu zuen. *In situ* egindako behaketen eta laborategiko behaketen arteko desadostasun handia sistema naturaletan egindako nitxoetan eragina duten faktore interakzioa sortzen duten faktore konplexutasunari egotzi dakioke; izan ere, osagai biotikoa eta sistemaren ezaugarri hidrodinamikoak kontuan hartu behar dira BEDE-ek ekosistema berrietan estuarioetako habitaten kolonizazio potentziala aurreikustean (Gestoso et al. 2018; Barroeta et al. 2020).

OMIak agerian utzi zuen, halaber, desberdintasunak zeudela estuarioen artean barrualdeko zooplankton komunitatean, Bilboko estuarioan ur gezako kopepodo gehiago zeudelako eta Urdaibaiko estuarioan forma tikoplanktonikoak (harpaktikoide bentonikoak eta ostrakodoak) zeudelako, eta horrek hainbat ingurumen egoera desberdin islatzen ditu. Estuarioen arteko desberdintasun hidrodinamikoak zooplanktonaren konposizio desberdinaren eragileak dira, Bilboko estuarioan adibidez ibai fluxu handiagoek organismo limnetikoak estuarioan agertzea eragiten dute eta Urdabaiko estuarioan turbulenzia edota mareen garbiketa direla eta, organismo bentonikoak ur zutabea agertzen laguntzen dute (Villate 1997).

3.4.2 BEDE eta HADBE-en benetako nitxoetan baldintza lokalek duten garrantzia

WitOMIren azterketari esker, estuario bakoitzeko komunitatea eskala handiagoan ebaluatu ahal izan zen, eta Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen arteko desberdintasunak nabarmendu ziren. Aztertutako espezieen multzoan, espezie bakar batek ez zuen marjinaltasun nabarmenik erakutsi estuarioetan eta hamabi espezieetan bi estuarioetako batean. Marjinaltasun esangarririk ez izateak esan nahi du espeziea ez dagoela ingurugiro baldintzen eraginaren menpe (Karasiewicz et al. 2017), aztertutako azpimultzoaren barruan espeziea nonahikoa delako edo azpimultzoan espeziearen nitxo ekologikoa ebaluatzeko nahikoa datu ez dagoelako. Azterketa honetan, marjinaltasun nabarmenik gabeko espezieen kasu gehienak (e.g. *P. marinus*, *C. aquaedulcis*, *O. davisae* eta *P. grani* Urdaibaiko estuarioan, edo *Acartia discaudata* Bilboko estuarioan) espeziearen behaketen urritasunari egotz dakizkioke. Horrek iradokitzen du, halaber, espezie horiek estuarioan duten presentzia azterketa honetan kontuan hartu ez diren faktore abiotiko eta/edo biotikoek mugatzen dutela. Aitzitik, beste espezie batzuen marjinaltasun ez-adierazgarriak, hala nola Urdaibaiko estuarioko *A. bifilosa* ugariak, estuarioan aurkitutako ingurumen-baldintzetara daukan egokitzeko gaitasun handiari egotz dakioke. Gainera, Urdaibaiko estuarioko sedimentuetan *A. bifilosaren* arrautza jarkikor aktibo ugari egoteak (Uriarte eta Villate, 2006) populazio pelagikoa azkar suspertzea bermatzen du, asaldura hidrológicoek desagerrarazi edo nabarmen murrizten dutenean.

O. davisae, *P. marinus* eta *C. aquaedulcisek* Urdaibaiko estuarioa ezin kolonizatu izanaren kausak (Barroeta et al. 2020), ur-zutabearen egonkortasun ahula, gazitasunaren estratifikazio indize ahulari dagokionez, eta itsas gazitasun handiko intrusio iraunkorrik eza izan ziren. Azterketa honetan Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen artean BEDE eta HADBE kopepodo horien inguruan egindako nitxoaren desberdintasunen ondorio ere ziren. Ingurune eutrofiko isolatuek eta baldintza hidrodinamiko ahulek *O. davisae* eta *P. marinus*en kolonizazio arrakastan laguntzen dute (Barry eta Levings 2002; Zagami et al. 2018) eta bi BEDE horiek Bilboko estuarioan egindako kolonizazio arrakastatsua azaltzen dute. *C. aquaedulcisek* literaturan turbulentiarekiko duen sentikortasunaren ebidentziarik aurkitu ez zen arren, turbulentziak Pseudodiaptomidae familiako beste espezie batzuei (*P. marinus* tartean) ere eragiten dion bezala eragin diezaioke (Lee et al. 2011; Sabia et al. 2012; Breckenridge et al. 2015; Jones et al. 2015). Emaitzek iradoki zuten, halaber, *A. bifilosaren* gazitasunaren estratifikazio indize txikiko eta aldakorreko eremuekiko lehentasuna Europako iparraldeko beste estuario batzuetan bezala, non *A. bifilosa* oligo-mesohalino habitatean baitago (Redeke 1934; David et al. 2007). Hala ere, *A. tonsak* ur zutabe nahasien eta estratifikatuaren aurreko lehentasuna izatea erakutsi zuen, beste estuario ondo estratifikatu eta nahasi batzuetan (Price 1986) eta beste ingurune nahasi batzuetan (hegomendebaldeko Atlantikoko kostan, esaterako) aurkitutako ugaritasunarekin bat etorritz; izan ere, espezie hori errez moldatzen da, besteak beste, dieta omniborua, tenperaturaren menpeko ugalketa-tasa handiak, arrautza jarkikorren ekoizpena eta gazitasunarekiko tolerantzia handia baititu (Marrari et al. 2004).

Nahiz eta hidrodinamika baldintza desberdinetara egokitu daitekeen, eta bi estuarioek antzeko tenperatura eta gazitasun maila eduki (Iriarte et al. 2015), *A. tonsak* marjinaltasun handiagoa erakutsi zuen Urdaibaiko estuarioan Bilboko estuarioan baino, eta horrek adierazten du benetako nitxo ekologikoan dauden desberdintasunak Urdaibaiko estuarioan ez dituztela baldintza abiotikoez mugatu, baizik eta murriztapen biotikoez batez ere (Guisan et al. 2014). Ur gazikarek *a* klorofila maila altua dute bi estuarioetan (Iriarte et al. 2016), funtsezkoa itsasertzeko sistemetan *A. tonsa* garatzeko (Paffenhöfer eta Stearns 1986), baina espezie hori iristean lehiakide posibleak egotea edo ez diferentzia nabarmena da estuarioen artean. BEDE eta HADBEak agertu aurretik, Bilboko estuarioko komunitate zooplanktonikoak ez zuen kopepodo estuariotarrak; *A. bifilosa* espezie kongenerikoa, berriz, Urdaibaiko barne-estuarioko komunitate zooplanktonikoan zen nagusi (Uriarte eta Villate 2005; tesi honetako 2. kapitulu), eta seguruenik, horrek eragotzi zuen *A. tonsak* barnealdeko nitxo osorik okupatzea. Beste sistema batzuetan ere honako hipotesia sortu da: bertako espezieek eragindako erresistentzia biotikoak eragina izan lezake inbaditzaileen nitxo ekologikoan (Chaalali et al. 2013).

Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen arteko ingurumen-desberdintasunek, espezie estuariotarren nitxoetan ez ezik, kanpoko estuarioan bizi diren taxon neritiko arrunten nitxoan ere eragin zituzten desberdintasunak; halaxe nabarmendu ziren, tolerantzia handiagoa eta marginalitate txikiagoko afinitate beroko taxon neritikoak (*O. nana*, *T. stylifera*, *Oncaea* sp. eta doliolidoak) Urdaibaiko estuarioan, eta tolerantzia handiagoa eta marjinaltasun txikiagoko afinitate hotzeko taxon neritikoak (*T. longicornis*, *Calocalanus* sp.) Bilboko estuarioan. Bilboko kanpo-estuarioa ibaien lumek ongarrizten dute eta egungo baldintza mesotrofikoez, bai eta fitoplanktonaren udako biomasa maximoek uda-udazkeneko taxonen dentsitate handiagoa eta urtarokotasunaren hedapen handiagoa sustatzen dute (Iriarte et al. 2015; Fanjul et al. 2017), Urdaibaiko estuarioaren baldintza oligotrofikoen aldean (udan biomasa fitoplanktonikoa murriztearen ondorioz).

3.4.3 BEDE-en agerpenaren ondorengo zooplankton komunitateen erantzun desberdinak

Gure emaitzek zooplankton komunitateetako eta estuarioen arteko nitxo aldaketak eta erantzunak nabarmendu zituzten. Bilboko estuarioan, bigarren (2003-2009) eta hirugarren denbora-aldien (2010-2015) artean, *A. clausi*, *O. similis*, *O. nana* eta *O. plumifera* espezie kongenerikoen kanpoalderako desplazamendua gertatu zen; eta *Calocalanus* sp., *Centrophages* sp., *Oncaea* sp. eta PCPC (besteak beste) bertako espezie neritikoaren zentroideak lekuz aldatu ziren. Zentroideak ingurumen-baldintzen aldaketei edo estuarioaren barruko interakzio biotikoen aldaketei egotz dakizkieke (Pearman et al. 2008). Bilboko estuarioan habitat zentroidearen kokapena lekuz aldatzeak, ingurumen-aldaketa progresiboak gertatu zirela agerian utzi zuen, hain zuzen ere, aztergai izan zen denbora-aldian sistemako disolbatutako oxigeno-asetasuna handitu zen, estuario horretan egindako birgaitze-planaren ondorioz (Villate et al. 2013; Iriarte et al. 2016; Barroeta et al. 2020). Hala ere, taxonen zentroideen desplazamenduak, neurri batean, ingurumen-zentroideen desplazamendua baino ez zuen partekatu, eta horrek adierazten du interakzio biotikoek ere zerikusia zutela. Bilboko estuarioko uraren kalitatea hobetzea kopepodoek estuarioaren barrualdea birkolonizatzearekin lotu zen, beste sistema batzuetan bezala (Mialet et al. 2011), baina interakzio biotikoen hipotesia nitxoa denboran gainjartzean izandako aldaketek berretsi zuten.

Estuario horretan, *A. tonsa* eta *O. davisae* nitxoaren gainjartzea handiagoa izan zen, kopepodo neritiko eta kongeneriko gehienekin, 2. denbora-aldian (BEDE-ek sistema arrakastaz kolonizatu ondoren) 3. denbora-aldian baino (elkarbizitza-denbora luze baten ondoren), eta horrek eraman gintuen ondorengo hipotesia sortzera: espezie neritiko eta kongenerikoen zentroideen desplazamendua (Guisan et al. 2014 artikuluko 1d irudia behatu) interakzio biotikoei dakieke. *O. davisae* agertu zenetik bertako espezieen nitxoan aldaketak kostaldeko beste ingurune batzuetan ere gertatu dira (Isinibilir et al. 2016; Zagami et al. 2018). Aztertutako BEDEaren eta espezie kongenerikoen arteko elkarreragin biotikoek bereizketa espazial handia eragin dezakete (Azeiteiro et al. 2005) *A. tonsa*, *O. davisae* edo *A. bifilosa* inguru gazikaretan lehiakorragoak direlako (Gunter 1956, Lance 1963, Calliari et al. 2006), baina gazitasun handiko uretan beraien kongenerikoekin lehiatzeko mugatuta daude fisiologikoki (Dahl 1956; Hedgpeth 1957, Gaudy et al. 2000). Elkarreragin biotikoak nitxoaren gainjartzearen murrizketan izan zuen eragina berretsi egin zen; izan ere, aldaketak batez ere urtarokotasunean gainjartze handiena izan zuten espezieekin gertatu ziren, *A. tonsa* eta *O. davisae* PCPC-rekin bezala, garai epeleko taxon neritiko nagusia esaterako, baina ez zen aldaketarik sumatu *O. davisae* afinitate hotzeko espezie neritikoekin, *T. longicornis* eta *Calocalanus* sp., adibidez (Uriarte et al. 2016; Barroeta et al. 2020). *A. bifilosaren* kasuan, duela gutxi Bilboko estuarioan sartua (2007), sistema horretan *A. tonsa*arekin gainjarritako nitxoaren hazkunde nabariak ere behatu ziren espezie berriaren hedapenean, *A. bifilosa* Bilboko estuariora iritsi baitzen *A. tonsa* ondo ezarrita zegoenean. Azterketak aurrera egin ahala, hobeto uler dezakegu bi espezieen arteko lehia, izan ere, kasu-azterketa bat izango da, non sisteman lehiatzen diren espezieen ordena baldintza naturaletan espero denaren aurkakoa den.

Urdaibaiko estuarioan nitxo-aldaketa horiek edo nitxoaren gainjartze-aldaketak falta izateak, dirudienez, Urdaibaiko estuarioak BEDEak agertu baino lehen ondo bereizitako komunitate neritiko eta estuariotarra izatearekin lotua zegoen, komunitate estuariotarrean *A. bifilosa* bertako espezie estuariotarra nagusi izanik eta espezie neritikoak gazitasun altuko gunetara soilik mugatuz. Estuario horretan, *Acartia* espezieen banaketa lekualdatu egin zen, espazioari dagokionez (Villate et al. 2018), eta *A. bifilosaren* urteko maximoaren unea *A. tonsa* sisteman sartu baino bi hilabete inguru lehenago gertatzen zen (Barroeta et al. 2020).

OMI eta WitOMI analisiaren bidez, komunitate zooplanktonikoak bi euskal estuarioetan duen egitura komunitarioa deskribatu ahal izan genuen, eta BEDE-ek izan zuten ezarpen desberdina behatu. BEDE eta HADBE-ek batez ere Bilboko estuarioaren barnealdea kolonizatu zuten, ez bait zegoen bertako komunitate estuariotarririk. BEDE-en ezarpen hori mugatu egin zen Urdaibaiko estuarioan, interakzio biotikoen bidez. Gainera, arrautza-eramaileak dituzten BEDE-en Urdaibaiko estuarioaren kolonizazioa mugatua izan zitekeela iradokitzen dugu, uraren zurrunbiloak eraginda. Azkenik, Bilboko estuarioan BEDE eta HADBE agertu zirenetik, espezie neritiko eta kongeneriko batzuen kanporako desplazamendu bat ikusi zen. Urdaibaiko estuarioan ez zen aldaketarik sumatu, seguruenik, estuarioko egoera biotiko eta abiotiko desberdinengatik.

4. KAPITULUA: Bertakoak ez diren kopepodo espezieen okupazioa Euskal kostaldeko (Bizkaiko Golkoaren hego-ekialdea) estuarioetan 2019an

Sistema berri bat bertakoa ez den bedespezie planktoniko batek (BEDE) kolonizatzea indibiduen garraiatzearen ondorioa izan daiteke, oro har, kargako ontzien lasta-uren bidez, beren eremu naturaletik edo bigarren mailako hedapenaren ondorioz. Bigarren mailako hedapena seguruenik, laketontzien garraiatzearen ondorioz edo hurbileko sistema kolonizatu batetik hedatzearen ondorioa izan daiteke. BEDE *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus marinus* eta *Oithona davisae* kopepodoek 1997az geroztik monitorizazio-programa batean dauden euskal kostaldeko bi estuario kolonizatu zituzten 2001az geroztik, baina BEDE horiek euskal kostaldeko beste estuario batzuetara hedatzeari buruz ez dago informaziorik. Beraz, 2019ko udan Plentzia, Oria eta Bidasoaren inguruko estuarioetan BEDE hauek duten presentzia eta garrantzia egiaztatu da kapitulu honetan eta Bilbo eta Urdaibaiko estuario monitorizatueta garai berean ikusi zenarekin alderatu da. Emaitzek agerian utzi zuten hiru BEDE-ek ez zutela arrakasta bera izan euskal kostaldeko estuarioen kolonizazioan. *O. davisae* estuario guztietan aurkitu zen, baina ugaritasun desberdinetan; *A. tonsa*, berriz, hiru sistematan erregistratu zen eta *P. marinus*, berriz, Bilboko estuario handi eta estratifikatuan bakarrik. estuarioen arteko BEDE espezieen ugaritasun eta banaketan desberdintasunek agerian utzi zituzten estuarioen arteko desberdintasun morfologiko eta hidrodinamikoak, baina *A. tonsa* eta *O. davisae*ren hedapenean zeuden desberdintasunak ez zituzten guztiz azaldu, hori etorkizuneko azterketetarako erronka bat izanik.

4.1 Sarrera

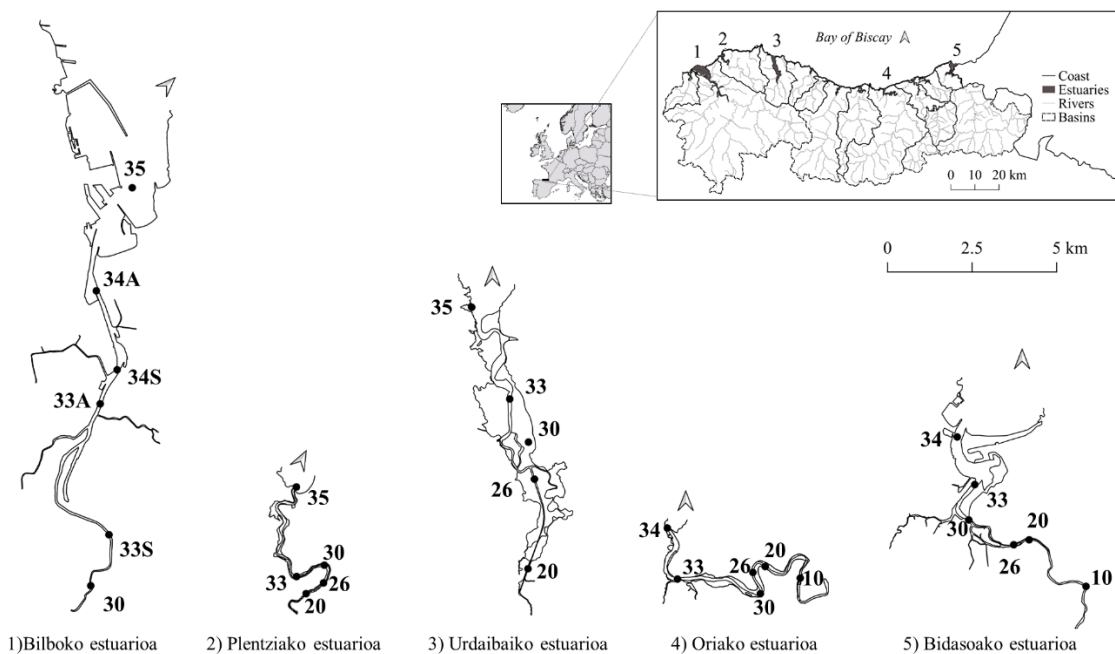
Uretako bertakoak ez diren espezieakbede (BEDE) urrutiko estuarioetan sartzeko modurik probableena lasta-ura da (Geburzi eta McCarthy 2018; Dexter et al. 2020). Hala ere, bigarren mailako hedapena hurbileko beste estuario batzuetara gertatzen denean ez da modurik probableena, bereziki, itsasontzi komertzial gutxi edo batere ez dagoenean (Dexter et al. 2020). Beraz, beste garraio-bektore abiotiko eta biotiko batzuk (Christy eta Stancyk 1982; Cáceres eta Soluk 2002; Frisch et al. 2007; Minchin 2007) BEDEak eskala txikian hedatzen laguntzeko bitartekari eraginkorrak izan daitezke. Alde horretatik, laketontzi tradizionalak izan daitezke bigarren hedapen horretako bektoreak (Clarke Murray et al. 2011; Hänfling et al. 2011; Geburzi eta McCarthy 2018). Hala ere, eskualdeko eskalan inbasio-prozesuak ulertzea lan zaila da, zeren eta estuarioetan zeharreko bigarren mailako hedapen mekanismo eta patrioiak ez baitira batere ziurrak, neurri handi batean, zooplanktonaren monitorizazio-programa erregularrak estuario gutxi batzuetan gauzatzen baitira (Dexter et al. 2020).

Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan ordea, 1997az geroztik zooplankton komunitateko monitorizazio-programa bat gauzatzen da, zeinak *Acartia tonsa*, *Oithona davisae* eta *Pseudodiaptomus marinus* BEDE-en agerpena eta bilakaera aztertzea ahalbideratu duen (Barroeta et al. 2020). Bilboko estuarioan *A. tonsa* lehenengoz 2001. urtean identifikatu zen eta denbora gutxian barne-estuarioko kopepodo nagusia bilakatu zen (Aravena et al. 2009). Urdaibaiko estuarioan, 2003. urtean aurkitu zen lehendabizikoz, oso bizkor barne-estuarioan ezarriz (Villate et al. 2018). *P. marinus* 2010. urtean aurkitu zen lehendabizikoz Bilboko estuarioan, geroztik abundanzia baxuko populazioa mantenduz, Urdaibaiko estuarioan ordea, saiakera batzuk egin arren ez du oraindik populazio egonkor bat mantentzea lortu (argitaratu gabeko datuak). *O. davisae* 2001. urtean ere aurkitu zen lehendabizikoz Bilboko estuarioan (Uriarte et al. 2016), *A. tonsa*arekin batera barne-estuarioko espezie nagusia bilakatu. Nahiz eta Urdaibaiko estuarioan ere agertu den 2001az geroztik ez da gai izan dentsitate garrantzitsuetako populazio bat mantentzeko (Barroeta et al. 2020). Horretaz gain, Bilboko estuariora hedatzen ari diren beste bi kopepodo espezie (HADBE) iritsi ziren 2010. urtean, *Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis*, azken hau barne-estuarioan udaberri garaian nagusi bilakatu. Egun, ez dago beste estuarioetako zooplankton komunitatearen inguruko informazio eguneraturik, izan ere, honi buruzko azken ikerketak 80 eta 90 hamarkadakoak dira (Villate eta Orive 1981; San Vicente et al. 1988; Villate 1989, 1991; D'Elbee 1998; Villate et al. 2004). Hori dela eta, ikerketa hau atariko ikerketa bat da eta bere helburua Euskal kostaldeko (Bizkaiko Golkoan) estuario desberdinetan *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* BEDE-en presentzia eta okupazio maila detektatzea izan da. Gainera, lan honek aukera eman du lehenengo hastapenak egiteko BEDE hauek inguruko sistemara hedatzeko erabiltzen duten bideetan eta ingurugiro baldintzek eta bertako espeziek BEDE-en kolonizazio-arrakastan duten paper garrantzitsuan.

4.2 Metodoa

4.2.1 Ikerketa area

Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen deskribapen sakona tesi honen lehenengo ataleko ikerketa area sekzioan dago. Sekzio honetan ordea, beste estuarioekin batera, kapitulu honen helbururako bi sistema hauen informaziorik garrantzitsuenak agertzen da. Bilbo ($43^{\circ} 23' N$, $03^{\circ} 07' W$), Plentzia ($43^{\circ} 25' N$, $2^{\circ} 57' W$), Urdaibai ($43^{\circ} 22' N$, $02^{\circ} 43' W$), Oria ($43^{\circ} 17' N$, $2^{\circ} 07' W$) eta Bidasoa ($43^{\circ} 23' N$, $1^{\circ} 46' W$) estuarioak sistema itxiak dira 176 km-ko Euskal kostaldean kokatzen direnak, Bizkaiko Golkoko hego-ekialdean (1. irudia). Horrenbestez, klima epel-ozeaniko berbera daukate, negu moderatuak eta uda epelak. Estuario denak dira erlatiboki laburrak, azalekoak eta meso-makrotidalak, egunean bi marea dituzte eta marea anplitudea metro batekoa da marea hiletan eta $>4,5$ m-koa marea bizieta (Villate et al. 1989). Hala eta guztiz ere, ezaugarri morfologiko eta hidrodinamikoetan duten desberdintasuna nabarmena da (1. taula), baita uraren kalitatean eta dituzten ondorio antropikoetan.



1. irudia: Bilbo, Plentzia, Urdaibai, Oria eta Bidasoako estuarioen mapa, erakutsiz Bizkaiko Golkoko Euskal kostaldean duten kokapena eta laginketa puntuak.

1. taula: Bilbo, Plentzia, Urdaibai, Oria eta Bidasoako estuarioen ezaugarri hidro-morfologiko garrantzitsuenak.

Estuarioen ezaugarri hidro-morfologiko garrantzitsuenak											
Estuarioa	¹ Luzera (Km)	² Azalera (Km ²)	⁴ Arroaren azalera (Km ²)	⁴ Bataz besteko bolumena (V) (x 10 ⁶ m ³)	¹ Bataz besteko ibai fluxua (m ³ /s)	² Bataz besteko sakonera (m)	² Bataz besteko marea prisma (Ω) (m ³)	² Ω/V	⁴ % marea azpiko azalera	⁴ % marea arteko azalera	⁴ Ur zutabearen nahasketa
Bilbo	22.60	³ 1.50	1798.77	402.10	35.56	49.50	⁴ 77000000	1.09	72	28	Oso estratifikatua
Plentzia	8.53	0.38	172.22	2.20	4.73	3.07	833500	1.20	22	78	Partzialki nahastua
Urdaibai	12.22	1.89	183.21	12.87	3.60	2.59	4858300	1.47	14	86	Partzialki nahastua
Oria	11.35	0.85	881.99	3.13	25.66	3.62	2039800	0.97	16	84	Partzialki nahastua
Bidasoa	15.81	2.30	700.00	45.80	27.19	4.33	5941900	0.84	82	18	Oso estratifikatua

Informazio iturria: ¹Monge-Ganuzas et al. 2019, ²Villate et al. 1989, ³Cearreta et al. 2014, ⁴Borja et al. 2004

Bilboko estuarioa aztertutako estuario guztietako handiena, sakonena (0,5 m-koa barrualdean, 32 m-koa kanpoko kostaldean) eta mendebaldekoena da. Bilboko estuariora isurtzen diren bi ibai nagusiak Ibaizabal eta Nerbioi dira, nahiz eta ibaiadar txiki batzuk estuarioaren erdialdera isurtzen diren. Mareen fluxua nahiko txikia da (Valencia et al. 2004) eta estuarioa kanpo-aldean partzialki nahasita egotetik barne-estuarioan oso estratifikatua egotera pasatzen da (Intxausti et al. 2012). Beraz, sisteman bi geruzetako zirkulazioa beha daiteke, kanalizatutako goiko eta erdiko guneko uraren edukitze-denbora kanpoko aldearena (Abra) baino txikiagoa da, eta askoz txikiagoa da haloklinaren gaineko geruzan, haloklinaren beheko geruzetan baino estuarioaren luzeraren zati handiengan (Uriarte et al. 2014). Bilboko estuarioa Europako estuario kutsatuenetako bat izan zen XX. mendean erdialdean, hango ertzetan zegoen industrializazioa zela eta, baina 1980az geroztik birgaitze-prozesu bat izan du, uraren kalitatea hobetuz (Borja et al. 2006; Fdez-Ortiz de Vallejuelo et al. 2010; Villate et al. 2013). Gaur egun, oso aldatutzat jotzen da eta aldaketa morfologikoez eragin handia dute, hala nola lurraren hiri eta industria erabilerarekin lotutako kanalizazioak eta dragatzeak, nazioarteko itsas trafikoa handiak eta kutsadura kimikoak (Solaun et al. 2018). Berez, estuarioaren kanpoko aldean (Abra) dauden portu-instalazioak Europako Arku Atlantikoko garraio eta logistika zentro garrantzitsuenetako bat dira, eta mundu osoko (Bilboko Portua 2020) karga-ontziak (eta, ondorioz, lasta-ura) izaten dituzte.

Plentziako estuarioa, sigi-saga itxurakoa eta guztietan txikiena da, 8 m-ko sakonera maximoa du eta badia txiki eta erdi-itxi batean isurtzen da. Ibaiadar nagusia Butroi ibaia da. Haren arroan industria batzuk daude eta industria horien hondakin-efluenteak kutsadura sortzen dute (Orbea et al. 2002). XX. mendean lehen erdian, Plentziako estuarioa hein batean kanalizatu egin zen eta dike artifizialak eraiki ziren hiri-okupaziorako eta nekazaritzarako, horrek eragin zuzena izan zuten marearteko hondoa eta zingiretan (Cearreta et al. 2002). Hala ere, mendean bigarren erditik aurrera azpisistema horien berezko birsorkuntza ikusi da, nekazaritzako jarduera gutxitzearen ondorioz (Cearreta et al. 2002) eta orain, estuarioaren azaleraren % 80 inguru agerian geratzen da itsasbeheran. Estuarioaren kanpoaldean portu txiki bat dago, funtsean, aisialdirako ontziak (Euskal Kirol Portuak 2020) hartzen dituena.

Urdaibaiko estuario txikia guztietan azalekoena da (2-5 m-ko sakonera estuarioaren zatirik handiengan). Estuario horretako ibai nagusia Oka da, baina baditu bi ibaiadar txiki ere, Mape eta Golako. Marea fluxua handia da eta itsasgoran itsasoko ura da estuarioan nagusi; beraz, estuarioaren kanpoaldea ondo nahasia da eta barnealdea partzialki estratifikatua (Villate et al. 2017). Sisteman uraren edukitze-denbora txikia da. Urdaibaiko Biosferaren Erreserbaren ardatz nagusia da. Marearteko hondo zabalak eta hareazko hondartzak ditu kanpoko muturretan eta gatz-zingirak eta kanabera-oheak erdian eta barruan. Kanal artifizial batek estuarioaren buruko ibaiadar nagusiak betetzen ditu, estuario ertaineko kanal naturalarekin, eta goiko kanal artifizialean dagoen hondakin-ur txikiak tratatzeko instalazio ez oso eraginkor batekin (Gernikako EDAR), zeinak mantenugai puntualak eta kutsadura kimikoa eragiten ditu (Cotano eta Villate 2006; Solaun et al. 2018). Gainera, estuarioaren erdian Murueta ontziola dago, bertan itsasontziak eraikitzen hasten dira, baina, Bilboko estuarioan amaitzen dituzte. Estuarioaren ahoan daude Mundakako eta Busturiako bi jolas-portu txikiak eta estuariotik kanpo Bermeoko portua, zeina handi samarra eta euskal kostaldeko arrantza-portu nagusietako bat da, jolas-ontzientzako kai txiki bat ere duena (Euskal Kirol Portuak 2020).

Oria estuarioak meandro forma du eta Urdaibaiko estuarioaren antzekoa da luzerari eta sakonerari dagokienez (1-6 m-ko sakonera), baina marearteko eremu gutxiago ditu, hein batean, kanalizazioaren eta lurren erreklamazioaren ondorioz. Estuarioaren erdiko zatia, barrualdea eta kanpoaldea baino azalekoagoa da (Villate et al. 1989). Ibai nagusia estuarioaren izen berekoa da,

baina beste ibaiadar txiki batzuk ere bertan isurtzen dira. Lehen oso kutsatuta zegoen sistema zen, baina gaur egun, arro osoko uraren kalitatea nabarmen hobetu da (Gipuzkoako Foru Aldundia 2020), saneamenduko lanen eta hondakin-urak tratatzeko instalazio baten ondorioz. Erdiko zatia, nagusiki, abeltzaintza eta nekazaritza jardueretako eremuek inguratzen dute eta kanpoko eremuak, berriz, kanalizazio eta urbanizazio handiagoa du. Kanpoko aldean, arrantza-ontzi txikientzako lokailu txiki bat eta jolas-ontzientzako kai txiki bat daude (Eusko Jaurlaritz 2020).

Bidasoako estuarioa guztietan ekialdekoena da, bigarrena luzeran eta sakoneran (2-6 m-ko sakonera) eta aztertutako estuario guztien batez besteko marea-prismarik handiena du (Villate et al. 1989). Bertan isurtzen den ibai nagusiaren izen bera hartzen du. Barnealdeko erdialdearen kanalizazioa oso handia izan arren eta kanpoaldea erabat aldatu bada ere, ezaugarri hauek ditu: uharte txikiak, ubideak eta gatz-zingirak erdiko aldean eta badia txiki bat (Txingudi badia) kanpoaldean. Hala ere, egoera ekologiko, kimiko eta orokor ona du (Solaun et al. 2018), izan ere, arroan zehar hondakin-uren deskarga txikia da eta Kantauri Itsaso mendebaldeko estuario guztietako uraren kalitaterik onena erakusten du (Gipuzkoako Foru Aldundia 2020). Azkenik, estuarioan bost jolas-portu daude eta estuarioaren kanpoaldean euskal kostaldeko arrantza-portu garrantzitsuenetako bat dago (Euskal Kirol Portuak 2020).

4.2.2 Datuen eskurapena

Aukeratutako estuarioetan aurretik aipatutako BEDE kopepodoen presentzia baieztatzeko, aurretik Bilbo eta Urdaibain (Barroeta et al. 2020) eta beste eremu batzuetan (Azeiteiro et al. 2005; Chaalali et al. 2013; Deschutter et al. 2018; Zagami et al. 2018) egindako ikerketetako emaitzak kontuan hartu ziren eta ondorioztatu zen laginak hartzeko hilabeterik onena iraila zela. Ondorioz kapitulu honetan, Bilbo eta Urdaibaiko estuarioetan martxan dagoen monitorizazio programako 2019ko abuztuaren 22 eta 23an, hurrenez hurren, eta 2019ko irailaren 22 eta 23an, hurrenez hurren, hartutako laginak eta Oria, Bidasoa eta Plentzia estuarioetan 2019ko irailaren 5, 6 eta 12an egindako laginketetan lortutako laginak erabili ziren. Bilbo eta Urdaibai estuarioetako abuztuko eta iraileko datuak erabili ziren erreferentzia bat izateko eta beste estuarioetan lortutako informazioarekin alderatzeko.

Laginketa guztiak marea hiletan eta itsasgoran egin ziren. Laginak gazitasun gune zehatz batzuetan hartu ziren estuario bakoitzeko distribuzio bereziak kontutan hartuz (1. irudia): 30, 33, 34 eta 35 Bilboko estuarioan; 20 (Soilik abuztuan eta Urdaibaiko estuarioan), 26, 30, 33 eta 35 Urdaibai eta Plentziako estuarioetan; eta 10, 20, 26, 30, 33 eta 34 Oria eta Bidasoa estuarioetan. Ingurugiroko eta zooplanktoneko datuen eskurapena eta analisisa tesi honetako lehenengo atalean dagoen metodo orokorrak sekzioan azalduta dagoen bezala burutu zen. Laginketa eguneko aireko tenperatura (°C), prezipitazioa (mm) eta ibai fluxuaren ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) datuak, hilabeteko prezipitazioaren eta ibai fluxuaren batez bestekoaren informazioa eta baldintza hidrometeorologiko orokorren informazioa lortu ziren. Datu hauek Bizkaiko (Bilbo, Plentzia eta Urdaibaiko) eta Gipuzkoako (Oria eta Bidasoa estuarioak) Foru Aldudien bidez lortu ziren.

4.2.3 Datuen tratamendua

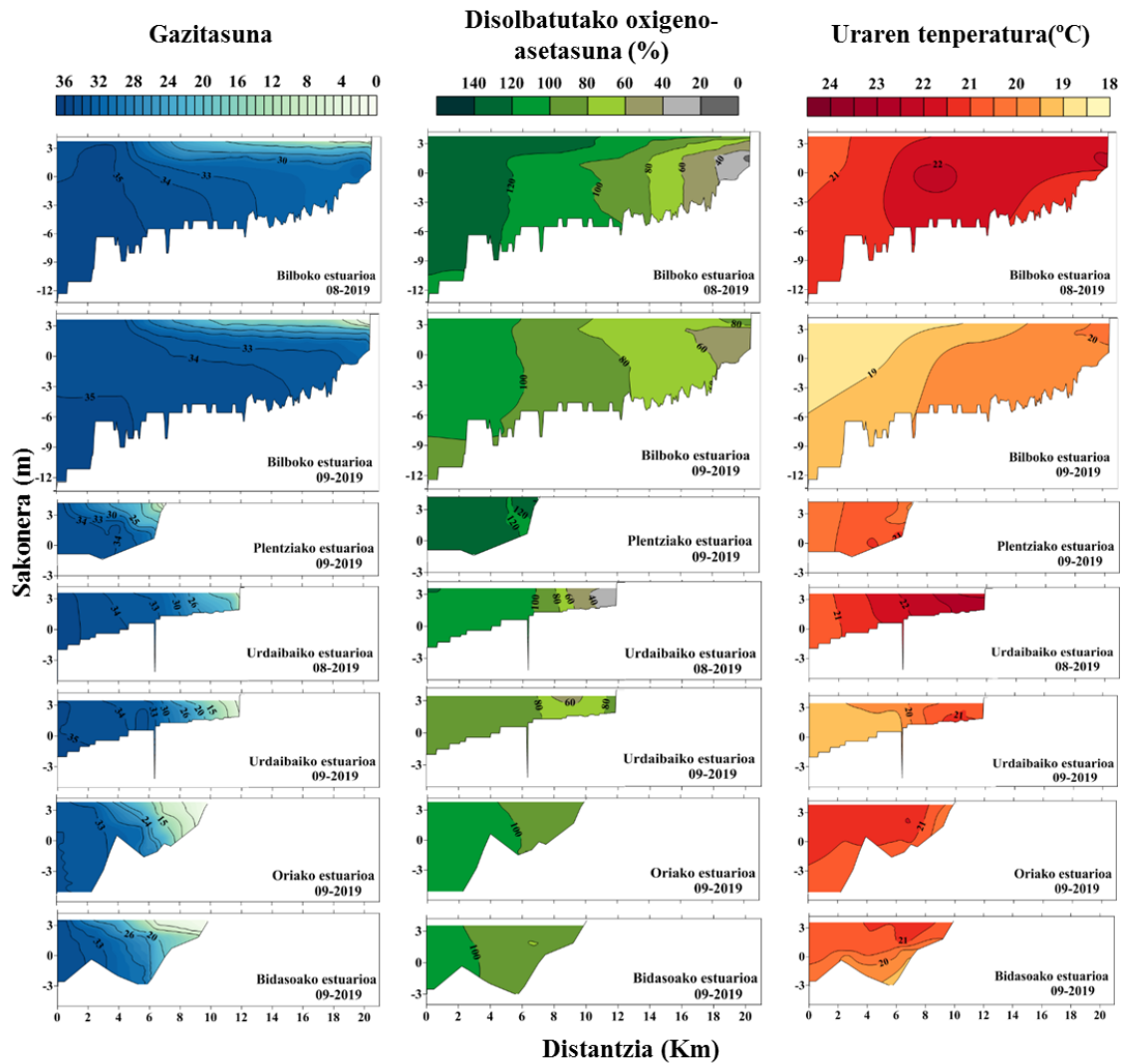
Laginketa eguneko gazitasuna, disolbatutako oxigeno-asetasuna eta tenperaturaren profil bertikal eta longitudinalak irudikatu ziren Surfer® 10 (Golden Software, LLC) softwarea erabilita. Estuario bakoitzerako, gazitasunaren estratifikazio indizea kalkulatu zen, segidako sakoneren arteko gazitasun-diferentzia maximoa bezala (Villate et al. 2013) eta distantzia erlatiboaren arabera, estuarioaren luzera totalarekiko portzentaje bezala kalkulatu (kanpo-estuarioa 0 m izanik), irudikatu zen. > % 10 abundantzia erlatiboa zuten espezieak soilik espezie mailan kontsideratu ziren, gainontzekoak maila taxonomiko altuagoko kategorietan batu ziren. Taxonen

abundantziak dentsitate absolutuetan (ind. m^{-3}) eta logaritmotara pasatako balioetan erabili ziren ($\text{Log}(\text{dentsitatea}+1)$). Zooplankton komunitateko osagai nagusien dentsitate aldaketak estuarioaren baitan gazitasuna eta distantzia erlatiboaren (RD) arabera irudikatu ziren. Zooplankton komunitatearen eta ingurugiro baldintzen arteko erlazioa modelatzeko bi erredundantzia analisi (RDA) egin ziren estuario guztiak batera hartuz. Lehenengo RDAn ingurugiro baldintzak aldagai eragile bezala kontsideratu ziren eta estuarioak aldagai gehigarri bezala, bigarrenean aldiz, gazitasuna koaldagai gisa hartu zen (gazitasunak duen efektua kentzeko). RDAk Canoco v. 4.55 (Ter Braak and Šmilauer 2002) programaren bitartez eta Monte Carlo testa (499 permutazio) erabiliz (Ter Braak and Šmilauer 2002) egin ziren.

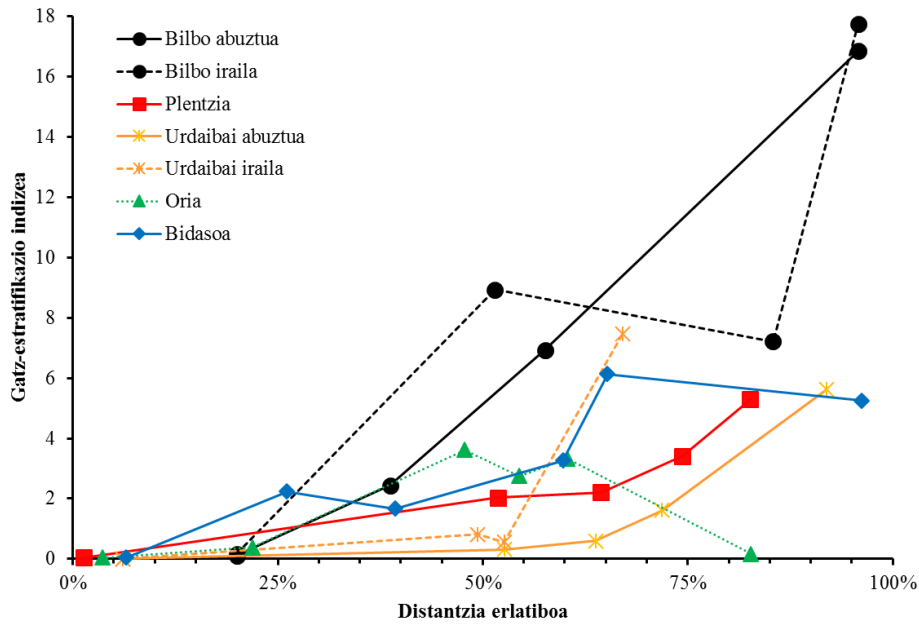
4.3 Emaitzak

4.3.1 Ingurugiro baldintzak

Bilboko estuarioak gazitasun-aldaketa bertikal handienak erakutsi zituen; izan ere, ur masa euhalinoek (gazitasuna >30) barne-estuarioko hondoa lortu zituen, gazitasun txikiko ur-geruza mehe baten azpitik, zeina erdiko eremuraino hedatu baitzen (2. irudia). Oria estuarioak, aldiz, barnealdearen eta kanpoko estuarioaren arteko luzetarako gazitasun gradiente indartsuena erakutsi zuen. Gainerako estuarioetan, ur-masek, neurri handiagoan edo txikiagoan, ur-zutabearen luzetarako estuarioen nahaste bertikal handiagoa erakutsi zuten, itsasaldiarekin lotutakoa. Disolbatutako oxigeno-asetasunaren ehuneko handia izan zen sistema guztietako ur-masa gehienetan (2. irudia). Oro har, balioak jaitsi egin ziren gain-asetzetik ($> \%100$) kanpoaldeko zatian, normoxiara ($\% 60-100$) erdialdeko zatietan, baina Urdaibaiko eta Bilboko estuarioen barnealdeetan, eta azken honetan soilik hondoa, oxigeno-urritasuna ($\% 40-60$) eta/edo hipoxia-baldintzak ($\% 15-40$) izatera, Halek et al. (2016) proposatutako irizpideen arabera. Uraren tenperaturak hainbat eredu espazial erakutsi zituen, estuarioaren eta laginketa-dataren arabera (2. irudia). Oro har, gradiente longitudinalak handiagoak ziren Urdaibaiko estuarioan (bi hilabetetan) eta irailean Bilboko estuarioan, kanpotik barnera tenperatura handituz; baita Oriako estuarioan baina alderantziz, tenperatura handituz barnetik kanpoaldera. Bestalde, tenperatura gradiente bertikalak handiagoak ziren Bidasoako estuarioan, balioak azaletik hondora jaitsez, abuztuan Bilboko eta Plentziako estuarioetan ordea, aldaketa bertikalak oso urriak ziren tenperatura maximoak erdiko gunean aurkituz. 3. irudian ikusten den bezala, orokorrean, gazitasunaren estratifikazio indizean baliorik handiena Bilboko estuarioan erregistratu zen eta txikiena Urdaibaiko estuarioan. Era berean, gazitasunaren estratifikazio indizea barne-estuariotarantz handitu egiten zen, Oriako estuarioan izan ezik, baliorik altuenak estuarioaren erdiko zatian zituelarik.



2. irudia: Bilbo eta Urdaibaiko estuariorietan, 2019ko abuztua eta irailean, eta Plentzia, Oria eta Bidasoa estuariorietan, 2019ko irailean, gazitasuna, disolbatutako oxigeno-asetasuna (%) eta tenperaturaren (°C) aldaketa espazialak laginketa egunetan.



3. irudia: Laginketa egunean Bilbo eta Urdaibaiko estuarioetan, 2019ko abuztuan eta irailean, eta Plentzia, Oria eta Bidasoako estuarioetan, 2019ko irailean, gatz-estratifikazioaren indizearen aldakortasuna estuarioaren distantzia erlatiboaren arabera (%).

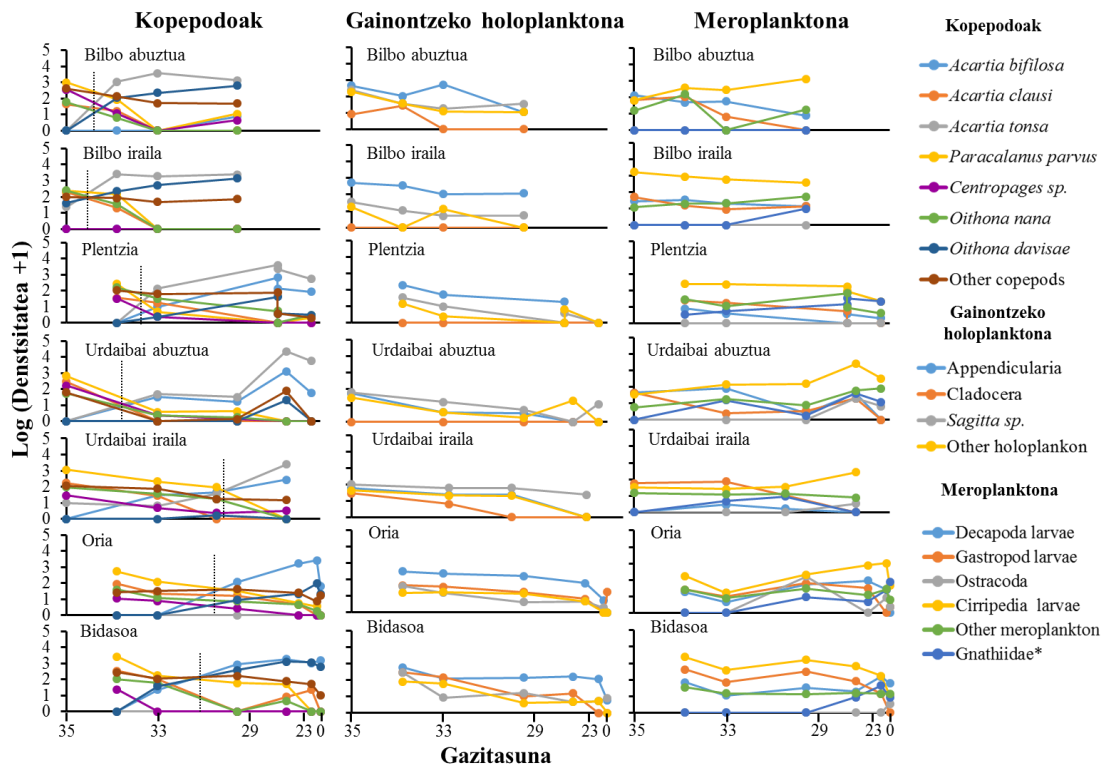
4.3.2 BEDE-en agerpena eta zooplankton komunitateak Euskal kostaldeko estuarioetan

Estuario bakoitzean lortutako BEDE eta HADBE kopepodoen dentsitateak 2. taulan ikus daitezke. *A. tonsa* Bilbo, Plentzia eta Urdaibaiko estuarioetan behatu zen, 1000 ind.m⁻³ baino gehiagoko dentsitateak izanik kasu guztietan eta 10000 ind.m⁻³ baino gehiagokoak abuztuan Urdaibaiko estuarioan. Baina, ez zen indibiduorik behatu Oria eta Bidasoako estuarioetan. *P. marinus* soilik Bilboko estuarioan behatu zen eta dentsitate baxuetan (< 100 ind. m⁻³). *O. davisae* aztertutako estuario guztietan aurkitu zen, baina dentsitatea nabarmenki jaisten zen Bilboko eta Bidasoako estuarioetatik (> 1000 ind. m⁻³) Plentzia eta Urdaibaikora (< 10 ind. m⁻³ batzaz beste). Era berean, *A. bifilosa* ere estuario guztietan agertu zen, baina dentsitate desberdinetan, dentsitate baxuenak Bilboko estuarioan izanik (abuztuan < 10 ind. m⁻³ eta irailean ez zen indibiduo bat ere aurkitu) eta handienak Oria eta Bidasoako estuarioetan (>1000 ind. m⁻³). Azkenik, *C. aquaedulcis* Bilboko, Plentziako eta Oriako estuarioetan aurkitu zen oso dentsitate baxuetan (balio maximoak 2 eta 14 ind. m⁻³ artean).

2. taula: *Acartia tonsa*, *Pseudodiaptomus marinus* eta *Oithona davisae* BEDE-en eta *Acartia bifilosa* eta *Calanipeda aquaedulcis* HADBE-en dentsitateen bataz bestekoa, minimoa eta maximoa (ind. m⁻³) Bilboko, Plentziako, Urdaibaiko, Oriako eta Bidasoako estuarioetan.

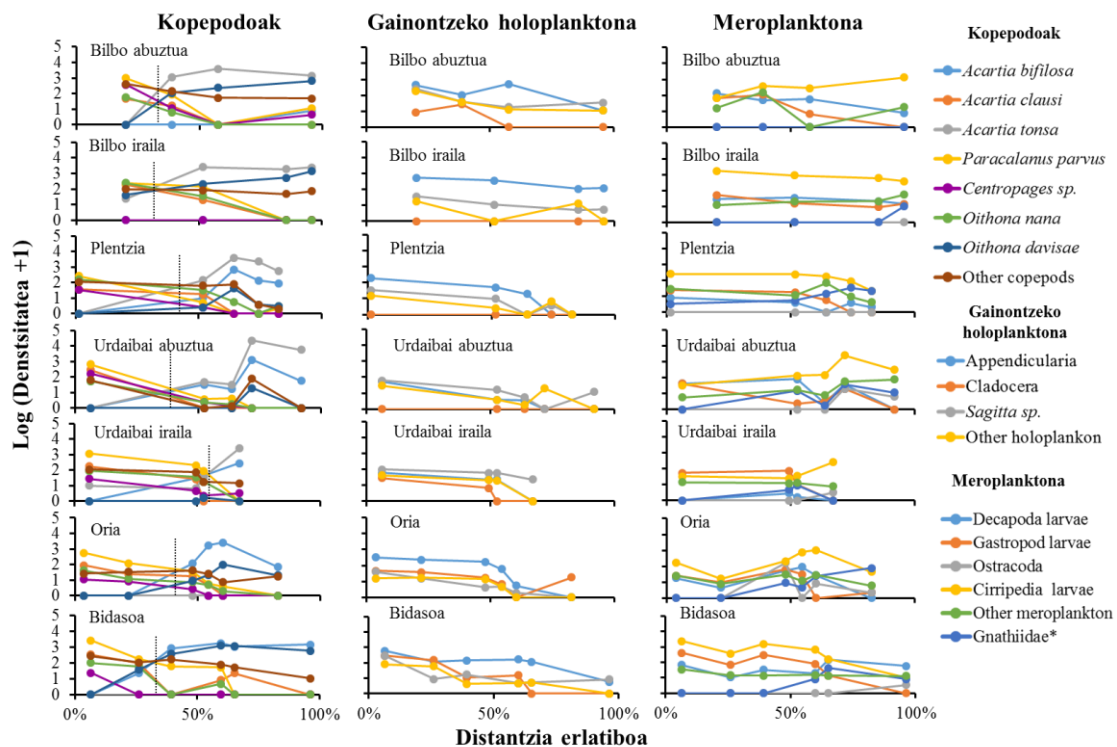
Estuarioa	Data	Metrika	<i>Acartia tonsa</i>	<i>Oithona davisae</i>	<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	<i>Acartia bifilosa</i>	<i>Calanipeda aquaedulcis</i>
Bilbo	22/08/2019	Bataz					
		bestekoa	1579,3	243,6	41,0	1,7	0,9
		Minimoa	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Bilbo	24/09/2019	Bataz					
		bestekoa	1740,5	548,6	36,3	0,0	0,0
		Minimoa	22,7	39,8	11,4	0,0	0,0
Plentzia	12/09/2019	Bataz					
		bestekoa	1389,6	9,4	0,0	181,4	2,7
		Minimoa	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Urdaibai	23/08/2019	Bataz					
		bestekoa	5575,2	3,8	0,0	282,1	0,0
		Minimoa	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Urdaibai	23/09/2019	Bataz					
		bestekoa	627,5	0,2	0,0	87,7	0,0
		Minimoa	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Oria	05/09/2019	Bataz					
		bestekoa	0,0	24,0	0,0	751,2	0,4
		Minimoa	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Bidasoa	06/09/2019	Bataz					
		bestekoa	0,0	582,9	0,0	874,1	0,0
		Minimoa	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Bidasoa	06/09/2019	Bataz					
		bestekoa	0,0	1299,1	0,0	1808,4	0,0
		Minimoa	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

4. irudian ikus daitekeenez, kopepodoen multzo neritikoan *Paracalanus parvus* espeziea zen nagusi estuario guztietan, ondoren estuarioaren arabera *Centropages* sp., *Acartia clausi* edo *Oithona nana* espezieak. Ur gazikaretako uretan ordea, estuarioen artean desberdintasunak zeuden espezie nagusitasunean. Bilboko estuarioan *A. tonsa* eta *O. davisae* ziren espezie nagusiak, *A. tonsa* eta *A. bifilosa* Plentzia eta Urdaibaiko estuarioan, eta *A. bifilosa* eta *O. davisae* Oriako eta Bidasoako estuarioetan. Estuarioen artean BEDE eta gainontzeko espezie estuariotarrek duten distribuzioa gazitasunarekin aldatzen zen. Beraz, espezie hauen dentsitaterik handienak ur euhalinoetan (gazitasuna >30) zeuden Bilboko estuarioan, ur polihalinoetan (18-30 gazitasuna) Plentzia eta Urdaibaiko estuarioetan eta ur mesohalino-oligohalinoetan (<18 gazitasuna) Oria eta Bidasoa estuarioetan. Gainera, espezie neritikoaren nagusitasunetik espezie estuariotarren nagusitasunerako aldaketa estuario bakoitzean gazitasun gune desberdinetan izan zen, Bilboko estuarioan 35 eta 34 gazitasun artean, Plentziako estuarioan 34 eta 33 bitartean eta Oria eta Bidasoako estuarioetan 33 eta 30 bitartean. Urdaibaiko estuarioan, nagusitasunean aldaketa hau abuztuan 35 eta 33 gazitasun bitartean izan zen eta irailean 30 eta 26 bitartean. Gainontzeko holoplanktonaren kasuan, apendikulariazeoak ziren talde nagusia estuario guztietan Urdaibaikoan izan ezik, non ketognatuak ziren. Kladozeroak oso ugariak ziren Oria eta Bidasoako estuarioetan, beste estuarioetan ez bezala. Oro har, holoplankton taxon hauen dentsitateak gazitasunarekin jaisten ziren. Estuario guztietan meroplankton taxonik ugariak zirripedoak izan ziren, baina gazitasunarekin dentsitateak igo edo jaisten zituzten estuarioaren arabera eta hilabetearen arabera Bilboko estuarioan. Gnathiidaeren dentsitateak gazitasun baxuetan asko handitzen ziren, ostrakodoek berriz, dentsitaterik altuenak Urdaibaiko estuarioko gazitasun baxuetan eta Oria estuarioko tarteko gazitasun guneetan izan zituzten.



4. irudia: Bilbo eta Urdaibaiko estuarioetan, 2019ko abuztuan eta irailean, eta Plentzia, Oria eta Bidasoako estuarioetan, 2019ko irailean, kopepodo taxon garrantzitsuenen, gainontzeko holoplankton taxonen eta meroplankton taxonen dentsitatean (Log(dentsitatea+1)) aldaketak gazitasunarekin. Puntu lerro bertikalek kopepodoen irudietan, komunitate neritikotik estuariotarrerako trantsizio puntua islatzen dute.

Espazialki, kopepodo espezie neritikoak nagusi izatetik espezie estuariotarrak izaterako aldaketa estuarioko erdialdea baino kanporago gertatzen zen, Urdaibaiko estuarioan irailan izan ezik, non estuarioaren erdialdea baino barrurago gertatzen zen (5. irudia). Orokorrean, gainontzeko holoplankton taldeen dentsitateak estuarioaren erdialdetik barrurago asko jaisten ziren, Bilboko estuarioan izan ezik. Meroplankton taldeek aldiz, orokorrean, estuarioaren erdialdea baino barrurago aurkezten zituzten dentsitaterik altuenak baina joerak desberdinak ziren estuarioen artean. Gainera, beste estuarioekin alderatuz, Bidasoako barne-estuarioan dekapodoen larbak ziren meroplankton taldeen artean nagusi. Interesgarria izan zen aurkitzea bertako ez den *Rhithropanopeus harrisi* brakiuroaren zoea larbak dentsitate nahiko altuetan, hain zuzen ere 142,2 eta 59,1 ind. m⁻³ 20 eta 2 gazitasun guneeetan, hurrenez hurren.

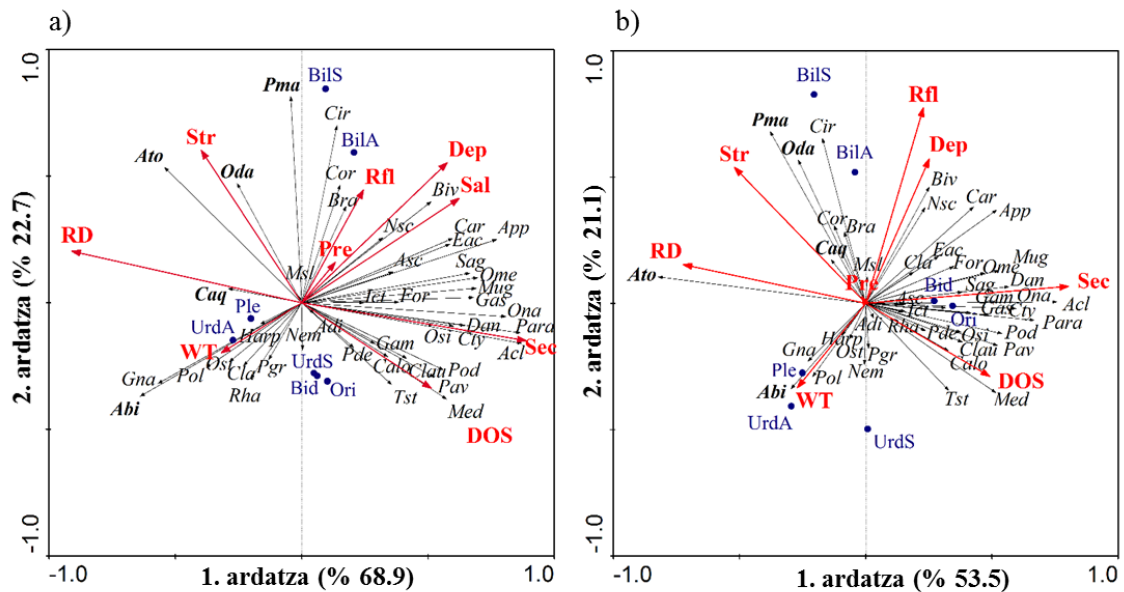


5. irudia: Bilbo eta Urdaibaiko estuarioetan, 2019ko abuztuan eta irailan, eta Plentzia, Oria eta Bidasoako estuarioetan, 2019ko irailan, kopepodo taxon garrantzitsuenen, gainontzeko holoplankton taxonen eta meroplankton taxonen dentsitatean (Log(dentsitatea+1)) aldaketak distantzia erlatiboarekin. Puntu lerro bertikalek kopepodoen irudietan, komunitate neritikotik estuariotarrerako trantsizio puntua islatzen dute.

4.3.3 BEDE-en agerpenean eragiten dizuten ingurugiro baldintzak

RDA bitartez aukeratutako ingurugiro baldintzek aztertutako estuario guztietako zooplanktonaren aldakortasunaren %90 azaltzen zuten (6a. irudia). Lehenengo osagaiak (1. ardatza; aldagarritasun osoaren %68,9) zooplankton taxonen distribuzio patroia estuarioaren gradiente longitudinalean islatzen zuen, taxon neritikoak eta estuariotarrak kontrako posizioetan kokatzen zirelako. Alde positiboan *A. clausi*, *P. parvus*, *O. nana*, apendikulariazeoak, kladozeroak, gastropodo larbak eta bibalbo larbak, besteak beste, kokatzen ziren; alde negatiboan ordea, *A. tonsa*, *A. bifilosa*, *O. davisae*, *C. aquaedulcis*, eta Gnathiidae taxonak. Patroi hau batez ere Secchi diskoaren sakonera, gazitasuna, sakonera eta disolbatutako oxigeno-asetasunak azaltzen zuten, zeintzuek balio altuagoak lortzen zituzten estuarioaren kanpo aldean, distantzia erlatiboa eta gazitasunaren estratifikazio indizearekin kontrajarrian, zeintzuek barnerantz balioak handitzen zituzten. Bigarren osagaiak (2. ardatza; aldagarritasun osoaren %22,7) estuarioen arteko desberdintasuna nabarmentzen zuen, Bilboko estuarioa gainontzekoetatik bereiztuz. Bilboko estuarioa BEDE

kopepodoei (*A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*) eta zirripedo larbei asoziatua agertzen zen, baita gazitasunaren estratifikazio indizeari eta sakonerari. Kontrako aldean, beste estuarioekin batera, taxon estuariotarrak kokatzen ziren, esate baterako, *A. bifilosa*, isopodoak, Gnathiidae eta *R. harrisi*, eta espezie neritikoak, hala nola, marmokak, *Temora stylifera* eta *P. avirostris*. Ingurugiro baldintzen artean, disolbatutako oxigeno-asetasuna eta tenperatura ziren sakonera eta gatz-estratifikazio indizearengandik urrutien zeudenak. Behin gazitasunaren efektua kenduta (6b. irudia), zooplanktonaren aldakortasuna azaltzen duen ingurugiro baldintzen portzentajea pixkat gutxitu zen (%74,6), baina lehenengo osagaiak (1. ardatza; aldagarritasun osoaren %53,5) oraindik gradiente longitudinala erakusten zuen *A. tonsa*ren ekarpen handiagorekin, alde negatiboan kokatzen zena distantzia erlatiboa eta gazitasunaren estratifikazio indizearekin batera. Alde positiboan ordea, taxon neritikoak aurkitzen ziren Secchi diskoaren sakonera eta disolbatutako oxigeno-asetasunarekin batera. Kasu honetan, Bilbo, Plentzia eta Urdaibaiko estuarioak alde negatiboan kokatzen ziren eta Oria eta Bidasoa estuarioak alde positiboan. Era berean, bigarren ardatzak (aldagarritasun osoaren %21,1) Bilbo eta Urdaibaiko estuarioen arteko desberdintasunak nabarmentzen zituen, alde positiboan *P. marinus*, *O. davisae* eta zirripedo larbak ibai fluxua, sakonera eta gazitasun estratifikazio indizearekin batera kokatuz, eta alde negatiboan berriz, *A. bifilosa*, *Temora stylifera* eta marmokak disolbatutako oxigeno-asetasuna eta uraren tenperaturarekin batera.



6. irudia: RDA triplota zooplankton komunitaterako (a) ingurugiro baldintzak eragile aldagai bezala eta estuarioak aldagai gehigarri bezala, eta (b) gazitasuna koaldagai gisa bere efektua kentzeko. Taxonak gezi finez adierazita daude, eragile aldagaiak koloreztatutako geziz eta estuarioak koloreztatutako puntuz. BEDE (*Acartia tonsa*, *Oithona davisae*, *Pseudodiaptomus marinus*) eta HADBE (*Acartia bifilosa*, *Calanipeda aquaedulcis*) letra lodiz. Ingurugiro baldintzen laburdurak: Uraren tenperatura (WT), gazitasuna (Sal), disolbatutako oxigeno-asetasuna (DOS), gazitasunaren estratifikazio indizea (Stra), Secchi diskoaren sakonera (Dep), distantzia erlatiboa (RD), prezipitazioa (Pre) eta ibai fluxua (Rfl). Taxonen laburdurak 1. eranskinean bezala. Estuarioen laburdurak: BilS (Bilbo iraileko laginketa), BilA (Bilbo abuztuko laginketa), Ple (Plentzia), UrdS (Urdaibaiko iraileko laginketa), UrdA (Urdaibaiko abuztuko laginketa), Ori (Oria) eta Bid (Bidasoa).

4.4 Eztabaida

2000. urtea baino lehenagoko ikerketetan, *A. bifilosa* zen Euskal kostaldeko estuario guztietan zooplankton komunitate estuariotarreko espezie nagusia (Villate et al. 2004), Bilboko estuarioan izan ezik 2010. urtera arte ez baitzen agertu (Barroeta et al. 2020). 1997az geroztik Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan egiten den zooplankton komunitatearen monitorizazioak ahalbidetu zuen 2001az geroztik *A. tonsa*, *O. davisae* eta *P. marinus* BEDE-en agerpenaren detekzioa (Uriarte et al. 2016; Villate et al. 2018), zeintzuek habitat estuariotarra arrakasta desberdinekin kolonizatu zuten eta bertako zooplankton komunitatean eragin desberdinak izan zituzten (Barroeta et al. 2020). Kapitulu honetako emaitzek erakusten dute BEDE hauen hedapena Euskal kostaldeko beste estuarioetan nolakoa izan zen eta kolonizazio arrakastan izan zituzten desberdintasunak, izan ere, *O. davisae* hiru estuario berritan aurkitu zen baina abundantzia desberdinetan (Plentzia, Oria eta Bidasoa), *A. tonsa* soilik Plentziako estuarioan aurkitu zen eta *P. marinus* ez zen baten ere aurkitu. BEDE hauen ausentzia azaltzen duten bi azalpen posibleak dira ez zirela iritsi edo iritsi arren populazio detektagarri bat ezartzea ez zutela lortu. Azken hau Urdaibaiko estuarioan behatutako emaitzek sustatzen dute, non *O. davisae* eta *P. marinus* noizbehinka antzeman diren baina dentsitate txikietan (Barroeta et al. 2020), eta *P. marinus* ez zela aurkitu Urdaibaiko estuarioan ikerketa honetan.

Hiru BEDEak lehenengoz Bilboko estuarioan aurkitu ziren, honek iradokitzen du estuario hau izan daitekeela Euskal kostaldeko estuarioetako sarrera puntua. Lasta-ura da sarrera bide probablena, izan ere, Bilboko estuarioak Europako Arku Atlantikoko garraio eta logistika zentro garrantzitsuenetako bat du, mundu osoko karga-ontziz (eta, beraz, lasta-uraz) inguratua (Bilboko Portua 2020). Era berean, estuario hau iritsitako BEDE kopepodo planktonikoek arrakasta handienaz kolonizatu duten estuarioa da, Euskal kostaldeko estuarioetatik harrera handiena erakutsiz.

Beste estuarioekin alderatuta, Bilboko estuarioa sistema ostalari hobea bilakatzen zuten ingurumen-ezaugarriek zerikusia izan dezakete haren tamaina handiagoarekin eta gizakiak eragindako aldaketekin; horrek baldintzatzen du egungo bolumena eta azalera/sakonera erlazioa, eta, ondorioz, baita uraren zirkulazioa eta nahasketa, gazitasun zonazioa, marea trukea eta uraren edukitze denbora ere (Uriarte et al. 2014). Itsasertzeko lerrotik barne-marearen mugaraino duen luzerak bikoiztu egiten du, kasu gehienetan, beste sistemen luzera, eta haien sakonera besteena baino nabarmen handiagoa da, nabigazioa errazteko dragatze historikoaren eraginez (Cearreta et al. 2004). Gainera, beste estuarioekin alderatuz, marearteko ia eremu guztiak okupatu ziren, eta estuario osoa kanal artifizial estu bihurtu zen Abraraino. Eraldaketa morfologiko horri esker, sakoneko itsas ura barneratu zen, eta nahaste bertikala murriztu. Hala, sistema estratifikatu bat sortu zen, bi zirkulazio-maila zituena eta barneko ur-masak haloklinatik behera egon zirenekoa (Uriarte et al. 2014).

Estuario guztietako erregistroetan, Bilboko estuarioan izan ezik, *P. marinus* ez egoteak Barroeta et al.-en (2020) hipotesia indartu zuen, hain zuzen, espezie hori Bilboko estuarioan egotea gatz-frontea barne-estuarioraino sartzearekin eta *P. marinus*en portaera epibentonikoarekin lotua dagoela (Sabia et al. 2015). Espezie hori noizbehinka Urdaibaiko estuarioan erregistratu den arren (argitaratu gabeko datuak), 2019an ez zen erregistratu eta horrek adierazten du estuario hori *P. marinus* ezartzeko desegokia dela, baita antzekoak diren Plentzia, Oria eta Bidasoako estuarioetan. *P. marinus*ek hedapen azkarra izan du Europako kostaldean zehar, azken urteotan Mediterraneo itxasotik Ipar Itsasoraino (Uttieri et al. 2020), beste eremu batzuetan genero bereko beste espezie batzuentzat ikusitakoaren antzera, hala nola *P. inopinus* (Cordell eta Morrison 1996) eta *P. forbesi* (Dexter et al. 2020) Ipar Amerikako Ozeano Bareko kostaldean. Bitxia bada ere,

Pseudodiaptomus espezieetako estuario kolonizatzaileen arrakasta itsas intrusioen hedapenarekin ere lotu zen (Cordell eta Morrison 1996). Bilboko estuarioaz gain, baldintza hidrológico horiek euskal kostaldeko beste estuarioetan gertatzen ez direnez, nekez agertuko da espezie hori, nahiz eta azken urteetan *P. marinusek* okupatutako eremu geografiko zabalaren barruan egon.

Estratifikazioa bera beharrezko baldintza da, halaber, *O. davisae* euskal kostaldeko estuarioak arrakastaz kolonizatzeke, izan ere, dentsitate altuenak Bilboko estuario estratifikatuan lortu zituen, dentsitate baxuagoak Bidasoa eta Oriako estuario nahiko estratifikatuek eta baxuenak berriz, Plentzia eta Urdaibaiko estuario oso nahastuetan. Emaiza berri horiek tesi honetako aurreko kapituluetan egindako hipotesia indartzen dute. Hipotesi horrek zuzenean erlazionatu zuen *O. davisae* populazioak Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan mantentzean izandako arrakasta, estratifikazio-mailekin eta uraren edukitze-denborarekin. Ondorioz, berresten dute *O. davisae* ur egonkorak behar dituela urte osoan ugaltzeko (Zagami et al. 2018), nahaste zurrunbilotsuek, berriz, ondorio negatiboak izan ditzaketela indibiduen biziraupenean, elikadura-portaerari eragiten baitiote (Saiz et al. 2003).

Harrigarria bada ere, *A. tonsa* ez da ikertutako hiru estuario berrietatik bitan aurkitu, nahiz eta badirudi zurrunbiloei *A. tonsa* eraginik ez dutela (Saiz et al. 2003) eta ingurumen-baldintzetara egokitzeko gaitasun handia erakusten duela, kutsatzaileen ezohiko sarrerak barne (Camatti et al. 2019), ekosistema eutrofiko edo kolpatuak ere aprobetxatuz (Brylinski 1981; Bianchi et al. 2003; David et al. 2007; Biancalana et al. 2014; Bandpei et al. 2017). Espezie horren arrakasta, ordea, bertako zooplankton populazio pobreak dituzten (Baretta eta Malschaert, 1988) habitatetan arrakastatsua izatearekin erlazionatuta dagoela dirudi, Bilboko estuarioko (*A. tonsa* iritsi zenean bertako kopepodorik gabe zegoen) eta Urdaibaiko estuarioko (*A. tonsa* iritsi zenean bertako komunitate estuariotarra ondo garatuta zegoen) gure emaitzek bermatzen dute (Villate et al. 2018; Barroeta et al. 2020). Beraz, *A. bifilosa* Bidasoako eta Oriako estuarioetan ugari egotea oztopo bat izan liteke sistema horietan *A. tonsa* ezartzeko, baina ez du azaltzen berez espezie hori falta zela, *A. tonsa* dentsitate altuetan aurkitu baitzen *A. bifilosarekin* batera Urdaibaiko eta Plentziako estuarioetan. Azken bi estuario hauetan, *A. tonsa* agertu baino lehen *A. bifilosa* komunitate estuariotarreko espezie nagusia, ugaria eta bakarra izan da (Villate eta Orive 1981; Villate 1989). Bilboko estuarioa *A. tonsa* inguruko estuarioak kolonizatzeke iturritzat hartzen bada, estuarioen arteko lotura argudia liteke, Plentziako eta Urdaibaiko estuarioak Bilboko estuarioetatik oso gertu daude baina Oria eta Bidasoako estuarioetatik urrun.

Gainerako estuarioetan portuko instalazio komertzial handirik ez egoteak zaildu egiten du BEDEak Bilboko estuariotik lasta-uraren bidez transferitzea; izan ere, lasta-ura da espezie horiek transferitzeko biderik probableena (Gubanova 2000), beraz, eskualde mailan aisialdirako nabigazioaren bidez hedatzea da zentzuzkoena (Hänfling et al. 2011; Geburzi eta McCarthy 2018). Aztertutako estuario guztiek aisialdiko portuak dituzte eta Plentziako eta Urdaibaiko estuarioen kasuan, bektore hori oso litekeena da, Bilboko itsasadarretik hurbil dagoelako. Hurbiltasunari esker, BEDEak estuariotik estuariora ere hedatzen dira. Hala ere, kontuan hartu behar dira *O. davisae*rentzako hedapen eta murrizketa mekanismo berak; izan ere, *A. tonsa*arekin batera aurkitzen zen Bilboko estuarioan, baina, *A. tonsa* ez bezala, estuario guztietan aurkitu zen. Hala eta guztiz ere, Aturri estuarioaren ahoan kokatutako Baionako portu komertzial internazionala beste sarrera iturri bat izan daiteke. Estuario honetako luma Bidasoako estuarioraino iristen da, Bilboko estuarioko luma ez bezala (Fernández-Nóvoa et al. 2019), eta BEDE-en indibiduen hedapena erraztu dezake. Ondorioz, Oria eta Bidasoako estuarioetan *A. tonsa* ez egoteak eta *O. davisae* agertzeak BEDE-ek euskal kostaldeko estuarioetan zehar

zabaltzeko mekanismoei buruzko erantzun baino galdera gehiago planteatzen ditu lan honek, oraindik ere erronka bat izanik etorkizuneko azterketetarako.

Lan honetan Plentziako estuarioan erregistratutako *A. tonsaren* dentsitateek iradokitzen dute gaur egun udan duen garrantzi kuantitatiboa, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan izandakoen antzekoa dela, eta periodo beroenean ur gazikaretako kopepodo nagusi bihurtzen dela. Zorritzarez, ez da zooplanktonari buruzko azterketarik egin Plentziako estuarioan 80ko hamarkadaren hasieratik (Villate eta Orive 1981), baina Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan espezie hori bat-batean agertu eta ugaritu zela jakinda (Barroeta et al. 2020), Plentziako estuariora 2001-2003 inguruan sartu ahal izan zenaren hipotesia egin daiteke, beste bi estuarioen artean baitago. Era berean, Plentziako eta Urdaibaiko estuarioen antzekotasunak, *A. bifilosaren* urtaroko joeran eta ingurumen baldintzen ezaugarrietan (Villate eta Orive, 1981; Villate, 1989), pentsarazten du Plentziako *A. tonsa* populazioa ezin dela urte osoan Bilboko estuarioan bezala mantendu, baina bai Urdaibaiko estuarioan bezala soilik udako hilabeteetan. Antzeko suposizio konparatiboak atera litezke *O. davisae*rentzat; Plentziako estuarioan Urdaibaiko estuarioaren antzeko dentsitate baxuetan aurkitu zen, ziur aski, bi estuarioek duten tamaina eta sakonera txikia, estratifikazio ahula eta mareen truke handiarekin lotuta.

*O. davisae*k, aldiz, dentsitate handiak izan zituen Bidasoako estuarioan, Bilboko itsasadarrean lortutakoen antzekoak, eta tarteko dentsitateak Orioko itsasadarrean, estratifikazio eta marea truke mailaren arabera. Oriako estuarioak Bilboko eta Bidasoako estuarioek baino estratifikazio txikiagoa izan zuen eta marea-truke txiki samarra, erdiko zatia barnekoa baino azalekoagoa baita, eta itsasaldeko frontea haraino soilik iristen baita (San Vicente et al. 1988). Plentziako estuarioan bezala, Oria eta Bidasoako estuarioetako zooplanktonari buruzko aurretiko azterketak aurreko mendeko azken hamarkadetakoa dira, eta *O. davisae*, *A. tonsa* bezala, sistema horietan ez zela erregistratu baieztatu daiteke bakarrik (San Vicente et al. 1988; D'Elbee 1998). *O. davisae*k Bilboko estuariorik urrun dauden bi estuario horiek kolonizatu izanak, *A. tonsa*k ez bezala, bidea irekitzen dio beste hipotesi bati: estuarioaz bestelako iturri batetik bereizitako zabalkunde bati, Plentziako eta Urdaibaiko estuarioetan ez bezala. Hori bateragarria da, halaber, *A. tonsa*k Oria eta Bidasoako estuarioetara ezin izan duela iritsi dion hipotesiarekin; izan ere, kolonizazioa gertatu ondoren espezie natibo/lehiakorrek eragindako lekualdatzea/desagertzea ez da oso litekeena, kontrako noranzkoan informatzen duten kasuen argitan (Camatti et al. 2019), bertako espezieen gaineko nagusitasuna eta sortutako aldaketekin (Bianchi et al. 2003; Azeiteiro et al. 2005; Sei et al. 2006; David et al. 2007). *A. tonsa* ezarri ondoren, *Acartiaren* beste espezie batzuekin ordeztuko ingurumenean aldaketa handiak egin beharko liriateke, Berreko urmalean (Mediterraneo itsasoa) gertatu zen bezala, non birgaitze-prozesuek, gazitasuna handitu zuten eta ondorioz *A. tonsaren* ordeztu *A. clausi* nagusitu zen (Delpy eta Pagano 2018). Nolanahi ere, kasu horrek erakusten du espezie estuariorik baten ordeztu espezie neritiko bat jarri dela eta ez dago ebidentziarik Oria eta Bidasoan ibaien estuarioetan hain aldaketa handia gertatu denik, bertako habitat eta komunitate gazikarak baitituzte.

A. tonsa eta *O. davisae* euskal kostaldeko estuarioetan zehar barreiatzeko iturri eta bideei buruzko zalantzak aurkezteko soluzioa, etorkizunean egingo diren ikerketetan analisi molekularrak erabiltzea izango litzateke, espezie horien hedapen-bidea arakatzeko populazioen haplotipoen banaketa fitogeografikoan oinarrituz (Albaina et al. 2016).

Euskal kostaldearen BEDE-en hedapenean, estuarioen arteko beste desberdintasun bat *R. harrisii* karramarroaren kasua izan zen. Dekapodo horretako larba ugari aurkitu ziren Bidasoako estuarioaren barnealdeko planktonean, baina larba horiek ez ziren beste estuarioetan erregistratu.

Espezie hori 1994-1995ean aurkitu zen estuario horretan (D'Elbee 1998) eta 1989-2008 aldian ez zen aipatu Bilboko estuarioan emandako BEDE bentonikoen zerrendan (Zorita et al. 2013). Ipar Amerikako mendebaldeko kostaldeko berezko karramarro hau azaleko habitat eta gazitasun baxuetan bizi da (Eno et al. 1997), Europa kontinentalaren zati handi batean hedatzen da 1870az geroztik (Cuesta et al. 1991; Minchin eta Sheehan 1995; Eno et al. 1997), segur aski lasta-uretanuren bidez edo kroskoetan itsatsita garraiatuz (Eno et al. 1997). Horrek guztiak iradokitzen du estuario partikular batek, kasu honetan Bidasoako estuarioak, berezko dituen ingurumen-ezaugarriek aukera eman dezaketela inguruko estuarioak kolonizatu ezin dituen BEDE jakin bat sastatzeko. Esate baterako, Bidasoako estuarioa erdi itxia da, zenbait ubide eta padura gazi ditu erdialdean, eta uraren edukitze-denbora handia da barnealdean. Badirudi habitat egokia dela espezie horrentzat, euskal kostaldeko gainerako estuarioetan aurkitu ezin dena. Estuarioetan espezie estuariotar baten modu irregularreko agerpenaren beste adibide bat *C. aquaedulcis* izan zen; Bilbo, Plentzia eta Oriako estuarioetan dentsitate txikian bakarrik aurkitu zen. Hala ere, ezin izan genuen datu horien hedapenari buruzko ondorio argirik atera, espezie hori Urdaibaiko estuarioan beste azterketa batzuetan ere jaso baita, eta dentsitate altuenak udaberrian lortzen baititu, udan gutxituz (Villate eta Orive 1981; Villate 1989; Barroeta et al. 2020).

Zooplankton-komunitateei buruzko emaitzek, oro har, estuarioen arteko desberdintasunak erakutsi zituzten ez soilik BEDE-en multzoan, baita ingurugiro baldintzetan ere. Bilboko estuarioak beste estuarioekin alderatuta ingurumen-baldintza kontrastagarriena zuen, batez ere, Urdaibai eta Plentzia estuarioekin alderatuta. *P. marinus*en ondoren, zirripedo larbak izan ziren Bilboko estuarioa eta beste estuarioak bereizi zituen kategoria zooplanktoniko nagusia eta ondoren, *A. bifilosa* kopepodoa eta Gnathiidae isopodoak. Bilboko estuarioko zooplankton totalari ekarpen handiena zirripedoen larbek egiten zioten, zeina erlazionatuta dagoen substratu natural eta artifizial gogorren goiko azalerarekin (Villate et al. 2017); beste estuarioetan, berriz, ekarpen handiena Gnathiidae isopodoak eta aldi baterako beste zooplankton batzuk egiten zieten, sakonera txikia eta mareen eragin konbinatuagatik (Villate 1997).

Beste aurkikuntza interesgarri bat espezie estuariotarren dentsitate maximoak eta espezie neritikoaren nagusitasunetik estuariotarrenerako trantsizioa estuarioan bertako posizioarekin erlazionatuta zegoela eta ez gazitasunarekin izan zen. Bi aldagai hauek eragile giza hartzen zituzten RDAk baieztatzen zuen aurkikuntza hori, izan ere, taxon estuariotarren eta neritikoaren banaketan ekarpen handiena egiten zuen aldagaia distantzia erlatiboa zen eta ez gazitasuna. Hori bat dator beste trantsizio-sistema batzuetan azaldutakoarekin, Mission Bay eta Senegal ibaiaren estuarioan, non zooplankton komunitateetako aldaketa espazialek estuarioaren ahoaren distantziarekin ere zerikusia baitzuten (Champalbert et al. 2007; Elliot eta Kaufmann 2007). Urdaibaiko estuarioko bi laginketen artean espezie neritikoetatik estuariotarrerako trantsizio gazitasunean hauteman ziren desberdintasunek indartu egin zuten estuarioaren ahoaren distantzia erlatiboaren paper nagusiaren hipotesia, espezie neritikoaren eremuan estuarioetako espezie estuariotarrak ordezteko modua azaltzeko. Horrek zerikusia izan dezake ur-masen kokapena zehazten duten mareen eraginarekin eta estuarioaren barruan zooplankton populazioak bizitzearekin. Gure emaitzak itsasgoran duen kokapena erakusten du kasu guztietan, baina Villateren arabera (1997), zooplankton estuariotarrak barnealdetik mugitzen dira itsasgoran eta kanpoaldetik itsasbeheran, Urdaibaiko estuarioaren luzeraren heren batetik gorako distantzien gainean marea bizietan. Hori dela eta, sistema meso-makrotidal horretako zooplankton-komunitateen eremuan, espezie estuariotarrak espezie neritikoekin (estuarioaren ahoaren luzeraren %25 eta %50 artean) ordezkatzeari estuarioaren ahoan bakarrik iristen diren ur-masetan

gertatuko litzateke, ur masak estuariotik kanpo atera baitaitezke eta inguruko kostaldeko urekin nahastu, populazio estuariotarrak bananduz eta estuariorako itzulera galaraziz.

EZTABAIDA OROKORRA

BEDE *A. tonsa* eta *O. davisae* 2001. urtean agertu ziren Bilboko estuarioan eta 2003. urtean Urdaibaiko estuarioan; harrezkero, populazio iraunkorrek ezarri ziren bi estuarioen barnealdean. Geroago, 2010ean, beste BEDE bat, *Pseudodiaptomus marinus*, eta OES *A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis*, Bilboko estuarioan agertu ziren, eta ugaritu egin ziren barne-estuarioan ere (Uriarte et al. 2016; Barroeta et al. 2020). BEDE *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* desberdintasunak agertu zituzten Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen kolonizazio-arrakastaren lorpenean; izan ere, hiru BEDE-ek lehenengoan arrakastaz ezarri baziren ere, *A. tonsa* bakarrik izan zuen arrakasta Urdaibaiko estuarioan. *A. tonsa* bat-bateko dentsitate igoera erakutsi zuen, 2002tik 2003ra, bi estuarioetan eta aldi berean, urte hotzenetik beroenera pasatuz. Horrek berretsi egin zuen ingurumen-aldaketa handiek, hala nola muturreko klima-gertaerek eta/edo aldaketa hidrológicoek, estuarioetan espezie inbaditzaileak ezartzea erraztu dezaketela (Winder et al. 2011). Espezie horren ondorengo populazio-aldaketak tenperaturarekin lotuta zeudela ere ikusi zen, aurreko azterketetan ere esan bezala (Aravena et al. 2009; Villate et al. 2018), urte beroek *A. tonsa*ren populazioari mesede eginez. Aitzitik, *O. davisae*ren ezarpena ez zen hain bortitza izan, Bilboko estuarioan poliki-poliki dentsitateak ugarituz, beste estuario kolonizatu batzuetan ikusi den antzera (Winder et al. 2011). Hala ere, 1. kapituluako emaitzen arabera, goranzko joera izan zuen ikerketa-aldi osoan zehar, eta dirudenez, barne-estuarioan ez zuen oraindik lortu bere dentsitate maximoa. Nahiz eta gure laginetan *O. davisae* *A. tonsa* baino dentsitate apalagoetan aurkitu izan dugun, horrek ez du esan nahi *A. tonsa* baino garrantzi txikiagoa zuenik kuantitatiboki. Gure azterketan argi eta garbi gutxietsi zen ziklopoide txiki horren benetako ugaritasuna 200 µm-ko plankton-sare bat erabiltzeagatik, beste ikerketa batzuetan ikusi dugun bezala (argitaratu gabeko datuak) edo antzeko tamaina duten beste *Oithona* espezie batzuetarako ikusi da (Villate 1991; Pansera et al. 2014). *P. marinus*, hiru BEDE-etako handiena, *A. tonsa* eta *O. davisae* baino askoz dentsitate baxuagoak izan zituen, jatorrizko eskualdean bezala, non *O. davisae* (Liang eta Uye 1997) bezalako beste kopepodo menderatzaile batzuk baino askoz ugaritasun txikiagoan aurkitzen den. Baina aztertutako beste BEDEarekin alderatuta, *P. marinus*ek izaera epibentonikoa du, eta beraz, haren dentsitatea txikiagotu egin daiteke ohiko zooplanktonaren laginetan (Olazabal eta Tirelli 2011; Brylinski et al. 2012). HADBE-ei dagokionez, *A. bifilosak* goranzko joera izan zuen Bilboko estuarioan; *C. aquaedulcis*ek, berriz, 2010ean agertu ondoren ugaritasuna azkarrago handitu zuen.

Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetako BEDE guztien espazio eta denbora banaketak gazitasunagatik eta tenperaturagatik (1. eta 3. kapituluak) eratu ziren argi eta garbi, afinitate gazikara eta beroak zituztelako. Hala ere, *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae*ren gazitasun optimoa, bai eta HADBE *A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis*ena ere, gure estuarioetan gazitasun handiagoetara (ur euhalino eta polihalinoak) mugatuta zegoen, laborategiko esperimenduekin eta estuario handiagoekin alderatuz (Lance 1963; Castro-Longoria and Williams 1999; Svetlichny et al. 2012; Chaalali et al. 2013; Sabia et al. 2015; Zagami et al. 2018); segur aski, bi estuarioak itsasoak menderatutako sistema txikiak direlako. Sistema horietan, ur-masa mesohalino eta oligohalinoak ez dira aski kopepodo planktoniko gazikarak arrakastaz garatzeko. Bai *A. tonsa*ak, bai *O. davisae*ek erakutsi zuten dentsitatea izugarri jaitsi zela, 33tik 35 gazitasun-gunera, bi estuarioetan (Villate et al. 2018). Hala ere, Bilboko estuarioan gure ikerketa-aldian zehar, *A. tonsa* eta *O. davisae* gazitasun handiagoko uretara hedatu ziren; Urdaibaiko *A. tonsa*, berriz, gazitasun txikiko uretara mugatu zen. *P. marinus* izan zen gazitasunaren banaketa zabalena zuen BEDEa. Oro har, Bilboko estuarioan BEDEak gazitasun-maila handiagoa izan zuten *A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis* HADBE-ek baino; Urdaibaiko *A. tonsa*, berriz, *A. bifilosa* baino gutxiago hedatu zen gazitasun handiko uretara. *A. tonsa* bi estuarioetan oso urtaroko joera nabarmena zuen, urteko

maximoaren unea periodo beroenean (uztaila-abuztua) izanik, Europako beste eremu kolonizatu batzuetan bezala (Baretta eta Malschaert 1988; David et al. 2007; Camatti et al. 2019). Hala ere, Bilboko itsasadarrean azken denbora-aldian (2010-2015), urteko maximoaren unea ez zen hain udara mugatua, argi eta garbi udaberrira eta udazkenera hedatuz eta urte osoan dentsitate handiagoa erakutsiz. 1. eta 3. kapituluetakoko emaitzen arabera, *O. davisae* *A. tonsa* baino temperaturarekiko mendekotasun gutxiago zuen, baina mendekotasun handiagoa zuen estratifikazioaren aurrean; nahiz eta beroarekiko afinitate argia izan. Hain zuzen, *O. davisae* urteko maximoaren unea udazkenean zen Bilboko estuarioan 2003-2009 denbora-aldian, baina udara aurreratu zen 2010-2015 denbora-aldian. Halaber, espezie horren urtaroko joera jatorrizko eskualdean eta beste eremu kolonizatu batzuetan deskribatutakoaren antzekoa zen (Uye eta Sano 1995; Yildiz et al. 2016), Bilboko estuarioan *O. davisae* neguko hilabeteetan mantendu zen, Itsaso Beltzeko kostaldeko uretan (Seregin eta Popopova 2016) eta beste leku hotzagoetan ikusitakoarekin alderatuta, seguru asko uraren tenperatura 10 °C-tik beherakoa ez delako Bilboko estuarioan. *P. marinusek* Bilboko estuarioan zuen urtaroko patroia espezie horrek kolonizatutako beste eremu batzuetan izandakoaren antzekoa izan zen (Fleminger eta Hendrix Kramer 1988; Deschutter et al. 2018), dentsitate altuagoak izanik ekainetik irailera bitartean, udazkenean behera eginez eta neguko hilabete gehienetan desagertuz. *P. marinusek* ez duenez arrautza jarkikorrik sortzen (Sabia et al. 2014), estuarioaren barruko populazioa urtero berreskuratu daiteke kostaldeko populazio iraunkor baten migrazioaren ondorioz. Horrela, ibai-emaririk handieneko garaian (negu-udaberri hasiera) populazioa estuariotik kanporatuko litzateke, eta gero berriro estuarioan sartuko litzateke udaberriaren amaieran, udaberritik udarako goranzko hondoko zirkulazioa areagotzeak lagunduta (Uriarte et al. 2014).

BEDE-ek Bilbo eta Urdaibaiko estuarioak kolonizatzeko izandako arrakastaren aldeak, 1. kapituluak eztabaidatuak, sistemaren ezaugarri hidromorfologikoei eta BEDE-en gaitasunei dagozkien desberdintasunen konbinazioari egotzi zitzaizkion. Urdaibaiko estuarioak Bilboko estuarioak baino uraren edukitze-denbora txikiagoa du (Valentzia et al. 2004), non bi geruzaren zirkulazioak estuarioan zehar ur haloklinaren beheko masen egonkortasun handiagoa ahalbidetzen baitu (Uriarte et al. 2014). Gainera, azalekoagoa den Urdaibaiko estuarioan haizeak eta mareak eragindako uraren turbulentsia handiagoa da, eta marearen zikloan zooplankton gazikararen multzoa itsasgoran barne-estuariotik itsasbeheran kanpoaldera mugitzen da, eta estuariotik kanporatu egin daiteke uholde-muturreko gertaeretan (Villate 1997; Uriarte et al. 1998). Baldintza horiek kaltegarriak dira *P. marinusentzat* eta *O. davisarentzat*; horientzat baldintza hoberenak ur truke mugatuko ur zutabe estratifikatuak dira, eta lehenengo espezierako baita itsas uren intrusioko eremu handi bat. *P. marinus* (Sabia et al. 2014) edo *O. davisae* (Uye eta Sano, 1995) aldean, *A. tonsa* hobeto egin diezaioke aurre baldintza horiei. Espezie horrek arrautza jarkikorrek sortzen baititu, sedimentuetan luzaroan egoten direnak eta populazio planktonikoak handitu edo berreskuratzeko aukera ematen dutenak (Katajisto et al. 1998). Era berean, bi estuarioen arteko *C. aquaedulcisen* dentsitatearen eta urtetik urterako dinamikaren arteko aldeak zerikusia izan dezake Urdaibaiko estuarioan aipatutako ingurumen-mugekin eta azken urteetan hidrogikoki egonkorrena den Bilboko estuarioan uraren kalitate-baldintzen hobekuntzarekin (Uriarte et al. 2016). WitOMIren analisiari esker (3. kapituluak), estuario bakoitzeko komunitatea eskala handiagoan ebaluatu ahal izan zen, Bilboko eta Urdaibaiko estuarioen arteko desberdintasunak nabarmenduz, eta *O. davisae*, *P. marinus* eta *C. aquadulaecis* Urdaibaiko estuarioan ezin ezartzeari buruzko 1. kapituluak lortutako ondorioak indartzuz.

Gainera, 3. kapituluko emaitzek Urdaibaiko estuarioan lortutako *A. tonsa*ren marjinaltasun handienaren atzean zeuden faktoreak ulertzea ahalbidetu zuten, eta ezbaian jarri zuten sistema

horretan benetako nitxoaren desberdintasunen gaineko eragile nagusiak abiotikoak izan zirela, biotikoen eraginak baizik (Guisan et al. 2014). Emaizta horiek bat datoz 2. kapituluaren lortutako emaitzekin. Izan ere, BEDEak agertu aurretik, Urdaibaiko estuarioan *A. bifilosa* bertako espeziea zen ur gazikaretako kopepodo nagusia (Uriarte et al. 2016; Villate et al. 2018) eta seguru asko, *A. tonsa* BEDE kongeneriko berriaren espazio eta denboraren hedapena mugatu zuen. Aitzitik, ikerketaren hasieran Bilboko estuarioan ez zegoen zooplankton komunitate estuariotarrak, sistemaren kutsadura historikoaren ondorioz (Villate et al. 2004) eta ur gazikarak, hasiera batean, espezie neritikoek okupatu zituzten kopuru txikitik. Beraz, ikerketa-aldian zehar BEDE eta HADBE populazio ugari ezarri ziren, horren ondorioz estuario horretako kopepodo komunitate estuariotarra lehengoratu zen, birgaitze-planaren laguntzaz.

Estuario bakoitzean hiru BEDE kolonizatzeak izan zuen arrakastak eragin handia izan zuen jatorrizko komunitate zooplanktonikoan, zooplanktonaren eta kopepodo totalaren ugaritasunean, komunitate egituraren eta dibertsitatean, eta bertako populazioen espazio eta denbora banaketan (1., 2. eta 3. kapituluak). Espezie kongenerikoei dagokienez, Aravena et al.-ek (2009) jakinarazi zuen *A. clausi* espezie neritikoak *A. tonsa* kanpoalderantz desplazatu zuela 1998-2002 denbora-alditik 2003-2005 denbora-aldira, eta ikerketa honek erakutsi zuen desplazamendu hori ez zela hobetu azken urteetan *A. tonsa*ren dentsitatea barne-estuarioan handitu ondoren. *O. davisae*ekin ere antzeko eragina ikusi zen, eta, neurri handi batean, *O. nana* antzeko tamaina eta portaera duen espezie neritikoaren presentzia murriztu zuen, seguruenik, urtaroko joeraren gainjarpenean duten lehia-elkarrekintzaren ondorioz. *O. davisae* eragindako *O. nana*ren desplazamendua beste eremu batzuetan ere ikusi da (Isinibilir et al. 2016; Zagami et al. 2018), fenomeno hau, *O. davisae* *O. nana*ekin alderatuta, gazitasunarekiko tolerantzia handiagoak, gorputz-dentsitate txikiagoak, hondoratze-abiadura txikiagoak eta igeriketa-abiadura handiagoak lehian ematen dioten abantailari egotz dakioke (Isinibilir et al. 2016). Urdaibaiko estuarioan, *A. tonsa* sartzeak ez zuen *A. bifilosa* desagertu edo nabarmen gutxitu, baina bi espezie horiek espazioan eta denboran banandu ziren, Europako beste estuario batzuetan bezala (Baretta eta Malschaert 1988; Soetaert eta Van Rijswijk 1993; David et al. 2007). *A. tonsa* udako hilabeteetara eta estuarioaren barreneko gunera mugatu zen; *A. bifilosaren* urteko maximoaren unea berriz, bi hilabete aurreratu zen, udatik udaberrira, eta haren banaketa espaziala gazitasun handiagorantz desplazatu zen.

Dena dela, ugaritasunean eta nitxoetan izandako eraginak ez ziren mugatu bertako espezieetara, izan ere, 3. kapituluko nitxoaren gainjarpenaren emaitzek agerian utzi zuten *A. tonsa* eta *O. davisae*ren nitxoek kopepodo neritiko gehienekin gainjartzen zirela, eta gainjarpen hori hasiera batean handiagoa izan zela, BEDE-ek sistema arrakastaz kolonizatu ondoren. Gainjartze handiena, gazitasun-gradienteari ez ezik, urtaroren araberako kointzidentziari ere zor zaio, alegia, *A. tonsa* eta *O. davisae* PCPCrekin izan zuten gainjarpenik handiena, zeina garai beroko taxon neritiko nagusia zen, eta *O. davisae*rentzat ez zen aldaketarik hauteman *T. longicornis* eta *Calocalanus* sp.-rekin, zeinak afinitate hotzeko espezie neritikoak ziren (Uriarte et al. 2016; Barroeta et al. 2020). Urdaibaiko estuarioan ez zen nitxo aldaketarik ikusi, ez eta nitxo-gainjartzerik ere, seguruenik BEDE agertu aurretik komunitate neritiko eta gazikarak zeudelako.

Zooplanktonaren komunitate egiturari dagokionez, BEDE-ek kopepodo eta zooplankton totalen zuten eragina desberdina zen estuarioen artean eta estuarioko gazitasun-guneen artean, 2. kapituluaren ikus daitekeen moduan. Aldaketa gogorragoak ikusi ziren Bilboko barne-estuarioan, non *A. tonsa* eta *O. davisae* bat-batean heldu eta ugaritzeak alfa dibertsitatea nabarmen murriztea eragin baitzuen, espezie bat nagusi bihurtzean gertatzen den bezala (Richirt et al. 2019). *P. marinus* eta *C. aquaedulcisen* geroagoko sarrerek kontrako eragina izan zuen, eta ondorioz alfa dibertsitatea handitu egin zen berriro. Barne-estuarioan ur gazikara afinitateko espezie berriak

sartuz joan ziren pixkanaka, ugari eta nagusi bihurtuz, horrek ere eragin nabarmena izan zuen beta dibertsitatean; izan ere, Bilboko estuarioan komunitate neritikotik argi bereizitako komunitate estuariotarra berreskuratzea ahalbidetu baitzuen, neurri handi batean sistemaren espezie heterogeneotasuna handituz. BEDE eta HADBE sartzeak ere handitu egin zuen kopepodoen gamma dibertsitatea, baina estuario osoko kopepodoen dibertsitatean espezie neritikoek estuariotarrek baino eragin handiagoa izan zuten, Urdaibaiko estuarioan ere aurkitu zen bezala; izan ere, gainerako estuarioko guneek espezie multzoa mantentzen dute (Bonecker et al. 2013). Gainera, zenbait taxon neritikoren dentsitatean ere aldaketa nabarmenak hauteman ziren; izan ere, apendikulariazeoen eta gastropodo eta bibalboen larben (1. kapitulua) goranzko joera orokorrak berretsi egin zuen sistema horren zooplanktonaren ingurumen-baldintzak hobetzearen ondorio positiboa, ikerketa-aldian disolbatutako oxigeno-aldaketetatik ondoriozta daitekeenez (Villate et al. 2013; Iriarte et al. 2016). Emaizta horiek 3. kapituluan ikusitako habitat zentroidearen kokapenaren desplazamenduari lotu ziren. Urdaibaiko estuarioan, Bilboko estuarioan ez bezala, BEDEak eragin ahula izan zuten erkidegoko egitura zooplanktonikoaren urte arteko aldaketetan. Aldaketa horiek nagusiki, kopepodo neritikoek bultzatu zituzten, hala nola, PCPC, *O. nana* eta *E. acutifronsek*. Kopepodo estuariotarren artean, *A. bifilosa* bertako espeziea izan zen zooplanktonaren egitura aldatzearen eragile nagusia. Kasu honetan, *A. tonsa* BEDEa ez zenez bertako espeziea *A. bifilosa* bezain ugaria izan, eta espezie horrek lehen okupatzen zuen nitxoa partekatu zuenez, ez zen komunitate zooplanktonikoan eragin esanguratsurik izan, bestelako egoeran ekosistema aldatzea ekar lezakeena (Doherty-Bone et al. 2019). Esan liteke Urdaibaiko estuarioak inbasioek komunitate zooplanktonikoko dibertsitate-mailan eragindako aldaketen aurrean erresistentzia handia izan zuela, aldaketak soilik *A. tonsa* eta *A. bifilosaren* dinamikan zeharka eragindakoak izanik (Villate et al. 2018).

BEDE-ek zooplankton eta kopepodoen fenologian ere eragin zuten. Aldaketa fenologiko handienak Bilboko barne-estuarioan gertatu ziren, non espezie neritikoek eragindako kopepodoen udaberriko maximoaren unea, BEDE-ak nagusitu zirenean udan izatera pasa baitzen (1. Kapitulua). Behin BEDE-ek Bilboko estuarioa kolonizatu ondoren, estuario honetako zooplanktonak normalean estuario batean ikusten diren ur gezetako, estuariotarreko eta neritikoko komunitate diferentziatuak izatera pasa zen, azken honetan argi eta garbi desberdinduz negu-udaberriko komunitate bat eta uda-udazkeneko beste bat (3. kapitulua). Hau gure estuarioak kokatzen diren ingurune biogeografikoko ziklo termalean gertatzen den espezie neritikoaren nagusitasuneko aldaketaren ondorio da (Fanjul et al. 2018). Urdaibaiko estuarioan, zooplankton eta kopepodo dentsitateen fenologiako aldaketak barne-estuarioan ere gertatu ziren, baina aldaketa hauek *A. bifilosaren* aldaketa fenologikoen ondorio ziren, *A. tonsa*arekin zuen lehiakortasunak eraginda (Villate et al. 2018). Kasu honetan, zooplankton eta kopepodoen dentsitate maximoak aurreratu egin ziren. Zooplankton taldeen eta kopepodo espezieen alfa dibertsitateko urtaroko joerak Bilboko barne-estuarioan nabarmenki aldatu ziren BEDE-ak estuarioan ezarri ondoren, alfa dibertsitatearen balio baxuenak urtearen lehenengo zatitik bigarren zatira pasaz *A. tonsa* eta *O. davisaren* eraginez, beste ingurune kolonizatu batzuetan ikusi den bezala (Gómez-Erache et al. 2000; Frisch et al. 2006). Ondoren, *A. bifilosa* eta *C. aquaedulcis* estuarioan dentsitate altuetan agertu zirenean, kopepodoen espezie-aberastasuna eta Shannon dibertsitatea urtearen lehenengo zatian handitu egin ziren, dibertsitate-indizeek estuariotar motako urtaroko joera bat erakutsiz, Urdaibaiko barne-estuarioan aurkitzen zen bezalakoa (Villate et al. 2017). Aitzitik, Bilboko estuarioan beta eta gamma dibertsitateko urtaroko joeran aldaketak BEDE eta HADBE espezieetan behatutako aldaketekin lotuak zeuden, ziur aski zooplankton osagaien espezie-ekiprobabilitate handiagoagatik estuarioa bere osotasunean kontsideratzen denean eta ez gazitasun guneka. Urdaibaiko estuarioan, zooplankton taldeen eta

kopepodo espezieen alfa, beta eta gamma dibertsitatean urtaroko joeran behatutako aldaketak lotuak zeuden *A. tonsaren* zeharkako eraginagatik, *A. bifilosa* espeziearen urtaroko joeran behatutako aldaketekin.

4. kapituluko aurretiazko emaitzek ondorengo premisa egitea ahalbidetu dute: BEDE-ak seguraski lasta-uren bidez iritsi ziren Bilboko estuariora eta gerora gainontzeko Euskal Herriko kostaldeko estuariotara hedatu ziren. Bilboko estuarioak portu komertzial handi bat dauka eta ingurugiro baldintza zehatz batzuk biltzen ditu zeintzuk BEDE-en kolonizaziorako ingurumen egoki bat bilakutzen duten, esate baterako, ur zutabearen estratifikazio handia barne-estuarioan, baldintza eutrofikoak eta bertako kopepodo estuariotarrak ez egotea. Era berean, Aturri estuarioaren ahoan kokatutako Baionako portu komertzial internazionala du eta beste sarrera iturri bat izan daiteke. Estuario honetako luma Bidasoako estuarioraino iristen da, Bilboko estuarioko luma ez bezala (Fernández-Nóvoa et al. 2019), eta BEDE-en indibiduen hedapena erraztu dezake. . Gainontzeko Euskal Herriko kostaldeko estuarioetan ez dago ezaugarri horiek dituen porturik, lasta-uren bidezko sarrera, normalean ohikoena (Gubanova 2000), oso sinesgaitza suertatzen da eta biderik probableena laketontzien bidezko garraioa izanik (Hänfling et al. 2011; Geburzi and McCarthy 2018) edota hedapen naturala, espezie estuariotar hauek estuariotik kanporatuak baitira ibaien uholdeen edota marea trukeen bidez (Villate. 1997; Islam and Tanaka 2007).

Hala eta guztiz ere, desberdintasunak aurkitu ziren *A. tonsa* eta *O. davisae*ren hedapenean. *O. davisae* estuario guztietan aurkitzen zen bitartean, *A. tonsa* ez zen Oria eta Bidasoako estuarioetan aurkitu. Horrek iradoki zuen bi espezieek ez zutela euskal estuarioetan hedapen-bide paraleloa jarraitu. Gainera, 4. kapituluan eztabaidatutako arrazoiek ezin zuten azaldu *A. tonsaren* hedapena zergatik zegoen mugatua. Bilboko estuarioan ez bezala, Urdaibaiko estuarioan *A. tonsa* udako hilabetetara mugatua zegoen (Barroeta et al. 2020), non populazioa seguraski arrautza jarkikorrei esker berriro berreskuratzen zen. Urtaroko joera mugatua izatea *A. bifilosa* bertako espezie kongenerikoaren presentziagatik izan zitekeen. Plentziako estuarioan bi espezie hauen presentzia eta udako ugaritasuna Urdaibaiko estuarioan lortutako antzekoa zen, eta horrek iradokitzen du bi espezien interakzioa Urdaibaiko estuarioan behatutakoaren antzekoa izango dela. Ez hori bakarrik, bi sistemek ezaugarri antzekoak dituzte, hau da, biak dira txikiak, azalekoak, estratifikazio baxukoak eta marea truke handikoak, zeintzuk *O. davisae*ren ezarpen ez arrakastatsua azaltzeko ere balio duten. Baina, *O. davisae* Oria eta Bidasoako estuariotan ere behatu zen, lehenengoan dentsitate moderatuetan eta bigarrenean dentsitate handitan. Berriz ere estratifikazioa zen arrakastan eragiten zuen faktore nagusia, izan ere, Oriako estuarioak duen morfologiagatik estratifikazio maila moderatua eta marea truke baxua dauka (San Vicente et al. 1988) eta Bidasoako estuarioak estratifikazio altua eta marea truke oso txikia bere ezaugarri geomorfologikoek estuarioan ur gezaren erretentzioa laguntzen baitute. Bi estuario hauetan *A. tonsaren* ausentziaren arrazoi probableena estuario horietara ez dela iritsi izan daiteke, ingurugiro baldintzek mugatua izateko aukera ez delako oso probablea bi estuarioek ingurugiro kalitate egokiak dituztelako (Solaun et al. 2018; Gipuzkoako Foru Aldundia 2020) eta habitat estuariotar egokiak bertako *A. bifilosa* espezieak okupatuak Urdaibaiko eta Plentziako estuarioetan bezala.

ONDORIO OROKORRAK

Bilboko eta Urdaibaiko estuarioetan BEDE eta HADBE-en ezarpenean diferentziak

- *A. tonsa*, *P. marinus* eta *O. davisae* BEDE-ek arrakastaz kolonizatu zuten Bilboko estuarioa, baina soilik *A. tonsa* izan zuen arrakasta Urdaibaiko estuarioan.
- *A. tonsa* eta *O. davisae* dentsitate handiak lortu zituzten eta Bilboko estuarioaren barnealdean espezie nagusi bilakatu ziren, gero gazitasun handiagoetara zabaldu ziren, baina 35 gazitasun inguruko uretan bortizki gutxitu ziren. Urdaibaiko estuarioan, berriz, *A. tonsa* barne-estuariora mugatuago zegoen eta *O. davisae* oso noizean behin agertzen zen eta oso dentsitate baxuetan.
- *P. marinusek* ere dentsitaterik handienak Bilboko estuarioaren barnealdean izan zituen, baina *A. tonsa* eta *O. davisae* baino gazitasun-banaketa zabalagoa izan zuen.
- *C. aquaedulcis* eta *A. bifilosa* HADBE-ek Bilboko barne-estuarioa ere arrakastaz kolonizatu zuten, batez ere lehena, dentsitate altuak lortu zituena eta sarritan espezie nagusi bilakatu zena. BEDE guztiek portaera termofiloa erakutsi zuten, urteko maximoaren unea udan izanik. Bilboko estuarioan *A. tonsa* bere urtarokotasunaren banaketa zabaldu egin zuen ikerketa-aldian zehar, *O. davisae* hasieran urteko maximoaren unea udazkenean zuen baina azken denbora-aldian udara aurreratu zen, eta *P. marinusek* urteko maximoaren unea ekainetik irailera bitartean izan zuen, urtearen arabera.
- *C. aquaedulcis* eta *A. bifilosa*, baina ez ziren hain termofiloak, eta Bilboko estuarioa kolonizatu ostean, biek urteko maximoaren unea udaberrian zuten.

Kolonizazio arrakastan eragiten dituzten estuarioen ezaugarrietan diferentziak

- Bilboko estuarioko ezaugarriek, hala nola, ur zutabearen estratifikazio eta egonkortasun altuek, itsasoko uren sarrera handiek, eutrofizazio handiagoez, neurrizko kutsadurak, eta komunitate estuariotar bat ez izateak BEDE-en kolonizazioa erraztu zuten.
- Bestalde, Urdaibaiko estuarioko ingurumen-baldintza desegokiak izan ziren *P. marinus* eta *O. davisae*ren ezarpenerako. Izan ere, turbulentsia eta ur zutabearen ezegonkortasun handiagoa, haizeak eta mareak eragindako estratifikazio txikiagoa eta *A. bifilosa* nagusi deneko ondo ezarritako bertako komunitate estuariotarra, eragile nagusiak izan ziren *A. tonsa* denboran eta espazioan mugatzeko.

BEDE eta HADBE-en eragina zooplankton komunitatean

- Bilboko estuarioan BEDE, *A. tonsa* eta *O. davisae* batez ere, eta HADBE-ek, *C. aquaedulcis* batez ere, barne-estuarioko kopepodo eta zooplankton totalaren abundantzian ekarpen handia egin zuten, zeinak modu honetan kanpo-estuarioko balio antzekotara iritsi ziren. Bestalde, Urdaibaiko estuarioan, BEDE-en eragin kuantitatiboa zooplankton eta kopepodo totalean hutsala izan zen.
- Bilboko estuarioan, *A. tonsa* *A. clausi* espezie neritikoa ordezkatu zuen espezie nagusi bezala, eta *O. davisae* *O. nanaren* presentzia asko gutxitu zuen barne-estuarioan. Lehiaren presioa handiagoa izan zen *Oithona* kongenerikoen artean, hauen urtarokotasunean dagoen gainjarpena dela eta.
- *A. tonsa* eta *O. davisae* haien kongenerikoekin eta espezie neritikoekin duten nitxo gainjarpena gutxitu egin zen ikerketa-aldian zehar, ziur aski denboran zehar gertatutako lehiakortasun-murrizketarekin.
- Urdaibaiko estuarioan, bertako espezie estuariotarra den *A. bifilosaren* ekarpena zooplankton abundantzien aldaketetan *A. tonsa*rena baino handiagoa izan zen kasu guztietan, eta *A. tonsa*ren ekarpena gehiago murrizten zen gazitasunarekin *A. bifilosaren* baino. Hala ere, *A.*

bifilosaren urteko maximoaren unea udatik udaberrira aldatu zen, bi hilabete arinago, eta *A. tonsa*rekin udan zuen lehiaren ondorio dela esan daiteke.

- Bilboko barne-estuarioan, BEDE-ek zooplankton eta kopepodoen fenologian aldaketak sortu zituzten, hasieran kopepodoen urteko maximoaren unea udaberriaren hasieran zen (espezie neritikoaren nagusitasunagatik) eta BEDE-en eraginez udara atzeratu zen. Urdaibaiko estuarioan, zooplankton eta kopepodoen fenologian aldaketak *A. tonsa* eragindako *A. bifilosaren* urtaroko joeran gertatutako aldaketen ondorio izan zen.
- Bilboko estuarioko gazitasun baxuko habitat ez saturatuen BEDE, *A. tonsa* eta *O. davisae*, eta HADBE-en, *C. aquaedulcis*, kolonizazioan arrakastak komunitate estuariotar bat osatzea eragin zuen, espazialki komunitate neritikotik bereizitakoa. Ondorioz, barneko eta kanpoaldeko konposizio aldaketetan izandako igoerak beta dibertsitatea igotzea eragin zuen.
- Bilboko barne-estuarioko komunitatean, alfa eta gamma dibertsitateak nabarmenki jaitsi ziren *A. tonsa* eta *O. davisae* nagusi bilakatu zirenean, eta berriro igo ziren *A. bifilosa*, *C. aquaedulcis* eta *P. marinus* iritsi zirenean.
- BEDE eta HADBE-ek ere alfa eta gamma dibertsitatearen urtaroko joerak eraldatu zituzten, urtearen lehengo zatian handitu egin ziren *C. aquaedulcisen* ekarpenaren ondorioz, eta bigarren zatian gutxitu *A. tonsa* eta *O. davisae*ren uda-udazkeneko nagusitasunaren ondorioz.
- Urdaibaiko estuarioan, alfa, gamma eta beta dibertsitatean *A. tonsa* zeharka eragin zuen, pentsatuz espezie hau izan zela *A. bifilosa* espeziean ikusitako aldaketa espazial eta tenporalaren eragilea, zeina komunitatearen dibertsitateko benetako eragilea zen.

BEDE-en hedapena beste estuarioetara

- Bilboko eta Urdaibaiko estuarioez gain, *A. tonsa* Plentziako estuarioan ere aurkitu zen, ez ordea Oria eta Bidasoako estuarioetan. *O. davisae* ikertutako hiru estuario berrietan aurkitu zen baina *P. marinus* horietako bakar baten ere ez.
- BEDE-ek aurrenekoz Bilboko estuarioa lasta-uren bidez kolonizatu izanaren eta gerora gainontzeko estuarioetara hedatu izanaren atariko premisa kolokan jarri da *A. tonsa* eta *O. davisae*ren hedapenari dagozkion desberdintasunak behatu ondoren, zeinak hedapen-bide desberdinak izan zituztela iradokitzen duen. Metodo molekularrak erabiltzea proposatzen da Euskal Herriko kostaldeko estuarioetan BEDE-en hedapen bidea zein izan den argitzeko.
- BEDE-en eta bertako kopepodo estuariotarren presentzia/ausentzia eta abundanzia emaitzek nabarmen dute iristeko aukeraren garrantzia eta sistemek eta espezieek berauek dituzten ezaugarrien garrantzia kolonizazioan arrakasta izateko.

ERREFERENTZIAK

- (1959) The Venice system for the classification of marine waters according to salinity. In: Symposium on the classification of brackish waters. Venice, pp 8–14
- Adams JB, Bollens SM, Bishop JG (2015) Predation on the invasive copepod, *Pseudodiaptomus forbesi*, and native zooplankton in the lower Columbia River: An experimental approach to quantify differences in prey-specific feeding rates. *PLoS One* 10:1–18. doi: 10.1371/journal.pone.0144095
- Albaina A, Uriarte I, Aguirre M, et al (2016) Insights on the origin of invasive copepods colonizing Basque estuaries; a DNA barcoding approach. *Mar Biodivers Rec* 9:1–7. doi: 10.1186/s41200-016-0045-2
- Albaina A, Villate F, Uriarte I (2009) Zooplankton communities in two contrasting Basque estuaries (1999 – 2001): reporting changes associated with ecosystem health. *J Plankton Res* 31:739–752. doi: 10.1093/plankt/fbp025
- Albins MA (2015) Invasive Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce abundance and species richness of native Bahamian coral-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 522:231–243. doi: 10.3354/meps11159
- Alofs K, Jackson D (2014) Meta-analysis suggests biotic resistance in freshwater environments is driven by consumption rather than competition. *Ecology* 84:245–263. doi: 10.1890/07-1861.1
- Altukhov DA, Gubanov AD, Mukhanov VS (2014) New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts. *Mar Ecol* 35:28–34. doi: 10.1111/maec.12168
- Ambler JW, Cloern JE, Hutchinson A (1985) Seasonal cycles of zooplankton from San Francisco Bay. *Hydrobiologia* 129:177–197
- Aravena G, Villate F, Uriarte I, et al (2009) Response of *Acartia* populations to environmental variability and effects of invasive congeners in the estuary of Bilbao, Bay of Biscay. *Estuar Coast Shelf Sci* 83:621–628. doi: 10.1016/j.ecss.2009.05.013
- Arranz S (2012) Contaminación por metales pesados. El caso de la ría de Bilbao. *Itsas Memoria Rev Estud Marítimos del País Vasco* 7:265–282
- Aslaksen I, Nybø S, Framstad E, et al (2015) Biodiversity and ecosystem services: The Nature Index for Norway. *Ecosyst Serv* 12:108–116
- Astra L, Anda I, Solvita S, Anissa S (2018) Survey of presence of non-indigenous *Eurytemora carolleeae* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) five years after its first discovery. *Proc Latv Acad Sci* 72:230–235. doi: 10.2478/prolas-2018-0032
- Azeiteiro U, Marques J, Ré P (1999) Zooplankton annual cycle in the Mondego river estuary (Portugal). *Arq do Mus Bocage* 3:239–264
- Azeiteiro UM, Marques SC, Vieira LMR, et al (2005) Dynamics of the *Acartia* genus (Calanoida: Copepoda) in a temperate shallow estuary (the Mondego estuary) on the western coast of Portugal. *Acta Adriat* 46:7–20

- Bailey SA (2015) An overview of thirty years of research on ballast water as a vector for aquatic invasive species to freshwater and marine environments. *Aquat Ecosyst Heal Manag* 18:261–268. doi: 10.1080/14634988.2015.1027129
- Bandpei MAA, Tabari MR, Abdel-Fatah ME-S, et al (2017) Abundance and biomass of the invasive copepod, *Acartia tonsa* Dana, 1849 around the fish cage culture in the southern Caspian Sea (Mazandaran-Kelarabad), Iran. *Adv Agric Sci* 5:1–12
- Baretta JW, Malschaert JFP (1988) Distribution and abundance of the zooplankton of the Ems estuary (North Sea). *Netherlands J Sea Res* 22:69–81
- Barroeta Z, Villate F, Uriarte I, Iriarte A (2020) Differences in the colonization success and impact of non-indigenous and other expanding copepod species on the zooplankton of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. *Biol Invasions* 22:3239–3267. doi: 10.1007/s10530-020-02320-7
- Barry KL, Levings CD (2002) Feasibility of using the RAMAS-Metapopulation model to assess the risk of a non-indigenous copepod (*Pseudodiaptomus marinus*) establishing in Vancouver Harbour from ballast water. Canadian technical report of fisheries and aquatic sciences 2401. West Vancouver
- Bax N, Williamson A, Aguero M, et al (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar Policy* 27:313–323. doi: 10.1016/S0308-597X(03)00041-1
- Belmonte G, Potenza D (2001) Biogeography of the family Acartiidae (Calanoida) in the Ponto-Mediterranean Province. *Hydrobiologia* 453:171–176
- Benedetti F, Jalabert L, Sourisseau M, et al (2019) The seasonal and inter-annual fluctuations of plankton abundance and community structure in a North Atlantic marine protected area. *Front Mar Sci* 6:1–16. doi: 10.3389/fmars.2019.00214
- Biancalana F, Dutto M, Berasategui A, et al (2014) Mesozooplankton assemblages and their relationship with environmental variables: a study case in a disturbed bay (Beagle Channel, Argentina). *Environ Monit Assess* 186:8629–8647. doi: 10.1007/s10661-014-4032-y
- Bianchi F, Acri F, Aubry FB, et al (2003) Can plankton communities be considered as bio-indicators of water quality in the Lagoon of Venice? *Mar Pollut Bull* 46:964–971. doi: 10.1016/S0025-326X(03)00111-5
- Bilboko Portua (2020) Balance del Puerto de Bilbao 2019. Bilbao
- Boix D, Gascon S, Sala J, et al (2005) A new index of water quality assessment in Mediterranean wetlands based on crustacean and insect assemblages: the case of Catalunya (NE Iberian peninsula). *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 15:635–651. doi: 10.1002/aqc.750
- Bol P (2011) Pathogens, Human. In: Simberloff D, Rejmánek M (eds) *Encyclopedia of biological invasions*. University of California Press, Berkeley, pp 514–520
- Bollens SM, Breckenridge JK, Cordell JR, et al (2014) Zooplankton of tidal marsh channels in relation to environmental variables in the upper San Francisco Estuary. *Aquat Biol* 21:205–219. doi: 10.3354/ab00589

- Bollens SM, Breckenridge JK, Vanden Hooff RC, Cordell JR (2011) Mesozooplankton of the lower San Francisco Estuary: spatio-temporal patterns, ENSO effects and the prevalence of non-indigenous species. *J Plankton Res* 33:1358–1377. doi: 10.1093/plankt/fbr034
- Bollens SM, Cordell JR, Avent S, Hooff R (2002) Zooplankton invasions: a brief review, plus two case studies from the northeast Pacific Ocean. *Hydrobiologia* 480:87–110
- Bonecker CC, Simões NR, Minte-vera CV, et al (2013) Temporal changes in zooplankton species diversity in response to environmental changes in an alluvial valley. *Limnologia* 43:114–121
- Borja Á, Muxika I, Franco J (2006) Long-term recovery of soft-bottom benthos following urban and industrial sewage treatment in the Nervión estuary (southern Bay of Biscay). *Mar Ecol Prog Ser* 313:43–55. doi: 10.3354/meps313043
- Borja A, Solaun O, Galparsoro I, et al (2004) Caracterización de las presiones e impactos en los estuarios y costa del País Vasco
- Bougeard S, Dray S (2018) Supervised multiblock analysis in R with the ade4 Package. *J Stat Softw* 86. doi: 10.18637/jss.v086.i01
- Bousfield E, Filteau G, O'Neill M, Gentes P (1975) Population dynamics of zooplankton in the middle St Lawrence estuary. In: Cronin L (ed) *Estuarine Research*, 1. Academic Press, New York, pp 325–351
- Boxshall G, Defaye D (2008) Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:195–207. doi: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8259-7_21
- Bradford-Grieve J (2002) Colonization of the pelagic realm by calanoid copepods. *Hydrobiologia* 485:223–244
- Breckenridge JK, Bollens SM, Roegner GC (2015) Plankton assemblage variability in a river-dominated temperate estuary during late spring (high-flow) and late summer (low-flow) periods. *Estuaries and Coasts* 38:93–103. doi: 10.1007/s12237-014-9820-7
- Broennimann O, Di Cola V, Guisan A (2020) ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package version 3.1.
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, et al (2012) Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Glob Ecol Biogeogr* 21:481–497. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x
- Brugnano C, D'Adamo R, Fabbrocini A, et al (2011) Zooplankton responses to hydrological and trophic variability in a Mediterranean coastal ecosystem (Lesina Lagoon, South Adriatic Sea). *Chem Ecol* 27:461–480. doi: 10.1080/02757540.2011.579962
- Brylinski JM (1981) Report on the presence of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in the harbour of Dunkirk (France) and its geographical distribution in Europe. *J Plankton Res* 3:255–260. doi: 10.1093/plankt/3.2.255
- Brylinski JM, Antajan E, Raud T, Vincent D (2012) First record of the Asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the southern bight of the North Sea along the coast of France. *Aquat Invasions* 7:577–584. doi: 10.3391/ai.2012.7.4.014

- Cáceres CE, Soluk DA (2002) Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* 131:402–408. doi: 10.1007/s00442-002-0897-5
- Calenge C, Dufour AB, Maillard D (2005) K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecol Modell* 186:143–153. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.12.005
- Camatti E, Pansera M, Bergamasco A (2019) The copepod *Acartia tonsa* Dana in a microtidal Mediterranean Lagoon: History of a successful invasion. *Water* 11:1200. doi: <https://doi.org/10.3390/w11061200>
- Castel J (1981) Aspects de l'étude écologique du plancton de l'estuaire de la Gironde. *Océanis* 6:535–577
- Castro N, Canning-Clode J, Ramalhosa P, et al (2019) Do non indigenous species (NIS) prevailing over native species with climate change effects? In: XX Iberian Symposium on Marine Biology Studies (SIEBM XX)
- Castro-Longoria E (2003) Egg production and hatching success of four *Acartia* species under different temperature and salinity regimes. *J Crustac Biol* 23:289–299
- Castro-Longoria E, Williams JA (1999) The production of subitaneous and diapause eggs: a reproductive strategy for *Acartia bifilosa* (Copepoda: Calanoida) in Southampton Water, UK. *J Plankton Res* 21:65–84
- CBD (2000) Living in harmony with nature Convention on Biological Diversity
- Cearreta A, Irabien MJ, Monge-Ganuzas M (2014) Los estuarios de la costa vasca: de su evolución natural durante el Holoceno a su transformación humana en el Antropoceno. In: Bodego A, Mendia M, Aranburu A, Apraiz A (eds) *Geología de campo: 12 excursiones geológicas por la Cuenca Vasco-Cantábrica*. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco, pp 9–23
- Cearreta A, Irabien MJ, Pascual A (2004) Human activities along the Basque coast during the last two centuries: geological perspective of recent anthropogenic impact on the coast and its environmental consequences. In: Borja Á, Collins M (eds) *Oceanography and marine environment of the Basque Country*. Elsevier oceanography series, pp 27–50
- Cearreta A, Irabien MJ, Ulibarri I, et al (2002) Recent salt marsh development and natural regeneration of reclaimed areas in the Plentzia estuary, N. Spain. *Estuar Coast Shelf Sci* 54:863–886. doi: 10.1006/ecss.2001.0862
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, et al (2015) Accelerated modern human – induced species losses : Entering the sixth mass extinction. In: *Science advances*. pp 9–13
- Cervetto G, Gaudy R, Pagano M (1999) Influence of salinity on the distribution of *Acartia tonsa* (Copepoda, Calanoida). *J Exp Mar Bio Ecol* 239:33–45
- Chaalali A, Beaugrand G, Raybaud V, et al (2013) Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *Acartia tonsa*. *PLoS One* 8. doi: 10.1371/journal.pone.0074531
- Chaalali A, Chevillot X, Beaugrand G, et al (2013) Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuar Coast Shelf Sci* 134:150–161

- Champalbert G, Pagano M, Sene P, Corbin D (2007) Relationships between meso- and macrozooplankton communities and hydrology in the Senegal River Estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 74:381–394. doi: 10.1016/j.ecss.2007.04.023
- Chan FT, Briski E (2017) An overview of recent research in marine biological invasions. *Mar Biol* 164:121. doi: 10.1007/s00227-017-3155-4
- Chen G, Hare MP (2011) Cryptic diversity and comparative phylogeography of the estuarine copepod *Acartia tonsa* on the US Atlantic coast. *Mol Ecol* 20:2425–2441. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05079.x
- Chiba S, Batten S, Martin CS, et al (2018) Zooplankton monitoring to contribute towards addressing global biodiversity conservation challenges. *J Plankton Res* 40:509–518. doi: 10.1093/plankt/fby030
- Chinnery FE, Williams JA (2004) The influence of temperature and salinity on *Acartia* (Copepoda: Calanoida) nauplii survival. *Mar Biol* 145:733–738. doi: 10.1007/s00227-004-1354-2
- Christy J, Stancyk S (1982) Timing of larval production and flux of invertebrate larvae in a well-mixed estuary. In: Kennedy V (ed) *Estuarine Comparisons*. Academic Press., pp 489–503
- Clarke Murray C, Pakhomov E, Therriault T (2011) Recreational boating: A large unregulated vector transporting marine invasive species. *Divers Distrib* 17:1161–1172
- Colwell RK, Rangel TF (2009) Hutchinson's duality: The once and future niche. *PNAS* 106:19651–19658
- Conover R (1957) Notes on the seasonal distribution of zooplankton in Southampton water with special reference to the genus *Acartia*. *Annu Mag Nat Hist* 10:63–67
- Cook RL, Binkley D, Stape JL (2016) Eucalyptus plantation effects on soil carbon after 20 years and three rotations in Brazil. *For Ecol Manage* 359:92–98
- Cordell J, Kalata O, Pleus A, et al (2015) Effectiveness of ballast water exchange in protecting Puget Sound from invasive species. *Washington*
- Cordell JR, Bollens SM, Draheim R, Sytsma M (2008) Asian copepods on the move: recent invasions in the Columbia – Snake River system, USA. *ICES J Mar Sci* 65:753–758
- Cordell JR, Lawrence DJ, Ferm NC, et al (2009) Factors influencing densities of non-indigenous species in the ballast water of ships arriving at ports in Puget Sound, Washington, United States. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 19:322–343. doi: 10.1002/aqc
- Cordell JR, Morrison SM (1996) The invasive Asian copepod *Pseudodiaptomus inopinus* in Oregon, Washington, and British Columbia estuaries. *Oceanogr Lit Rev* 4:371
- Cornils A, Wend-Heckmann B (2015) First report of the planktonic copepod *Oithona davisae* in the northern Wadden Sea (North Sea): Evidence for recent invasion? *Helgol Mar Res* 69:243–248. doi: 10.1007/s10152-015-0426-7
- Cotano U, Villate F (2006) Anthropogenic influence on the organic fraction of sediments in two contrasting estuaries: a biochemical approach. *Mar Pollut Bull* 52:404–414. doi: 10.1016/j.marpolbul.2005.09.027

- Cubbage A, Lawrence D, Tomasky G, Valiela I (1999) Relationship of reproductive output in *Acartia tonsa*, chlorophyll concentration, and land-derived nitrogen loads in estuaries of Waquoit Bay, Massachusetts. *Biol Bull* 197:294–295
- Cuesta JM, García-Raso J, González-Gordillo JI (1991) Primera cita de *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Xanthidae) en la Península Ibérica
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. In: Blaxter JH, Southward JA (eds) *Advances in Marine Biology*. Academic Press, Burlington, pp 249–293
- D'Elbee J (1998) Répartition des copépodes et des larves de décapodes dans la Baie de Saint-Jean-De-Luz (France): Le rôle des variables d'environnement. *J Rech Océanographique* 23:1–7
- Dahl E (1956) Ecological salinity barriers in poikilohaline waters. *Oikos* 7:1–21
- David V, Sautour B, Chardy P (2007) Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France)-Natural or anthropogenic forcing? *Estuar Coast Shelf Sci* 71:429–442. doi: 10.1016/j.ecss.2006.08.018
- David V, Tortajada S, Savoye N, et al (2020) Impact of human activities on the spatio-seasonal dynamics of plankton diversity in drained marshes and consequences on eutrophication. *Water Res* 170:115287
- Davidson I, Minton M, Carney K, et al (2017) Pioneering patterns of ballast treatment in the emerging era of marine vector management. *Mar Policy* 78:158–162
- De Olazabal A, Tirelli V (2011) First record of the egg-carrying calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the Adriatic Sea. *Mar Biodivers Rec* 4. doi: 10.1017/S175526711000935
- Delpy F, Pagano M (2018) Can changes in the distribution of two congeneric copepods (*Acartia clausi* vs. *Acartia tonsa*) constitute a sign of recovery for the anthropized Berre Lagoon (France, Mediterranean Sea)? In: Uttieri M (ed) *Trends in copepod studies—distribution, biology and ecology*. Nova Science Publishers Inc., New York, pp 119–144
- Delpy F, Pagano M, Blanchot J, et al (2012) Man-induced hydrological changes, metazooplankton communities and invasive species in the Berre Lagoon (Mediterranean Sea, France). *Mar Pollut Bull* 64:1921–1932
- Deschutter Y, Vergara G, Mortelmans J, et al (2018) Distribution of the invasive calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* (Sato, 1913) in the Belgian part of the North Sea. *Bioinvasions Rec* 7:33–41
- Dessier A, Chaalali A, Beaugrand G, et al (2017) Year-to-year changes in copepod diversity in a polyhaline area: the Gironde case of study. *Conf. Funct. Ecol. Environ.* July 11-12 2017
- Dexter E, Bollens SM (2020) Zooplankton invasions in the early 21st century: a global survey of recent studies and recommendations for future research. *Hydrobiologia* 847:309–319. doi: 10.1007/s10750-019-04096-x
- Di Castri F, Hansen A, Debussche M (1990) *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*. Kluwer academic publishers

- Díaz PA, Reguera B, Ruiz-Villarreal M, et al (2013) Climate variability and oceanographic settings associated with interannual variability in the initiation of *Dinophysis acuminata* blooms. *Mar Drugs* 11:2964–2981. doi: 10.3390/md11082964
- Dibacco C, Humphrey DB, Nasmith LE, Levings CD (2012) Ballast water transport of non-indigenous zooplankton to Canadian ports. *ICES J Mar Sci* 69:483–491
- Doherty-bone TM, Brown LE, Dunn AM, Jackson FL (2019) Multi-faceted impacts of native and invasive alien decapod species on freshwater biodiversity and ecosystem functioning. *Freshw Biol* 461–473. doi: 10.1111/fwb.13234
- Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 81:2914–2927
- Domènech R, Vilà M, Pino J, Gestí J (2005) Historical land-use legacy and *Cortaderia selloana* invasion in the Mediterranean region. *Glob Chang Biol* 11:1054–1064. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00965.x
- Dragičević B, Anadoli O, Angel D, et al (2019) New Mediterranean Biodiversity Records 2019. *Mediterr Mar Sci* 20:645–656. doi: <http://dx.doi.org/10.12681/mms.20913>
- Duggan S, Mckinnon AD, Carleton JH (2008) Zooplankton in an Australian tropical estuary. *Estuaries and Coasts* 31:455–467. doi: 10.1007/s12237-007-9011-x
- Dyer K (1997) *Estuaries - A physical introduction* (2nd Edition). John Wiley, Chichester
- Edwards M, Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430:881–884. doi: 10.1038/nature02808
- Eisner L, Hillgruber N, Martinson E, Maselko J (2013) Pelagic fish and zooplankton species assemblages in relation to water mass characteristics in the northern Bering and southeast Chukchi seas. *Polar Biol* 36:87–113. doi: 10.1007/s00300-012-1241-0
- Elahi R, Connor MIO, Byrnes JEK, et al (2015) Recent trends in local-scale marine biodiversity reflect community structure and human impacts. *Curr Biol* 25:1938–1943
- Elliot D, Kaufmann R (2007) Spatial and temporal variability of mesozooplankton and tintinnid ciliates in a seasonally hypersaline estuary. *Estuaries and Coasts* 30:418–430
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London
- Endresen Ø, Behrens HL, Brynstad S, et al (2004) Challenges in global ballast water management. *Mar Pollut Bull* 48:615–623. doi: 10.1016/j.marpolbul.2004.01.016
- Eno NC, Clark RA, Sanderson WG (1997) *Non-native marine species in British waters: a review and directory*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough
- Erdoğan Ö, Ertan Ö (2014) Abundance and diversity of zooplankton in the Köprüçay estuary. *Aquac Eng Fish Res* 1:19–32
- European Environment Agency (2019) *Pathways of introduction of marine non-indigenous species to European seas*

- European Union (2014) EU Regulation No 1143/2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species
- Euskal Kirol Portuak (2020) Puertos deportivos de euskadi. <http://www.ekpsa.eus/es/>
- Eusko Jaurlaritzza/Gobierno Vasco (2020) Urdaibai turismo. <https://turismourdaibai.com/es/>
- Fairbridge R (1980) The estuary: its definition and geodynamic cycle
- Fairey R, Dunn R, Sigala M, Oliver J (2002) Introduced aquatic species in California's coastal waters: Final Report. Sacramento
- Fanjul A, Iriarte A, Villate F, et al (2018) Zooplankton seasonality across a latitudinal gradient in the Northeast Atlantic Shelves Province. *Cont Shelf Res* 160:49–62. doi: 10.1016/j.csr.2018.03.009
- Fanjul A, Villate F, Uriarte I, et al (2017) Zooplankton variability at four monitoring sites of the Northeast Atlantic Shelves differing in latitude and trophic status. *J Plankton Res* 39:891–909. doi: 10.1093/plankt/fbx054
- Fdez-Ortiz de Vallejuelo S, Arana G, De Diego A, Madariaga JM (2010) Risk assessment of trace elements in sediments: the case of the estuary of the Nerbioi–Ibaizabal River (Basque Country). *J Hazard Mater* 181:565–573. doi: 10.1016/j.jhazmat.2010.05.050
- Fernández-Nóvoa D, Costoya X, M. deCastro, Gómez-Gesteira M (2019) Dynamic characterization of the main Cantabrian river plumes by means of MODIS. *Cont Shelf Res* 183:14–27. doi: 10.1016/j.csr.2019.06.005
- Ferrari FD, Orsi J (1984) *Oithona davisae*, new species, and *Limnoithona sinensis* (Burekhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from the Sacramento-San Joaquin Estuary, California. *Jorunal Crustac Biol* 4:106–126
- Figuerola NJ, Figuerola DF, Hicks D (2020) Phylogeography of *Acartia tonsa* Dana, 1849 (Calanoida: Copepoda) and phylogenetic reconstruction of the genus *Acartia* Dana, 1846. *Mar Biodivers* 50:
- Fleminger A, Hendrix Kramer S (1988) Recent introduction of an Asian estuarine copepod, *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida), into southern California embayments. *Mar Biol* 98:535–541
- Franco J, Borja Á, Valencia V (2004) Overall assessment-human impacts and quality status. In: Borja Á, Collins M (eds) *Oceanography and marine environment of the Basque Country*. Elsevier oceanography series 70, Amsterdam, pp 581–597
- Freestone A, Ruiz G, Torchin M (2013) Stronger biotic resistance in tropics relative to temperate zone: effects of predation on marine invasion dynamics. *Ecology* 94:1370–1377. doi: 10.1890/12-1382.1
- Frisch D, Green AJ, Figuerola J (2007) High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquat Sci* 69:568–574. doi: 10.1007/s00027-007-0915-0
- Frisch D, Rodriguez-Perez H, Green AJ (2006) Invasion of artificial ponds in Doñana Natural Park, southwest Spain, by an exotic estuarine copepod. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 16:483–492. doi: 10.1002/aqc.718

- Galil BS, Marchini A, Occhipinti-ambrogi A (2018) East is east and West is west? Management of marine bioinvasions in the Mediterranean Sea. *Estuar , Coast Shelf Sci* 201:7–16
- Gallardo B, National S, Clavero M, et al (2015) Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Glob Chang Biol*. doi: 10.1111/gcb.13004
- Garbazev OA, Popova E V, Gubanov AD, Altukhov DA (2016) First record of the occurrence of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the Black Sea (Sevastopol Bay). *Mar Biol* 1:78–80. doi: 10.21072/mbj.2016.01.4.11
- García-Barcina J, González-Oreja J, De la Sota A (2006) Assessing the improvement of the Bilbao estuary water quality in response to pollution abatement measures. *Water Res* 40:951–960. doi: 10.1016/j.watres.2006.01.004
- Garmew TG, Hammond S, Mercantini A, et al (1994) Morphological variability of geographically distinct populations of the estuarine copepod *Acartia tonsa*. *Hydrobiologia* 292–293:149–156. doi: 10.1007/BF00229935
- Gaudy R, Cervetto G, Pagano M (2000) Comparison of the metabolism of *Acartia clausi* and *A . tonsa*: influence of temperature and salinity. *J Exp Mar Bio Ecol* 247:51–65
- Geburzi J, McCarthy M (2018) How do they do it? - Understanding the success of marine invasive species. In: Jungblut S, Liebich V, Bode M (eds) *YOUMARES 8 - Oceans across boundaries: Learning from each other*. Springer, Cham
- Ger KA, Naus-wiezer S, De Meester L, Lürling M (2019) Zooplankton grazing selectivity regulates herbivory and dominance of toxic phytoplankton over multiple prey generations. *Limnol Oceanogr* 64:1214–1227. doi: 10.1002/lno.11108
- Gestoso I, Ramalhosa P, Canning-clode J (2018) Biotic effects during the settlement process of non-indigenous species in marine benthic communities. *Aquat Invasions* 13:247–259
- Gipuzkoako Foru Aldundia (2020) Gipuzkoa. Obras hidráulicas. <https://www.gipuzkoa.eus/es/web/obrahidraulikoak/hidrologia-y-calidad/informacion-general/nuestras-cuencas>
- GloBallast Partnership (2020) Building Partnerships to Assist Developing Countries to Reduce the Transfer of Harmful Aquatic Organisms in Ships' Ballast Water. <https://archive.iwlearn.net/globalballast.imo.org/index.html>
- Gollasch S, Lenz J, Dammer M, Andres H (2000) Survival of tropical ballast water organisms during a cruise from the Indian Ocean to the North Sea. *J Plankton Res* 22:923–937
- Gomes CM, Costa KG, Ferreira GS, et al (2018) Hidden diversity in cryptic Brazilian lineages of *Acartia* (Copepoda, Calanoida, Acartiidae). *J Sea Res* 141:21–25. doi: 10.1016/j.seares.2018.08.005
- Gómez-Erache M, Norbis W, Basterri D (2000) Wind effect as forcing factor controlling distribution and diversity of copepods in a shallow temperate estuary (Solis Grande, Uruguay). *Sci Mar* 64:87–95
- Gonzalez JG (1974) Critical thermal maxima and upper lethal temperatures for the calanoid copepods *Acartia tonsa* and *A. clausi*. *Mar Biol* 27:219–223

- Greenwood J (1976) Calanoid copepods of Moreton Bay (Queensland) II. Families Calocalanidae to Centropagidae. *Proc R Soc Queensl* 88:49–67
- Grindely JR, Grice GD (1969) A redescription of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida) occurrence at the island of Mauritius. *Crustaceana* 16:125–134
- Grindley J (1981) Estuarine plankton. In: Day J (ed) *Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa*. A.A.Balkema, Cape town, pp 117–146
- Gubanova A (2000) Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea . Was it introduced from the Mediterranean ? *Mediterr Mar Sci* 1:105–109
- Gubanova A, Altukhov D (2007) Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea. *Aquat Invasions* 2:407–410. doi: 10.3391/ai.2007.2.4.10
- Gubanova A, Altukhov D, Stefanova K, et al (2014) Species composition of Black Sea marine planktonic copepods. *J Mar Syst* 135:44–52. doi: 10.1016/j.jmarsys.2013.12.004
- Gubanova AD, Drapun I, Garazey O, et al (2020) *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 in the Black Sea: morphology, genetic analysis, and variability in seasonal and interannual abundance. *PeerJ* 8:e10153
- Gubanova AD, Garbazey OA, Popova E V, et al (2019) *Oithona davisae*: Naturalization in the Black Sea, interannual and seasonal dynamics, and effect on the structure of the planktonic copepod community. *Oceanology* 59:912–919. doi: 10.1134/S0001437019060079
- Guisan A, Petitpierre B, Broennimann O, et al (2014) Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends Ecol Evol* 29:260–269. doi: 10.1016/j.tree.2014.02.009
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE (2017) *Habitat suitability and distribution models. With applications in R*. Cambridge University Press, Cambridge
- Gunter G (1956) Some relations of faunal distributions to salinity in estuarine waters. *Ecology* 37:616–619
- Hale SS, Cicchetti G, Deacutis CF (2016) Eutrophication and hypoxia diminish ecosystem functions of benthic communities in a New England Estuary. *Front Mar Sci* 3:1–14. doi: 10.3389/fmars.2016.00249
- Hänfling B, Edwards F, Gherardi F (2011) Invasive alien Crustacea: dispersal, establishment, impact and control. *Biol Control* 56:573–595. doi: 10.1007/s10526-011-9380-8
- Hayes K, Sliwa C, Migus S, et al (2005) National priority pests: Part II Ranking of Australian marine pests. Parkes
- Hedgpeth JW (1957) Estuaries and Lagoons II. Biological aspects. In: *Treatise on marine ecology and paleoecology*. Vol.1, Ecology. p 67
- Hensen V (1887) *Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren*. V Bericht der Comm zur Wissenschaftlichen Untersuchung der Dtsch Meere, Jahrgang 12–16:1–108

- Hernandez Fariñas T, Bacher C, Soudant D, et al (2015) Assessing phytoplankton realized niches using a French national phytoplankton monitoring network. *Estuar Coast Shelf Sci* 159:15–27. doi: 10.1016/j.ecss.2015.03.010
- Hirakawa K (1988) New records of the North Pacific coastal planktonic copepods, *Acartia omorii* (Acartiidae) and *Oithona davisae* (Oithonidae) from southern Chile. *Bull Mar Sci* 42:337–339
- Holm MW, Kiørboe T, Brun P, et al (2018) Resting eggs in free living marine and estuarine copepods. *J Plankton Res* 40:2–15. doi: 10.1093/plankt/fbx062
- Hubareva E, Svetlichny L, Kideys A, Isinibilir M (2008) Fate of the Black Sea *Acartia clausi* and *Acartia tonsa* (Copepoda) penetrating into the Marmara Sea through the Bosphorus. *Estuar , Coast Shelf Sci* 76:131–140. doi: 10.1016/j.ecss.2007.06.009
- Hulbert HS (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59:67–77
- Hulme PE, Bacher S, Kenis M, et al (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *J Appl Ecol* 45:403–414. doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x
- Husson B, Sarradin P, Zeppilli D, Sarrazin J (2017) Picturing thermal niches and biomass of hydrothermal vent species. *Deep Res II* 137:6–25
- Hutchinson G (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 22:415–427
- IMO (2004) International Convention for the Control and Management of Ships' Ballast Water and Sediments
- Intxausti L, Villate F, Uriarte I, et al (2012) Size-related response of zooplankton to hydroclimatic variability and water-quality in an organically polluted estuary of the Basque coast (Bay of Biscay). *J Mar Syst* 94:87–96. doi: 10.1016/j.jmarsys.2011.10.015
- Irabien MJ, Cearreta A, Serrano H, Villasante-Marcos V (2018) Environmental regeneration processes in the Anthropocene: The Bilbao estuary case (northern Spain). *Mar Pollut Bull* 135:977–987. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.08.022
- Iriarte A, Villate F, Uriarte I, Arranz S (2016) Assessment of the climate and human impact on estuarine water environments in two estuaries of the Bay of Biscay. *Oceanol Hydrobiol Stud* 45:505–523. doi: 10.1515/ohs-2016-0043
- Iriarte A, Villate F, Uriarte I, et al (2015) Dissolved oxygen in a temperate estuary: the influence of hydroclimatic factors and eutrophication at seasonal and inter-annual time scales. *Estuaries and Coasts* 38:1000–1015. doi: 10.1007/s12237-014-9870-x
- Isinibilir M, Svetlichny L, Hubareva E (2016) Competitive advantage of the invasive copepod *Oithona davisae* over the indigenous copepod *Oithona nana* in the Marmara Sea and Golden Horn Estuary. *Mar Freshw Behav Physiol* 49:391–405. doi: 10.1080/10236244.2016.1236528
- IUCN (2020a) IUCN Invasive species. <https://www.iucn.org/theme/species/our-work/invasive-species>
- IUCN (2020b) IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/>

- Jensen KR (2010) NOBANIS - Marine invasive species in Nordic waters - Fact Sheet *Acartia tonsa*. In: Identification key to marine invasive species in Nordic waters – NOBANIS
- Jeschke JM, Aparicio LG, Haider S, et al (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* 14:1–20. doi: 10.3897/neobiota.14.3435
- Jespersen P (1933) Planktonfaunaen i Ringkøbing Fjord og Nymindestrømmen 1914-30. In: R S (ed) Ringkøbing Fjords Naturhistorie i Brakvandsperioden 1915-31. pp 49-61 [in Danish with English summary]
- Jha U, Jetter A, Lindley JA, et al (2013) Extension of distribution of *Pseudodiaptomus marinus*, an introduced copepod, in the North Sea. *Mar Biodivers Rec* 6. doi: 10.1017/S1755267213000286
- Ji R, Edwards M, Mackas D, et al (2010) Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions. *J Plankton Res* 32:1355–1368. doi: 10.1093/plankt/fbq062
- Jimenez-Perez L, Castro-Longoria E (2006) Range extension and establishment of a breeding population of the Asiatic copepod, *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 (Calanoida, Pseudodiaptomidae) in Todos Santos Bay, Baja California, Mexico. *Crustaceana* 79:227–234
- Jones EC (1966) A new record of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida) from brackish waters of Hawaii. *Crustaceana* 10:316–317
- Jones S, Carrasco NK, Perissinotto R (2015) Turbidity effects on the feeding, respiration and mortality of the copepod *Pseudodiaptomus stuhlmanni* in the St Lucia Estuary, South Africa. *J Exp Mar Bio Ecol* 469:63–68. doi: 10.1016/j.jembe.2015.04.015
- Karasiewicz S, Doledec S, Lefebvre S (2017) Within outlying mean indexes : refining the OMI analysis for the realized niche decomposition. *PeerJ* 5:1–17. doi: 10.7717/peerj.3364
- Katajisto T, Viitasalo M, Koski M (1998) Seasonal occurrence and hatching of calanoid eggs in sediments of the northern Baltic Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 163:133–143
- Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos A, et al (2014) Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquat Invasions* 9:391–423
- Katsanevakis S, Zenetos A, Belchior C, Cardoso AC (2013) Invading European Seas: Assessing pathways of introduction of marine aliens. *Ocean Coast Manag* 76:64–74. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2013.02.024
- Kennish M (1986) Ecology of estuaries. Volume I. Physical and chemical aspects. CRC Press
- Ketchum B (1983) Estuarine characteristics. In: Ketchum B (ed) *Ecosystems of the world. Estuaries and enclosed seas*. Elsevier science publishing company inc., New York
- Klie W (1933) Neues zur Crustaceen-Fauna Nordwestdeutschlands. *Abh Naturw Ver Bremen* 28:271–276
- Kneitel JM, Perrault D (2006) Disturbance-induced changes in community composition increase species invasion success. *Community Ecol* 7:245–252. doi: 10.1556/ComEc.7.2006.2.11

- Kolar C, Lodge D (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol* 16:199–204. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02101-2
- Küçük YK (2019) The impact of ballast water management convention on combating invasive species in Turkey (Black Sea). In: *World maritime university dissertations*. p 1125
- Laeseke P, Schiller J, Letschert J, Llanos S (2020) Theories, vectors, and computer models: Marine invasion science in the Anthropocene. In: Jungblut S, Liebich V, Bode-Dalby M (eds) *YOUMARES 9 - The Oceans: Our Research, Our Future*. Springer, Cham
- Lance J (1963) The salinity tolerance of some estuarine planktonic copepods. *Limnologia* 8:440–449
- Lawrence DJ, Cordell JR (2010) Relative contributions of domestic and foreign sourced ballast water to propagule pressure in Puget Sound, Washington, USA. *Biol Conserv* 143:700–709. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.008
- Lazareva VI (2018) The Mediterranean copepod *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 (Crustacea, Calanoida) in the Volga River reservoirs. *Inl water Biol* 11:303–309. doi: 10.1134/S1995082918030112
- Leandro SM, Tiselius P, Queiroga H (2006) Growth and development of nauplii and copepodites of the estuarine copepod *Acartia tonsa* from southern Europe (Ria de Aveiro, Portugal) under saturating food conditions. *Mar Biol* 150:121–129. doi: 10.1007/s00227-006-0336-y
- Lee C (2016) Evolutionary mechanisms of habitat invasions, using the copepod *Eurytemora affinis* as a model system. *Evol Appl* 9:248–270
- Lee C-H, Hans-Uwe D, Cheng S-H, et al (2011) Mating behaviour of *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda, Calanoida) in calm and turbulent waters. *Mar Biol* 158:1085–1094. doi: 10.1007/s00227-011-1632-8
- Lenz J (2000) Introduction. In: *ICES Zooplankton Methodology Manual*. Academic Press, pp 1–32
- Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S (eds) (2002) *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Impacts and management. Kluwer: Dordrecht.
- Levins R (1968) *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press
- Lewis CN, Brown KA, Edwards LA, et al (2013) Sensitivity to ocean acidification parallels natural pCO₂ gradients experienced by Arctic copepods under winter sea ice. *PNAS* 110:E4960–E4967. doi: 10.1073/pnas.1315162110
- Liang D, Uye S (1997) Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. IV. *Pseudodiaptomus marinus*, the egg-carrying calanoid. *Mar Biol* 128:415–421
- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and phaeo-pigments spectrophotometric equations. *Limnol Oceanogr* 12:343–346
- Lotze HK, Lenihan HS, Bourque BJ, et al (2006) Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* (80-) 312:1806–1810

- Lougheed VL, Chow-Fraser P (2002) Development and use of a zooplankton index of wetland quality in the Laurentian Great Lakes Basin. *Ecol Appl* 12:474–486. doi: 10.1890/1051-0761(2002)012[0474:DAUOAZ]2.0.CO;2
- Lowry E, Rollinson EJ, Laybourn AJ, et al (2012) Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol Evol* 3:182–196. doi: 10.1002/ece3.431
- Macarthur R, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am Nat* 101:377–385
- Macisaac HJ (1996) Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. *Am Zool* 36:287–299
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd
- Magurran AE, Baillie SR, Buckland ST, et al (2010) Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends Ecol Evol* 25:574–582. doi: 10.1016/j.tree.2010.06.016
- Marcus NH, Richmond C, Sedlacek C, et al (2004) Impact of hypoxia on the survival, egg production and population dynamics of *Acartia tonsa* Dana. *J Exp Mar Bio Ecol* 301:111–128. doi: 10.1016/j.jembe.2003.09.016
- Marques S, Azeiteiro U, Leandro S, et al (2008) Predicting zooplankton response to environmental changes in a temperate estuarine ecosystem. *Mar Biol* 155:531–541. doi: 10.1007/s00227-008-1052-6
- Marraffini ML, Geller JB (2015) Species richness and interacting factors control invasibility of a marine community. *Proc R Soc B Biol Sci* 282:20150439
- Marrari M, Viñas MD, Martos P, Hernández D (2004) Spatial patterns of mesozooplankton distribution in the Southwestern Atlantic Ocean (34°–41°S) during austral spring: Relationship with the hydrographic conditions. *ICES J Mar Sci* 61:667–679. doi: 10.1016/j.icesjms.2004.03.025
- Mauchline J, Blaxter J, Southward A, Tyler P (1998) *The biology of calanoid copepods - introduction*. In: *Advances in Marine Biology*. 33rd ed. Elsevier Academic Press, USA
- Mccann KS (2000) The diversity–stability debate. *Nature* 405:228–233
- McLusky D, Elliott M (2004) *The estuarine ecosystem. Ecology, threats, and management*, Third edit. Oxford University Press, New York
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment) (2005) *Ecosystems and Human Wellbeing: Biodiversity Synthesis*. Washington DC, USA
- Mialet B, Gouzou J, Azémar F, et al (2011) Response of zooplankton to improving water quality in the Scheldt estuary (Belgium). *Estuar Coast Shelf Sci* 93:47–57. doi: 10.1016/j.ecss.2011.03.015
- Mihneva V, Stefanova K (2013) The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the western Black Sea: seasonal and annual abundance variability. *BioInvasions Rec* 2:119–124. doi: 10.3391/bir.2013.2.2.04

- Minchin D (2007) Aquaculture and transport in a changing environment: Overlap and links in the spread of alien biota. *Mar Pollut Bull* 55:302–313. doi: 10.1016/j.marpolbul.2006.11.017
- Minchin D, Sheehan J (1995) The significance of ballast water in the introduction of exotic marine organisms to Cork Harbour, Ireland. *ICES Coop Res Rep* 224:12–23
- Mollet G, Pantel JH, Romanuk TN (2017) The effects of invasive species on the decline in species richness: A global meta-analysis. In: *Advances in Ecological Research*. pp 61–83
- Monge-Ganuzas M, Cearreta A, Irabién MJ, García-Artola A (2019) Estuaries of the Basque Coast. In: *The Spanish Coastal Systems*. Springer, Cham, pp 437–465
- Morgado F (1997) *Ecologia do zooplâncton da Ria de Aveiro. Caracterização espaço-temporal, transporte longitudinal e dinâmica tidal, nictemeral e lunar*. University of Aveiro, Portugal
- Morisita M (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem Fac Sci Kyushu Univ, Ser E* 3:65–80
- Naganuma T (1996) Calanoid copepods: linking lower-higher levels by linking lower-higher Reynolds numbers. *Mar Ecol Prog Ser* 136:311–313
- Nehring S (2011) Invasion history and success of the American Blue crab *Callinectes sapidus* in European and adjacent Waters. In: Galil B, Clark P, Carlton J (eds) *In the Wrong Place - Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts*. *Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology*, vol 6. Springer, Dordrecht
- Nentwig W (2002) *Biological invasions*. Ecological studies 193. Springer Berlin Heidelberg, Germany
- Nishida S (1985) Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans. *Bull Ocean Res Inst Univ Tokyo* 20:1–167
- Nunes AL, Katsanevakis S, Zenetos A, Cardoso AC (2014) Gateways to alien invasions in the European seas. *Aquat Invasions* 9:133–144
- Oda Y, Nakano S, Suh J-M, et al (2018) Spatiotemporal variability in a copepod community associated with fluctuations in salinity and trophic state in an artificial brackish reservoir at Saemangeum, South Korea. *PLoS One* 13:e0209403. doi: doi:10.1371/journal.pone.0209403
- Oguz T, Fach B, Salihoglu B (2008) Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black Sea. *J Plankton Res* 30:1385–1397. doi: 10.1093/plankt/fbn094
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am Nat* 162:442–460. doi: 10.1086/378212
- Orbea A, Ortiz-zarragoitia M, Solé M, et al (2002) Antioxidant enzymes and peroxisome proliferation in relation to contaminant body burdens of PAHs and PCBs in bivalve molluscs, crabs and fish from the Urdaibai and Plentzia estuaries (Bay of Biscay). *Aquat Toxicol* 58:75–98
- Ordóñez J, Armengol J, Moreno-Ostos E, et al (2010) On non-Eltonian methods of hunting Cladocera, or impacts of the introduction of planktivorous fish on zooplankton composition and clear-water

phase occurrence in a Mediterranean reservoir. *Hydrobiologia* 653:119–120. doi: 10.1007/s10750-010-0348-y

Orsi J, Walter C (1991) *Pseudodiaptomus forbesi* and *P. marinus* (Copepoda: Calanoida) the latest copepod immigrants to California's Sacramento-San Joaquin estuary. *Bull Plankt Soc Jpn* 553–556

Paavola M, Olenin S, Leppakoski E (2005) Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuar Coast Shelf Sci* 64:738–750. doi: 10.1016/j.ecss.2005.03.021

Paffenhöfer G-A, Stearns DE (1986) Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? *Mar Ecol Prog Ser* 42:33–38

Pansera M, Granata A, Guglielmo L, et al (2014) How does mesh-size selection reshape the description of zooplankton community structure in coastal lakes? *Estuar Coast Shelf Sci* 151:221–235. doi: 10.1016/j.ecss.2014.10.015

Pearman PB, Guisan A, Broennimann O, Randin CF (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol Evol* 23:149–158. doi: 10.1016/j.tree.2007.11.005

Perrings C (2011) Invasion economics. In: Simberloff D, Rejmánek M (eds) *Encyclopedia of biological invasions*. University of California Press, Berkeley, pp 375–378

Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. *Annu Rev Ecol Syst* 4:53–74

Pinheiro-Silva L, Tarouco-Gianuca A, Hessel-Silveira M, Mello-Petrucio M (2020) Grazing efficiency asymmetry drives zooplankton top-down control on phytoplankton in a subtropical lake dominated by non-toxic cyanobacteria. *Hydrobiologia* 847:2307–2320. doi: 10.1007/s10750-020-04255-5

Planque B, Arneberg P (2018) Principal component analyses for integrated ecosystem assessments may primarily reflect methodological artefacts. *ICES J Mar Sci* 75:1021–1028. doi: 10.1093/icesjms/fsx223

Plough L V., Fitzgerald C, Plummer A, Pierson JJ (2018) Reproductive isolation and morphological divergence between cryptic lineages of the copepod *Acartia tonsa* in Chesapeake Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 597:99–113. doi: 10.3354/meps12569

Price JE (1986) Estuarine zooplankton community structure in stratified and well-mixed environments (York River, Virginia, Chesapeake Bay)

Primo A, Azeiteiro U, Marques S, et al (2009) Changes in zooplankton diversity and distribution pattern under varying precipitation regimes in a southern temperate estuary. *Estuaries and Coasts* 82:341–347. doi: 10.1016/j.ecss.2009.01.019

Raisuddin S, Kwok KWH, Leung KMY, et al (2007) The copepod *Tigriopus*: A promising marine model organism for ecotoxicology and environmental genomics. *Aquat Toxicol* 83:161–173. doi: 10.1016/j.aquatox.2007.04.005

- Razouls C, Desreumaux N, Kouwenberg J, de Bovée F (2020) Biodiversity of marine planktonic copepods (morphology, geographical distribution and biological data). In: Sorbonne Univ. CNRS. <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en>
- Redeke HC (1934) On the occurrence of two pelagic copepods, *Acartia bifilosa* and *Acartia tonsa*, in the brackish waters of the Netherlands. *ICES J Mar Sci* 9:39–45. doi: 10.1093/icesjms/9.1.39
- Remy P (1927) Note sur un Copépode de l'eau saumâtre du canal de Caen à la mer. *Ann Biol Lacustre* 15:169–186
- Reyes-Martinez MJ, González-Gordillo JI (2019) New record of the non-indigenous copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 (Calanoida, Pseudodiaptomidae) from the Guadalquivir estuary (Gulf of Cádiz, SW Spain). *Crustaceana* 92:675–683. doi: 10.1163/15685403-00003903
- Ribera D'Alcalà M, Conversano F, Corato F, et al (2004) Seasonal patterns in plankton communities in a pluriannual time series at a coastal Mediterranean site (Gulf of Naples): an attempt to discern recurrences and trends*. *Sci Mar* 68:65–83. doi: 10.3989/scimar.2004.68s165
- Riccardi N (2010) Selectivity of plankton nets over mesozooplankton taxa: implications for abundance, biomass and diversity estimation. *J Limnol* 69:287–296. doi: 10.3274/JL10-69-2-10
- Richardson AJ (2008) In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J Mar Sci* 65:279–295. doi: 10.1093/icesjms/fsn028
- Richirt J, Goberville E, Ruiz-gonzalez V, Sautour B (2019) Local changes in copepod composition and diversity in two coastal systems of Western Europe. *Estuar Coast Shelf Sci* 227:106304
- Richmond C, Marcus NH, Sedlacek C, et al (2006) Hypoxia and seasonal temperature: Short-term effects and long-term implications for *Acartia tonsa* dana. *J Exp Mar Bio Ecol* 328:177–196. doi: 10.1016/j.jembe.2005.07.004
- Ricklefs R (2010) *The economy of nature*. W. H. Freeman and Company, New York
- Rodriguez JM, Cabrero A, Gago J, et al (2015) Vertical distribution and migration of fish larvae in the NW Iberian upwelling system during the winter mixing period: implications for cross-shelf distribution. *Fish Oceanogr* 24:274–290. doi: 10.1111/fog.12107
- RStudio Team (2020) *R Studio: Integrated Development for R*
- Ruhl HA, Smith K (2004) Shifts in deep-sea community structure linked to climate and food supply. *Science* (80-) 305:513–515
- Ruiz GM, Carlton JT, Grosholz ED, Hines AH (1997) Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am Zool* 37:621–632
- Sabia L, Uttieri M, Pansera M, et al (2012) First observations on the swimming behaviour of *Pseudodiaptomus marinus* from Lake Faro. *Biol Mar Mediterr* 19:240–241
- Sabia L, Uttieri M, Schmitt FG, et al (2014) *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913, a new invasive copepod in Lake Faro (Sicily): observations on the swimming behaviour and the sex-dependent responses to food. *Zool Stud* 53:49

- Sabia L, Zagami G, Mazzocchi M, Grazia, et al (2015) Spreading factors of a globally invading coastal copepod. *Mediterr Mar Sci* 16:460–471
- Saiz E, Calbet A, Broglio E (2003) Effects of small-scale turbulence on copepods: The case of *Oithona davisae*. *Limnol Oceanogr* 48:1304–1311
- Sakai A, Allendorf F, Holt J, et al (2001) The population biology of invasive species. *Annu Rev Ecol Evol S* 32:305–332. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037
- San Vicente C, Miner A, D'Elbee J, Ibañez M (1988) Estudio de las rias guipuzcoanas. *Lurralde* 11:179–199
- Sato T (1913) Pelagic copepods (1). *Hokkaido Fish Res Lab Investig Reports* 1:1–82
- Sax DF, Gaines SD (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends Ecol Evol* 18:561–566. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00224-6
- Schindler DE, Armstrong JB, Reed TE (2015) The portfolio concept in ecology and evolution. *Front Ecol Environ* 13:257–263. doi: 10.1890/140275
- Schoener TW (2013) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51:408–418
- Segerstråle S. (1957) Baltic Sea. In: Hedgpeth JW (ed) *Treatise on marine ecology and paleoecology*. Vol.1, Ecology. Geological Society of America, Memoir 67, pp 751–800
- Sei S, Invidia M, Gorbi G (2006) Near anoxia and sulfide as possible factors influencing the spatial distribution of *Acartia tonsa* and *Acartia clausi*: Comparative evaluation of egg tolerance. *J Exp Mar Bio Ecol* 337:121–130. doi: 10.1016/j.jembe.2006.05.015
- Seregin SA, Popova E V. (2016) Long-term dynamics of the copepod invader *Oithona davisae* in coastal waters of the Black Sea. *Russ J Biol Invasions* 7:374–382. doi: 10.1134/s207511171604007x
- Simberloff D, Vitule JRS (2014) A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* 123:408–413. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.01228.x
- Simkanin C, Davidson I, Falkner M, et al (2009) Intra-coastal ballast water flux and the potential for secondary spread of non-native species on the US West Coast. *Mar Pollut Bull* 58:366–374. doi: 10.1016/j.marpolbul.2008.10.013
- Smirnov S (1935) Über das Auftreten von *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in Finnischen Meerbusen. *CR Acad Sci URSS* 3:237–240
- Smith EP, Zaret TM (1982) Bias in estimating niche overlap. *Ecology* 63:1248–1253
- Soetaert K, Van Rijswijk P (1993) Spatial and temporal patterns of the zooplankton in the Westerschelde estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 97:47–59
- Solaun O, Franco J, Borja Á, et al (2018) Análisis de presiones e impactos en aguas de transición y costeras de la Comunidad Autónoma del País Vasco. Tercer ciclo de planificación hidrológica (2021-2027)
- Sommer U, Stibor H (2002) Copepoda - Cladocera - Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecol Res* 17:161–174. doi: 10.1046/j.1440-1703.2002.00476.x

- Sørensen TF, Drillet G, Engell-Sørensen K, et al (2007) Production and biochemical composition of eggs from neritic calanoid copepods reared in large outdoor tanks (Limfjord, Denmark). *Aquaculture* 263:84–96. doi: 10.1016/j.aquaculture.2006.12.001
- Stenseth NC, Mysterud A (2002) Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *PNAS* 99:13379–13381. doi: 10.1073/pnas.212519399
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol Lett* 15:1199–1210. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x
- Sukhikh N, Souissi A, Souissi S, et al (2019) Life in sympatry: coexistence of native *Eurytemora affinis* and invasive *Eurytemora carolleeae* in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Oceanologia* 61:227–238. doi: 10.1016/j.oceano.2018.11.002
- Svetlichny L, Hubareva E (2014) Salinity tolerance of alien copepods *Acartia tonsa* and *Oithona davisae* in the Black Sea. *J Exp Mar Bio Ecol* 461:201–208. doi: 10.1016/j.jembe.2014.08.012
- Svetlichny L, Hubareva E, Khanaychenko A (2012a) Calanipeda aquaedulcis and Arctodiaptomus salinus are exceptionally euryhaline osmoconformers: evidence from mortality, oxygen consumption, and mass density patterns. *Mar Ecol Prog Ser* 470:15–29. doi: 10.3354/meps09907
- Svetlichny L, Khanaychenko A, Hubareva E, Aganesova L (2012b) Partitioning of respiratory energy and environmental tolerance in the copepods *Calanipeda aquaedulcis* and *Arctodiaptomus salinus*. *Estuar Coast Shelf Sci* 114:199–207. doi: 10.1016/j.ecss.2012.07.023
- Svetlichny L, Hubareva E, Khanaychenko A, et al (2016) Adaptive strategy of thermophilic *Oithona davisae* in the cold Black Sea environment. *Turkish J Fish Aquat Sci* 16:953–959. doi: 10.4194/1303-2712-v16
- Svetlichny L, Hubareva E, Khanaychenko A, Uttieri M (2019) Response to salinity and temperature changes in the alien Asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* introduced in the Black Sea. *J Exp Zool Part A Ecol Integr Physiol* 331:416–426. doi: 10.1002/jez.2309
- Svetlichny L, Hubareva E, Uttieri M (2021) Ecophysiological and behavioural responses to salinity and temperature stress in cyclopoid copepod *Oithona davisae* with comments on gender differences. *Mediterr Mar Sci* 22:89–101. doi: <http://dx.doi.org/10.12681/mms.22496>
- Taylor AH, Allen JI, Clark PA (2002) Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem. *Nature* 416:629–632
- Team RC (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing
- Temnykh A, Nishida S (2012) New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of “*Oithona brevicornis*.” *Aquat Invasions* 7:425–431. doi: 10.3391/ai.2012.7.3.013
- Ter Braak C, Šmilauer P (2002) CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user’s Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5)
- Terbıyık Kurt T, Beşiktepe Ş (2019) First distribution record of the invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984, in the coastal waters of the Aegean Sea. *Mar Ecol* 40:9. doi: 10.1111/maec.12548

- Thomaz SM, Kovalenko KE, Havel JE, Kats LB (2015) Aquatic invasive species: general trends in the literature and introduction to the special issue. *Hydrobiologia* 746:1–12. doi: 10.1007/s10750-014-2150-8
- Thomsen MS, Wernberg T, Olden JD, et al (2014) Forty years of experiments on aquatic invasive species: are study biases limiting our understanding of impacts? *NeoBiota* 22:1–22. doi: 10.3897/neobiota.22.6224
- Thresher R, Kuris A (2004) Options for managing invasive marine species. *Biol Invasions* 6:295–300. doi: 10.1023/B:BINV.0000034598.28718.2e
- Tiselius P, Borg CMA, Hansen BW, et al (2008) High reproduction, but low biomass: mortality estimates of the copepod *Acartia tonsa* in a hyper-eutrophic estuary. *Aquat Biol* 2:93–103. doi: 10.3354/ab00043
- Tsiamis K, Azzurro E, Bariche M, et al (2020) Prioritizing marine invasive alien species in the European Union through horizon scanning. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 30:794–845. doi: 10.1002/aqc.3267
- Turner JT (2004) The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zool Stud* 43:255–266
- UNCTAD (2017) Review of Maritime Transport 2017
- Uriarte A, Borja A (2009) Assessing fish quality status in transitional waters, within the European Water Framework Directive: setting boundary classes and responding to anthropogenic pressures. *Estuar Coast Shelf Sci* 82:214–224. doi: 10.1016/j.ecss.2009.01.008
- Uriarte I, Cotano U, Villate F (1998) Egg production of *Acartia bifilosa* in the small temperate estuary of Mundaka, Spain, in relation to environmental variables and population development. *Mar Ecol Prog Ser* 166:197–205
- Uriarte I, Villate F (2004) Effects of pollution on zooplankton abundance and distribution in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay). *Mar Pollut Bull* 49:220–228. doi: 10.1016/j.marpolbul.2004.02.010
- Uriarte I, Villate F (2005) Differences in the abundance and distribution of copepods in two estuaries of the Basque coast (Bay of Biscay) in relation to pollution. *J Plankton Res* 27:863–874. doi: 10.1093/plankt/fbi059
- Uriarte I, Villate F (2006) First evidences of *Acartia bifilosa* resting eggs in sediments of the Urdaibai estuary (Bay of Biscay): abundance and hatching success. *Sci Mar* 70:565–572
- Uriarte I, Villate F, Iriarte A (2016) Zooplankton recolonization of the inner estuary of Bilbao: influence of pollution abatement, climate and non-indigenous species. *J Plankton Res* 38:718–731
- Uriarte I, Villate F, Iriarte A, et al (2014) Seasonal and axial variations of net water circulation and turnover in the estuary of Bilbao. *Estuar Coast Shelf Sci* 150:312–324. doi: 10.1016/j.ecss.2014.04.007

- Usabiaga J, Sáenz-Aguirre J, Valencia V, Borja Á (2004) Climate and meteorology: variability and its influence on the ocean. In: Borja A, Collins M (eds) Oceanography and marine environment of the Basque Country. Elsevier oceanography series 70, Amsterdam, pp 75–95
- Üstün F, Bat L, Şahin F (2019) Composition, abundance and biomass of mesozooplankton in the southwestern Black Sea along the coast of İğneada, Turkey. *Biologia (Bratisl)* 74:851–862
- Uttieri M, Aguzzi L, Cigliano RA, et al (2020) WGEUROBUS–Working Group “Towards a EUROpean OBServatory of the non-indigenous calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus*.” *Biol Invasions* 22:885–906. doi: 10.1007/s10530-019-02174-8
- Uye SI (1994) Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. In: Ecology and Morphology of Copepods. Springer, Dordrecht, pp 513–519
- Uye SI, Iwai Y, Kasahara S (1982) Reproductive biology of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida) in the inland sea of Japan. *Bull Plankt Soc Japan* 29:25–35
- Uye SI, Sano K (1995) Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Mar Ecol Prog Ser* 118:121–128
- Vackár D, Brink B, Loh J, et al (2012) Review of multispecies indices for monitoring human impacts on biodiversity. *Ecol Indic* 17:58–67. doi: 10.1016/j.ecolind.2011.04.024
- Valencia V, Borja Á, Franco J, et al (2004) Medio físico y dinámica de los estuarios de la costa vasca. aplicaciones en ecología y gestión. Departamento de Ordenación del Territorio y Medio Ambiente, Gobierno Vasco
- Vermeij G (1996) An agenda for invasion biology. *Biol Conserv* 78:3–9. doi: 10.1016/0006-3207(96)00013-4
- Vidjak O, Bojani N, Olazabal A De, et al (2019) Zooplankton in Adriatic port environments: Indigenous communities and non-indigenous species. *Mar Pollut Bull* 147:133–149. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.06.055
- Vieira LR, Guilhermino L, Morgado F (2015) Zooplankton structure and dynamics in two estuaries from the Atlantic coast in relation to multi-stressors exposure. *Estuar Coast Shelf Sci* 167:347–367
- Vila M, Basnou C, Pysek P, et al (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front Ecol Environ* 8:135–144. doi: 10.1890/080083
- Villate F (1989) Zooplanktoni buruzko aurreikerketa koantitatiboa Gernika-Mundakako itsasadarrean. *Munibe* 41:3–30
- Villate F (1990) A preliminary quantitative study of the zooplankton in the estuary of Gernika-Mundaka. (in Basque). *Munibe* 41:3–30
- Villate F (1991) Annual cycle of zooplankton community in the Abra Harbour (Bay of Biscay): abundance, composition and size spectra. *J Plankton Res* 13:691–706
- Villate F (1997) Tidal influence on zonation and occurrence of resident and temporary zooplankton in a shallow system (estuary of Mundaka, Bay of Biscay). *Sci Mar* 61:173–188

- Villate F, Franco J, Ruiz A, Orive E (1989) Caracterización geomorfológica e hidrológica de cinco sistemas esturicos del País Vasco (1). *Kobie* 18:157–170
- Villate F, Iriarte A, Uriarte I, et al (2013) Dissolved oxygen in the rehabilitation phase of an estuary: influence of sewage pollution abatement and hydro-climatic factors. *Mar Pollut Bull* 70:234–246. doi: 10.1016/j.marpolbul.2013.03.010
- Villate F, Iriarte A, Uriarte I, Sanchez I (2017) Seasonal and interannual variability of mesozooplankton in two contrasting estuaries of the Bay of Biscay: Relationship to environmental factors. *J Sea Res* 130:189–203. doi: 10.1016/j.seares.2017.05.002
- Villate F, Orive E (1981) Copepodos planctónicos del estuario de Plencia: composición, distribución y abundancia. *Munibe* 33:87–100
- Villate F, Ruiz A, Franco J (1993) Summer zonation and development of zooplankton populations within a shallow mesotidal system the estuary of Mundaka. *Cah Biol Mar* 34:131–143. doi: 10.21411/CBM.A.1DFBFCC8
- Villate F, Uriarte I, Iriarte A (2018) Impact of the invasive species *Acartia tonsa* on the distribution of autochthonous Acartiidae species in estuaries of the Bay of Biscay. In: Uttieri M (ed) *Trends in Copepod Studies*. Nova Science Publishers, New York, pp 83–117
- Villate F, Uriarte I, Irigoien X, et al (2004) Zooplankton communities. In: Borja A, Collins M (eds) *Oceanography and Marine Environment of the Basque Country*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, pp 395–423
- Visser ME, Both C (2005) Shifts in phenology due to global climate change: The need for a yardstick. *Proc R Soc Biol Sci* 272:2561–2569. doi: 10.1098/rspb.2005.3356
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, et al (1997) Introduced species: A significant component of human-caused global environmental change. *N Z J Ecol* 21:1–16
- VLIZ Alien Species Consortium (2011) Long-blade crayfish - *Acartia* (*Acanthacartia*) *tonsa*. Non-native species from the Belgian part of the North Sea and adjacent estuaries
- Walsh JR, Carpenter SR, Vander Zanden MJ (2016) Invasive species triggers a massive loss of ecosystem services through a trophic cascade. *PNAS* 113:4081–4085. doi: 10.1073/pnas.1600366113
- Walter T, Boxshall G (2020) World of Copepods database. Accessed at 10/12/2020. <http://www.marinespecies.org/copepoda> on 2020-12-10. doi:10.14284/356
- Walter TC (1987) Review of the taxonomy and distribution of the demersal copepod genus *Pseudodiaptomus* (Calanoida: Pseudodiaptomidae) from southern Indo-west Pacific waters. *Aust J Mar Freshw Res* 38:363–396
- Walther G, Post E, Convey P, et al (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* (N Y) 62:2868–2883. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x

- Wasson K, Zabin CJ, Bedinger L, et al (2001) Biological invasions of estuaries without international shipping: The importance of intraregional transport. *Biol Conserv* 102:143–153. doi: 10.1016/S0006-3207(01)00098-2
- Webber M, Edwards-Myers E, Campbell C, Webber D (2005) Phytoplankton and zooplankton as indicators of water quality in phytoplankton in Discovery Bay, Jamaica. *Hidrobiologia* 545:177–193. doi: 10.1007/s10750-005-2676-x
- Whitfield AK, Elliott M, Basset A, et al (2012) Paradigms in estuarine ecology-A review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries. *Estuar Coast Shelf Sci* 97:78–90. doi: 10.1016/j.ecss.2011.11.026
- Winder M, Jassby AD, Mac Nally R (2011) Synergies between climate anomalies and hydrological modifications facilitate estuarine biotic invasions. *Ecol Lett* 14:749–757. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01635.x
- Wood SN (2004) Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J Am Stat Assoc* 99:673–686. doi: 10.1198/016214504000000980
- Woodford D, Richardson D, MacIsaac H, et al (2016) Confronting the wicked problem of managing biological invasions. *NeoBiota* 31:63–86. doi: 10.3897/neobiota.31.10038
- World Health Organization (2021) WHO Coronavirus Disease (COVID-19) Dashboard. In: 2021/02/01. <https://covid19.who.int/>
- Yildiz İ, Feyzioglu AM, Besiktepe S (2016) First observation and seasonal dynamics of the new invasive planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984 along the southern Black Sea (Anatolian Coast). *J Nat Hist* 51:127–139. doi: 10.1080/00222933.2016.1229060
- Zagami G, Brugnano C, Granata A, et al (2018) Biogeographical distribution and ecology of the planktonic copepod *Oithona davisae*: rapid invasion in Lakes Faro and Ganzirri (Central Mediterranean Sea). In: Uttieri M (ed) *Trends in Copepod Studies*. Nova Science Publishers, pp 59–82
- Zagorodnyaya Y (2002) *Oithona brevicornis* in the Sevastopol Bay: is it a single event or a new invader in the Black Sea Fauna? *Morsk Ekol Zh* 63:43 (in Russian)
- Zervoudaki S, Nielsen T, Carstensen J (2009) Seasonal succession and composition of the zooplankton community along an eutrophication and salinity gradient exemplified by Danish waters. *J Plankton Res* 31:1475–1492. doi: 10.1093/plankt/fbp084
- Zhou H, Jing Æ, Jinhong WÆ, Huicong WÆ (2010) Resilience to natural hazards: a geographic perspective. *Nat Hazards* 53:21–41. doi: 10.1007/s11069-009-9407-y
- Zorita I, Solaun O, Borja A, et al (2013) Spatial distribution and temporal trends of soft-bottom marine benthic alien species collected during the period 1989-2008 in the Nervión estuary (southeastern Bay of Biscay). *J Sea Res* 83:104–110. doi: 10.1016/j.seares.2013.04.009

ERANSKINAK

1. eranskina: Tesian zehar erabilitako espezieen laburdurak eta dagozkion izenak.

Holoplanktona		Meroplanktona	
Laburdura	Taxona	Laburdura	Taxona
Abi	<i>Acartia bifilosa</i>	Asc	Ascidian larvae
Acl	<i>Acartia clausi</i>	Biv	Bivalve larvae
Adi	<i>Acartia discaudata</i>	Bra	Brachiura larvae
Ama	<i>Acartia margalefi</i>	Car	Caridea larvae
App	Appendicularians	Cir	Cirripede larvae
Ato	<i>Acartia tonsa</i>	Cyp	Cyphonaute larvae
Cala	<i>Calanus</i> sp.	Dec	Decapod larvae
Calo	<i>Calocalanus</i> sp.	Ech	Echinoderm larvae
Can	<i>Candacia</i> sp.	Gam	Gammaridae
Caq	<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	Gas	Gastropod larvae
Cen	<i>Centrophages</i> sp.	Gna	Gnathiidae
Cha	Chaetognaths	Har	Harpacticoids
Clac	Cladocerans	Iso	Isopods
Clau	<i>Clausocalanus</i> sp.	Mys	Mysids
Cop	Copepods	Nem	Nematoda
Cor	Corynidae	Pol	Polychaeta larvae
Cty	<i>Centrophages typicus</i>	Rha	<i>Rhithropanopeus harrisi</i>
Dan	<i>Ditrichocorycaeus anglicus</i>		
Dol	Doliolids		
Eac	<i>Euterpina acutifrons</i>		
For	Foraminifera		
Fwcp	Fresh water copepods		
Ict	Ichthyoplankton		
Med	Medusae		
Mic	<i>Microsetella</i> sp.		
Msl	<i>Mesopodosis slabberi</i>		
Mug	<i>Muggiaea</i> sp.		
Nsc	<i>Noctiluca scintillans</i>		
Oda	<i>Oithona davisae</i>		
Ona	<i>Oithona nana</i>		
Onc	<i>Oncaea media</i>		
Opl	<i>Oithona plumifera</i>		
Osi	<i>Oithona similis</i>		
Ost	Ostracoda larvae		
Para	<i>Paracalanus</i> sp.		
Pav	<i>Penilia avirostris</i>		
PCPC	PCPC-calanus assemblage		
Pde	<i>Pirimela denticulata</i>		
Pgr	<i>Paracartia granii</i>		
Pma	<i>Pseudodiaptomus marinus</i>		
Pod	<i>Podon</i> sp.		
Sag	<i>Sagitta</i> sp.		
Sip	Siphonophores		
Tlo	<i>Temora longicornis</i>		
Tst	<i>Temora stylifera</i>		

