

MUNIBE (Ciencias Naturales - Natur Zientziak)	Nº45	3-163	SAN SEBASTIAN	1993	ISSN 0214-7688
---	------	-------	---------------	------	----------------

RECIBIDO: 17-10-93

Fauna hipógea de Guipúzcoa: su ecología, biogeografía y evolución.

Hypogean fauna from Guipuzcoa: ecology, biogeography and evolution.

PALABRAS CLAVE: Bioespeleología, Fauna cavernícola, Zoología, Ecología, Karst, País Vasco.
KEY WORDS: Biospeleology, Cave Fauna, Ecology, Zoology, Karst, Basque Country.

Carlos GALAN*

RESUMEN

Se presenta información taxonómica sobre 348 especies animales, con datos biológicos, biogeográficos y ecológicos. Se describe el karst guipuzcoano y su evolución geológica y climática durante el Mesozoico y Cenozoico. Se describen los principales biotopos, synusia y biocenosis de las cuevas guipuzcoanas y se discute el proceso de colonización y especiación en las mismas. 83 taxones son troglófilos y 101 taxones son troglobios. Estos últimos pertenecen a 18 órdenes de invertebrados (*Limicolae*, *Basommatophora*, *Stylommatophora*, *Pseudoscorpionida*, *Opiliones*, *Araneida*, *Cyclopoida*, *Harpacticoida*, *Bathynellacea*, *Isopoda*, *Amphipoda*, *Glomerida*, *Craspedosomida*, *Lulida*, *Lithobiomorpha*, *Collembola*, *Diplura* y *Coleoptera*). 11 géneros y 95 especies son formas endémicas exclusivas del País Vasco. Un alto porcentaje son relictos derivados de faunas de tipo tropical y subtropical que poblaron la región durante el Terciario. Se postula la existencia de una región biogeográfica vasca, cuyo núcleo central comprende Guipúzcoa, la zona N y NE de Vizcaya, SW de Laburdi (Labourd), y NW de Navarra. Se señalan las afinidades de esta fauna con la de la zona norpirenaica francesa. Se revisan diversos conceptos utilizados en Bioespeleología y se discute la evolución de la fauna cavernícola, incorporando la información guipuzcoana y la relativa a cavernícolas tropicales no-relictuales. El trabajo sintetiza el estado actual del conocimiento sobre la fauna que habita en el karst y cavernas de Guipúzcoa.

ABSTRACT

We present taxonomic information about 348 animals species, with biological, biogeographic and ecological data. Guipuzcoan karst are described and their geological and climatic evolution during Mesozoic and Cenozoic. Are also described the most important biotopes, cavernicolous synusia and biocoenoses from Guipuzcoan caves and it is studied the colonization and speciation process in the same places. 83 taxa are troglaphiles and 101 taxa are troglobites. The last belong to 18 invertebrates orders (*Limicolae*, *Basommatophora*, *Stylommatophora*, *Pseudoscorpionida*, *Opiliones*, *Araneida*, *Cyclopoida*, *Harpacticoida*, *Bathynellacea*, *Isopoda*, *Amphipoda*, *Craspedosomida*, *Lulida*, *Lithobiomorpha*, *Collembola*, *Diplura* and *Coleoptera*). 11 genera and 95 species are endemic forms, exclusive from Basque Country. A high percentage are relicts, derived from tropical and subtropical faunas which inhabited the region during the Tertiary age. We postulate the existence of a biogeographic Basque region, which central core embraces Guipuzcoa, the zones N and NE Vizcaya, SW Labourd, and NW Navarra. We stand out the affinities of this fauna with the French Norpirenaican one. We review the different concepts used in Biospeleology and it is discussed the cavernicolous fauna evolution, added the Guipuzcoan and the tropical no-relictual cavernicolous information. This work is a summary of the actual knowledge about the fauna which inhabited the karst and caves of Guipuzcoa.

LABURPENA

Datu biologikoz, biogeografikoz eta ekologikoz baliaturik dauden 348 haberen espezieri buruzko informazioa aurkezten da. Mesozoiko eta Zenozoiko garaiko Gipuzkoako karst-aren eboluzio geologikoa eta klimatikoa adierazten da. Gipuzkoako kobazuloen biotopo nagusiak, synusia eta biozenosis-a deskribatzen dira eta beraien kolonizazioaren eta espeziatioaren prozesua eztabaidatzen da. 83 taxonak troglifiloak dira eta 101 berriz troglobioak, azkeneko hauek, 18 ornogabeko motakoak dira (*Limicolae*, *Basommatophora*, *Stylommatophora*, *Pseudoscorpionida*, *Opiliones*, *Araneida*, *Cyclopoida*, *Harpacticoida*, *Bathynellacea*, *Isopoda*, *Amphipoda*, *Craspedosomida*, *Lulida*, *Lithobiomorpha*, *Collembola*, *Diplura* eta *Coleoptera*). 11 sorta eta 95 espezie Euskalerriko forma endemikoak soilik dira. Hauetako portzentai handi bat Terzioarioaren zehar Tropiko eta Subtropiko erako faunaren relikto eratorrikoak inguru hau populatu zuten. Gune biogeografiko euskaldun baten izatea saiatzen da, non bere gune zentrala Gipuzkoa, Bizkaiko ipar eta iparekialdea Lapurdiko egomendebaltea eta Nafarroako ipar mendebaldea barne delarik. Fauna honen eta Frantziko ipar pirineoko gunearen arteko loturak erakusten dira. Bioespeleologian erabilitako kontzeptu ezberdinak adierazten dira, eta leizeko faunaren eboluzioa, Gipuzkoako informazioa eta erreliktualak ez diren tripokoko leizeko faunari dagokiona erantsiz eztabaidatzen da. Lan honek Gipuzkoako karst-aren eta leizezuloen gaur egungoezazupena laburtzen du.

* Sociedad de Ciencias Aranzadi. Sección Karstología.
Museo de San Telmo. 20003 San Sebastián, Spain.

INDICE

* Introducción.

PARTE 1 - BIOSPELEOLOGIA.

- * Biospeleología.
- * El medio subterráneo y el ecosistema hipógeo.
- * Factores ambientales y su influencia sobre los cavernícolas.
- * Ecosistemas próximos y procedencia de los cavernícolas.
- * Habitat de los cavernícolas y medios de transición.
- * Factores tróficos en el ecosistema hipógeo.
- * Los cavernícolas: su clasificación y nomenclatura.
- * Adaptaciones a la vida hipógea.
- * Karsts y cavernas de Guipúzcoa.
- * La investigación bioespeleológica en Guipúzcoa.

PARTE 2 - LA FAUNA HIPOGEA DE GUIPUZCOA.

- * Definición de fauna hipógea y técnicas de estudio.
- * Sinopsis del material colectado.
- * Phylum Platyhelminthes. Clase Turbellaria.
- * Phylum Nematelminthes. Clase Nematoda.
- * Phylum Annelida. Clase Oligochaeta.
- * Phylum Annelida. Clase Hirudinea.
- * Phylum Mollusca. Clase Gastropoda.
- * Phylum Arthropoda.
- * Clase Arachnida.
- * Orden Pseudoscorpionida.
- * Orden Opiliones.
- * Orden Araneida.
- * Orden Acarina.
- * Clase Crustacea.
- * Subclase Branchiopoda. Orden Cladocera.
- * Subclase Ostracoda. Orden Podocopida.
- * Subclase Copepoda.
- * Orden Cyclopoida.
- * Orden Harpacticoida.
- * Subclase Malacostraca.
- * Superorden Syncarida. Orden Bathynellacea.

- * Superorden Peracarida. Orden Isopoda.
- * Orden Amphipoda.
- * Clase Diplopoda.
- * Clase Chilopoda.
- * Clase Insecta o Hexapoda.
- * Orden Collembola.
- * Orden Diplura.
- * Orden Thysanura.
- * Orden Dermaptera.
- * Orden Heteroptera.
- * Orden Ephemeroptera.
- * Orden Siphonaptera.
- * Orden Diptera.
- * Orden Trichoptera.
- * Orden Lepidoptera.
- * Orden Coleoptera.
- * Subphylum Vertebrados.
- * Orden Chiroptera.

PARTE 3 - ECOLOGIA, BIOGEOGRAFIA Y EVOLUCION.

- * Ecología subterránea.
 - * Biotopos subterráneos, synusia y biocenosis de cuevas guipuzcoanas.
 - * Entrada de las cuevas y asociación parietal.
 - * Suelos y fauna endógea.
 - * Zona profunda y fauna troglobia.
 - * Guano y guanófilos.
 - * Aguas subterráneas y fauna cavernícola acuática.
 - * Relaciones tróficas en el ecosistema.
 - * Estructura y funcionamiento de las comunidades.
 - * Evolución geológica de Guipúzcoa.
 - * Los cambios climáticos.
 - * Biogeografía: distribuciones de fauna y endemismos.
 - * Relictos, refugio y adaptación.
 - * El proceso de colonización y especiación en el Karst de Guipúzcoa.
 - * Características del centro de diferenciación vasco.
 - * La evolución de los cavernícolas.
- ** Agradecimientos.
- ** Bibliografía.

INTRODUCCION

En las cavernas de Guipúzcoa habita una fauna muy diversa, representada sobretudo por invertebrados de pequeño tamaño. Esta fauna se estructura en un ecosistema muy diferente a los existentes en superficie.

La ausencia de luz impide el desarrollo de la fotosíntesis, dando lugar a un ecosistema donde faltan los organismos fotosintetizadores y fitófagos y, en cambio, predominan formas detritívoras, omnívoras y carnívoras. El sistema en su conjunto está abierto a numerosos intercambios y es alimentado por un flujo continuo de materia y energía proveniente de los ecosistemas limítrofes.

Los cavernícolas más especializados, exclusivos de las cavernas (= troglobios), son en muchos casos especies relictas, restos de antiguas faunas o tipos de animales en los cuales la evolución parece haberse detenido, por lo que conservan la apariencia de sus lejanos ancestros. Para referirse a este tipo de organismos DARWIN utilizó -en el "Origen de las Especies"- la expresión: "fósiles vivientes".

Pero junto a ellos habitan en las cavernas muchos otros animales, cuyo grado de adaptación al medio hipógeo es variable. Algunos completan su ciclo vital en el interior de las cavernas, pero pueden también poblar otros medios y no son exclusivos de ellas (= troglófilos); otros las habitan sólo en forma temporal, o incluso accidentalmente (= troglóxenos). No por ello son menos interesantes. La colonización del medio hipógeo comenzó en épocas geológicas anteriores, bajo climas distintos a los actuales; pero existe también una colonización actual, ya que, en última instancia, la vida en las cavernas es un proceso adaptativo. Los organismos que penetraron (y penetran) a las cavernas en distintas épocas forman una comunidad estructurada, cuya interdependencia es mutua.

Sobre la fauna que habita en las cavernas de Guipúzcoa disponemos actualmente de información relativa a 348 taxones (especies y subespecies), pertenecientes a 45 órdenes, de 14 clases zoológicas distintas.

La Sociedad de Ciencias Aranzadi ha recolectado más de 8.000 ejemplares de invertebrados en 400 cavidades, tomando a la vez numerosos datos biológicos y ecológicos. Si a ello agregamos el material colectado por otros investigadores, probablemente la cifra estudiada ascienda a un orden de magnitud cercano a los 10.000 ejemplares.

Este complejo y voluminoso cúmulo de datos es producto de una continua y callada labor, desarrollada por biólogos y espeleólogos a lo largo de un considerable lapso de tiempo. La mayor parte de la información ha sido obtenida en los últimos 25 años, pero los trabajos de bioespeleología en Guipúzcoa se remontan a comienzos del presente siglo (JEANNEL & RACOVITZA, 1918).

La captura de fauna cavernícola ha sido realizada por métodos directos (utilizando pinzas, pinceles, tubo aspirador o pequeñas mallas de plankton), generalmente en el transcurso de las exploraciones espeleológicas normales, o bien en salidas sucesivas mediante el empleo de cebos. Ello ha representado un paciente trabajo de búsqueda (de cacería científica en su estricto sentido), desarrollado en el interior de las cavernas, bajo la tenue luz de las lámparas de carburo. Los lugares de captura a menudo han sido profundas simas, apartadas galerías, o riberas de ignotos torrentes y pequeños lagos subterráneos. Las recolecciones efectuadas han sido posibles por la colaboración desinteresada de numerosos espeleólogos vascos.

Los zoólogos que han estudiado el material colectado han tenido que resolver a su vez complejos problemas de sistemática que frecuentemente se presentan entre las especies cavernícolas. La mayoría de los trabajos publicados son enumeraciones taxonómicas o descripciones de animales que poseen remarcables peculiaridades en su anatomía, fisiología y comportamiento. Hechos que son el resultado de un largo proceso evolutivo y de adaptación de estos organismos a la vida en el medio subterráneo. La participación en los trabajos de recolección nos ha permitido reunir información muy diversa sobre la biología de algunas especies e información más amplia sobre el medio físico y las relaciones existentes en el interior de las comunidades que habitan en los diferentes macizos kársticos de Guipúzcoa.

El objetivo de este trabajo de síntesis es dar a conocer la información inédita y exponer, mediante un trabajo global con un enfoque ecológico, el estado actual del conocimiento acerca de la fauna hipógeo de Guipúzcoa. El interés bioespeleológico que presenta este territorio justifica sobradamente el esfuerzo.

Las fuentes utilizadas son varias: datos sobre el material determinado existente en la Colección de Bioespeleología de la S.C.Aranzadi; información complementaria de otros museos; datos y observaciones de campo reunidas en múltiples exploraciones de cavidades; y datos previamente publicados contenidos en la bibliografía. La multiplicidad de fuentes de información es un reflejo y una medida de la gratitud que siente todo autor hacia los colegas que han elaborado algunos de los materiales que utiliza, aunque éste es el único responsable por los errores que pueda contener el texto, por lo afortunado de la selección efectuada, por los criterios utilizados para tamizar datos y opiniones y, en suma, por la presentación del conjunto.

El trabajo ha sido estructurado en tres partes. La primera, de naturaleza introductoria, tiene por objeto situar los datos guipuzcoanos en un contexto bioespeleológico general, a la vez que presenta las características de los macizos kársticos del territorio. La segunda es una sinopsis de todos los taxones hasta ahora conocidos del karst de Guipúzcoa; además de la información taxonómica incluye datos biológicos y autoecológicos. La tercera parte describe las biocenosis y biotopos del karst guipuzcoano, su ecología, biogeografía y evolución; incluye información sobre los cambios geológicos y climáticos ocurridos en el territorio, y discute el proceso de colonización y especiación en el mismo, postulando la existencia de una región biogeográfica vasca con características propias. El trabajo concluye con un análisis de los conceptos actualmente utilizados para explicar la evolución de la fauna cavernícola, incorporando la información guipuzcoana y la experiencia del autor sobre el karst tropical.

Nuestro deseo más sincero es que este trabajo pueda servir de referencia a otros investigadores, para continuar la labor en este campo de las Ciencias Naturales, ampliándolo con nuevos avances. Del mismo modo es de desear que los trabajos puedan ser extendidos en el futuro al terreno de la biología de los organismos, a la investigación experimental, y a estudios ecológicos más detallados. Los interesantes problemas de especiación y evolución que suscitan los estudios de la fauna hipógeo trascienden el marco estrictamente bioespeleológico para ocupar un primer plano de interés en la investigación biológica actual.

PARTE 1 - BIOESPELEOLOGIA.

BIOESPELEOLOGIA.

Durante casi 2.000 años el mundo "culto" ha considerado a las cavernas como un medio desprovisto de toda forma de vida. La oscuridad total impide la fotosíntesis y el desarrollo de las plantas verdes. Los naturalistas pensaban en consecuencia que las cavernas no podían albergar seres vivos, como no fuera en forma temporal o accidentalmente. Sin embargo, en épocas anteriores la visión era diferente.

El hombre ha frecuentado las cavernas desde los más remotos tiempos de la Prehistoria. En nuestras latitudes, los hombres de Neanderthal y de Cromagnon hicieron un amplio uso de las cavernas como lugar de vivienda o refugio en distintas épocas del Paleolítico. Los hombres de la cultura Magdaleniense representaron con admirables trazos muchos animales, como bisontes y caballos, que ellos cazaban u observaban cotidianamente. Uno de estos artistas reprodujo en una pieza de hueso de bisonte, hallada en la Grotte de Trois-Frères (Pirineos de Ariege), el primer insecto cavernícola del cual tengamos noticia. La precisión del grabado permitió que el entomólogo L.Chopard lo atribuyera sin ninguna duda al género *Troglophilus* (CHOPARD, 1928). El hombre paleolítico conocía en consecuencia las cavernas con más detalle de lo que habitualmente ha sido supuesto. Y cabe a estos hombres, ancestros de los vascos (que poblaban un amplio territorio sobre las montañas pirenaicas), el honor de ser considerados los primeros bioespeleólogos (en sentido amplio).

Al terminar la última gran glaciación e ir entrando en los tiempos históricos las cavernas van siendo abandonadas, progresivamente, y las mentalidades van cambiando. El cristianismo introdujo la idea de que las cuevas eran el reino de las tinieblas y el mundo de los muertos, opuesto al reino de la luz y de la vida. Las cavernas serán utilizadas durante algún tiempo como lugar de enterramiento, pero luego son sustituidas por las tumbas excavadas en el suelo (THOMAS, 1983). El cristianismo reforzó su oscurantismo durante la edad media y situó a los infiernos en cavidades del subsuelo; el conocimiento de tipo científico quedó detenido durante un largo período (PARSON, 1968). No es de extrañar, en consecuencia, que el conocimiento de la vida subterránea quedara relegado hasta épocas muy recientes.

Los habitantes de la región de Carniola y Dalmacia

(Yugoeslavia) creían en la existencia de un "Dragón" que habitaba en los lagos subterráneos y provocaba las súbitas crecidas de la surgencia del río Litvern. Las "larvas" del dragón aparecían en el manantial y eran conocidas con el nombre de "Olm". Este anfibio, ciego y depigmentado, con branquias exteriores de color rojo intenso, será estudiado en 1768 por Laurenti, quien lo describe con el nombre de *Proteus anguinus* (Figura 1). Este hallazgo constituye el primer reporte moderno de un animal cavernícola.

En 1799 el barón Alejandro de Humboldt visita la famosa Cueva del Guácharo, situada en el valle de Caripe (Venezuela), y describe un ave cavernícola que era conocida por los indios Chaimas desde tiempos inmemoriales. El ave, desconocida para el mundo científico, fue denominada *Steatornis caripensis*. Una excavación arqueológica realizada por la Sociedad Venezolana de Espeleología en 1972 demostró que los indígenas cazaban y se alimentaban de estas aves en fechas tan tempranas como 4.000 años antes del presente (GALAN & URBANI, 1987).

El primer invertebrado cavernícola conocido fue colectado por C.Hohenwart en 1831, en la inmensa Cueva de Adelsberg, en Carniola. Este curioso coleóptero, carente de ojos, y notable por su fisogastria y esbeltez de los apéndices, fue descrito al año siguiente por F.Schmidt bajo el nombre de *Leptodirus hohenwarti*.

En la región pirenaica los primeros hallazgos de animales cavernícolas fueron efectuados por Delarouzée y Linder, quienes exploraron en 1857 las cuevas de Bétharram, en las cercanías de Pau, y describieron su fauna artropodológica (JEANNEL, 1943).

Los hallazgos aislados se suceden durante la segunda mitad del pasado siglo y numerosos investigadores publican notas describiendo animales sorprendentes, muy diferentes a la fauna conocida de superficie. Para esta época no se puede hablar propiamente de Bioespeleología, sino de Historia Natural. Los investigadores trabajaban solos y aventuraban las más diversas hipótesis para explicar el origen y evolución de tan curiosa fauna. Será a comienzos del presente siglo cuando E.G.Racovitza y R.Jeannel logran poner algo de orden en este panorama, iniciando un trabajo sistemático que dará origen a la Bioespeleología moderna. Estos biólogos fundan en 1907 una asociación dedicada al estudio de la fau-

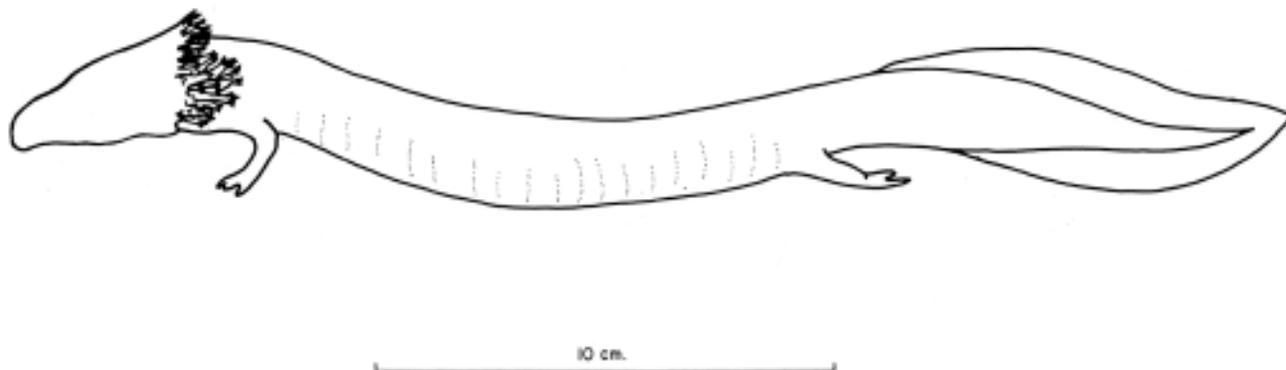


Figura 1. El "Olm" (*Proteus anguinus*). Es el primer animal cavernícola estudiado científicamente y fue descrito en 1768. Proteus representa un verdadero gigante entre la fauna cavernícola europea, ya que alcanza 28 cm de longitud, mientras que la mayoría de los cavernícolas europeos miden sólo unos pocos milímetros de longitud.

na cavernícola, que denominan "Biospeologica". La organización se rodea de numerosos colaboradores y publica sus resultados en la serie o colección "Biospeologica: Enumeration des grottes visitées", que apareció en sucesivas entregas de la revista periódica francesa "Archives de Zoologie Expérimentale et Générale". La obra es continuada por "Annales de Spéléologie" primero y, actualmente, en las publicaciones "Mémoires de Biospéologie" (editada en Francia) y "Travaux de l'Institut de Spéologie E.Racovitza" (editada en Rumania). La sexta y séptima entregas de Biospeologica de la serie "Enumeration" contiene exploraciones efectuadas entre 1913 y 1927 en cuevas de Guipúzcoa, aunque en la región vasca del lado francés los hallazgos faunísticos son simultáneos o algo anteriores. Así, el territorio vasco y la fauna de sus cuevas está estrechamente relacionada con los inicios de la Biospeleología y con el trabajo pionero de los fundadores de esta rama de las Ciencias Naturales: Jeannel y Racovitza.

El término "Biospéologie" fué propuesto por A.Viré en 1904 para referirse al estudio de la vida subterránea y luego fué utilizado por algunos otros investigadores. La palabra es derivada de "Spéologie", más eufónica en lengua francesa que "Spéléologie", término utilizado previamente. Como el mismo padre de la Espeleología -Edouard Alfred Martel- señala, el término Spéologie es menos exacto que Spéléologie. Este último deriva del griego "spelaión" (=caverna) y "logos" (discurso), mientras que la palabra "speos" es utilizada por los griegos para referirse a excavaciones artificiales, particularmente las tumbas en las cuales eran enterrados los faraones egipcios (MARTEL, 1894). En consecuencia, por razones de prioridad y corrección, el término Espeleología, y su derivado Bioespeleología, deben ser retenidos.

La Espeleología es la ciencia que estudia las cavernas. Pero "caverna" es un concepto antropocéntrico, definido por el hombre como toda cavidad de un tamaño tal que en ella el hombre pueda introducirse. Las cavidades menores que aquellas a escala humana son denominadas grietas, fisuras, o simplemente cavidades de la roca. Pero para animales más pequeños que el hombre, como murciélagos o invertebrados, una cavidad de centímetros o milímetros es -para ellos- el equivalente a una cueva a escala humana. En el karst es frecuente una continuidad de vacíos o cavidades excavados en la roca a todas las escalas imaginables. En su real acepción, hidrogeológica y bioespeleológica, la Espeleología es el estudio del medio subterráneo. La Espeleología Física estudia las rocas cavernables, sus cavidades, y la circulación del aire y el agua en ellas; mientras que la Bioespeleología se dedica al estudio de la vida subterránea que puebla las cavernas.

Conviene desde ahora aclarar que el campo de la Bioespeleología es el de las cavidades subterráneas en roca compacta, es decir, fundamentalmente el medio kárstico. Los espacios entre granos de suelos o sedimentos inconsolidados son ambientes "terráneos" más que "subterráneos", poblados por una fauna edáfica e intersticial, en general microscópica (aunque también milimétrica), de naturaleza y características diferentes a la fauna cavernícola. Obviamente existen relaciones entre ambos tipos de medio y sus fronteras son ambiguas. De hecho, algunos cavernícolas derivan directamente de fauna del suelo o de fauna intersticial, que ha colonizado progresivamente cavidades en la roca, pero en su evolución han sido modificados profundamente. Los animales cavernícolas, adaptados al ambiente subterráneo de las cuevas, constituyen un pequeño conjunto claramente diferenciado tras una larga evolución.

Obras clásicas que ofrecen un panorama global del conocimiento bioespeleológico para sus épocas respectivas son: "Les fossiles vivants des cavernes", de R.Jeannel (1943) y "Biospéologie - la biologie des animaux cavernicoles", de A.Vandel (1964). Numerosa investigación y nuevas ideas

han sido desarrollados con posterioridad a esas fechas, y algunos conceptos clásicos han sido modificados profundamente. El estudio de la fauna de las cuevas tropicales y de medios relacionados o próximos al medio hipógeo (hyporheico, hemiedáfico, subterráneo subsuperficial), ha aportado nuevos puntos de vista sobre el poblamiento de las cavernas. No obstante, no existe una obra de síntesis actual y diversos temas son objeto de discusión y de opiniones diferenciadas. En este trabajo trataremos de seguir las hipótesis y líneas explicativas más sólidamente sustentadas y de mayor aplicación a nuestro territorio y a los grupos zoológicos que en él habitan.

EL MEDIO SUBTERRANEO Y EL ECOSISTEMA HIPOGEO.

El medio subterráneo y los seres vivos que en él habitan configuran una entidad ecológica de características muy particulares. En la definición del ecosistema hipógeo intervienen una serie de factores, abióticos y bióticos, como los de tipo espacial o dimensional, hidrogeológicos, climáticos, físico-químicos y tróficos. Ninguno de estos factores considerado aisladamente es exclusivo del medio subterráneo, pero su conjunto sí lo es. Y existe una regularidad o constancia tanto en el medio físico como en las comunidades de organismos que pueblan las cavernas.

Por su posición geográfica y geomorfológica las cavernas no poseen unas fronteras estrictas. La demarcación entre ambientes de superficie y subterráneos implica gradientes en los cuales el límite es colocado, arbitrariamente, donde la discontinuidad es mayor. Las zonas de frontera poseen caracteres transicionales y por tanto también albergan organismos de transición, que pueden desplazarse a uno y otro lado de las mismas. El bioespeleólogo no ignora la existencia de grupos intermedios de animales y plantas entre la superficie del suelo y la cueva propiamente dicha. Algunos de estos habitats de transición son de especial importancia para entender las vías seguidas en la colonización del medio subterráneo y en el mantenimiento de las condiciones tróficas en el interior del ecosistema hipógeo.

En nuestro caso el escenario cavernícola comprende los macizos kársticos y sus cavidades. En otras regiones del mundo existe una fauna cavernícola propia de cuevas en terrenos volcánicos por ejemplo, o en rocas de distinta solubilidad pero no calizas. En los karsts tropicales son frecuentes acumulaciones superficiales de bloques y una interfase constituida por grietas profundas interconectadas, cubiertas a su vez por un espeso colchón edáfico y vegetal; este ambiente constituye un habitat isotérmico de alta humedad, muy similar al cavernícola, pero no tiene un paralelo en nuestras latitudes. Nuestra exposición se referirá preferentemente al medio hipógeo característico del karst de Guipúzcoa.

Desde el punto de vista espacial el tamaño de las cavidades es de crucial importancia para definir los habitats hipógeos. HOWARTH (1983) distingue en las cavidades subterráneas tres clases de tamaño biológicamente significativas: macrocavernas (mayores de 20 cm), mesocavernas (0.1 a 20 cm), y microcavernas (menores de 0.1 cm). La primera admite grandes vertebrados (incluyendo a los bioespeleólogos), la segunda es caracterizada por un microclima favorable a los artrópodos cavernícolas, mientras que la tercera es demasiado pequeña para la mayoría de los artrópodos cavernícolas. Estas clases de tamaño constituyen sólo un intento de aproximación al tema, ya que varían para cada grupo animal, e incluso están relacionadas con las técnicas de estudio y métodos de captura utilizados. No obstante, cabe retener que la

mayoría de los cavernícolas habitan en macro y mesocavernas, transcurriendo la mayor parte de su vida de preferencia en las últimas; mientras que muchas formas larvarias y reproductivas utilizan la porción de microfisuras y pequeños espacios en el sedimento de las porciones más próximas a meso o macrocavernas.

RACOVITZA (1907) intentó una primera clasificación racional del medio subterráneo. Actualmente se acostumbra a distinguir entre el medio hipógeo propiamente dicho y medios próximos o transicionales. El medio hipógeo comprende un dominio terrestre y otro acuático. En el primero pueden distinguirse las galerías (incluyendo mesocavernas), la red de fisuras, y diferentes tipos de rellenos y sedimentos en el interior de las galerías. En el segundo los gours, lagos y ríos subterráneos de la zona de infiltración o zona vadosa del karst, y los drenes y sistemas anexos en la zona permanentemente saturada del acuífero kárstico. Entre los medios de transición pueden distinguirse ambientes peculiares: como el compartimento subterráneo subsuperficial -rocas fisuradas y capas profundas del suelo-, en relación con la fauna edáfica (JUBERTHIE & DELAY, 1981), o el medio hyporheico -gravas y arenas de napas freáticas parafluviales-, en relación con la fauna acuática intersticial (ORGHIDAN, 1959); además de zonas de transición por excelencia, como son las bocas de cuevas y simas, y las surgencias.

Estos intentos de clasificación son humanos y necesariamente relativos, ya que el conjunto de vacíos en el karst forma un continuum y los límites entre diferentes medios pueden ser poco evidentes; además, responden únicamente a una necesidad humana de poner cierto orden en un universo complejo. Antes de revisar con mayor detenimiento algunas características de estos medios y sus faunas asociadas, pasaremos revista a los principales factores de tipo físico-químico que imperan en las cavernas e influyen sobre sus habitantes. Estos son, básicamente, la ausencia de luz, elevada humedad relativa, y estabilidad del ambiente. Unidos a la escasez -relativa- de elementos nutritivos y a la ausencia -también relativa- de depredadores, constituyen factores de primer orden en el medio hipógeo.

FACTORES AMBIENTALES Y SU INFLUENCIA SOBRE LOS CAVERNICOLAS.

En el medio subterráneo la oscuridad es total. Este es un factor constante. Obviamente, cuando las cavernas poseen bocas de muy amplias dimensiones la luz puede penetrar cierta distancia y existirá una zona de penumbra en la proximidad de la entrada. Pero, en el interior de las cavernas, la ausencia de luz es absoluta.

La oscuridad total impide la fotosíntesis y de ello resulta la ausencia de plantas verdes en el medio subterráneo. Así, una de las más importantes fuentes de alimento disponible para los animales de superficie es inaccesible para los cavernícolas, y todos los animales estrictamente fitófagos (p.ej., la inmensa mayoría de los órdenes de insectos) son excluidos del medio subterráneo.

Las plantas verdes proveen a los animales no sólo de recursos energéticos, sino también de vitaminas, factores de crecimiento y oligoelementos, que los animales pluricelulares no pueden sintetizar. Los cavernícolas tienen que explotar otras fuentes de alimento para obtenerlos (VANDEL, 1964).

La ausencia de plantas verdes produce además algunos efectos en la composición de la atmósfera subterránea: un incremento en la concentración de CO₂ y una leve reducción en oxígeno. Estos factores están asociados a los procesos de disolución por las aguas circulantes. La disolución de las

calizas en el endokarst es en parte debida a la concentración de CO₂ en las aguas, que es equilibrada por el CO₂ atmosférico. La fuente de CO₂ de las aguas subterráneas no es sólo el horizonte pedológico -como habitualmente se afirma- sino que el conjunto de la atmósfera de la zona vadosa constituye un vasto reservorio de CO₂ que contribuye a incrementar la agresividad de las aguas de infiltración y su capacidad de disolución en profundidad (GALAN, 1991).

La luz estimula de distintas formas a los animales epígeos. Por encima de cierto nivel la estimulación adquiere valores críticos, superados los cuales alcanza valores letales. El pigmento que desarrolla la piel de animales epígeos representa un filtro que protege de una excesiva acción de la luz. En la mayoría de los cavernícolas la piel es depigmentada. Experiencias de laboratorio han indicado efectos letales sobre cavernícolas por exposición a luz intensa (particularmente la parte ultravioleta del espectro) en muy diferentes grupos zoológicos (MERKER & GILBERT, 1932; MAGUIRE, 1960). No obstante, no pueden generalizarse conclusiones para todos los cavernícolas, ya que algunos -p.ej. *Niphargus*, *Proteus*, coleópteros *Bathysciinae*- soportan muy bien la acción de la luz.

Los animales pueden ser atraídos o repelidos por la luz y estas reacciones se denominan fototropismo positivo o negativo. El fototropismo positivo corresponde al comportamiento general de los animales y se origina de una reacción fótica de la célula y su protoplasma. VIAUD (1961) señala que ésta es probablemente una propiedad primitiva de la materia organizada. El fototropismo negativo es más complejo: es una reacción adaptativa diseñada para alejar al animal de un estímulo indeseado. La inmensa mayoría de los cavernícolas son negativamente fototrópicos, ya que lo contrario tendría el efecto de atraerlos fuera del medio subterráneo. Esta característica está relacionada con la desaparición de las capas protectoras de pigmentos de sus tegumentos. No obstante, algunos cavernícolas son indiferentes a la luz y reaccionan sólo cuando la intensidad crece hasta un límite nocivo. VANDEL (1964) considera que esta indiferencia es el estado final en la evolución regresiva de las reacciones fototrópicas.

En el medio subterráneo, donde falta la luz, no se produce la estimulación de las glándulas endocrinas. El sistema endocrino de los cavernícolas posee características y funcionamiento algo diferentes a este respecto del de las formas epígeas. Entre los vertebrados han sido señaladas diferencias en la pituitaria y en la glándula tiroidea (SCHREIBER, 1933; RASQUIN, 1949; OLIVEREAU, 1960). La morfología y fisiología del sistema endocrino de los invertebrados cavernícolas es menos conocida, pero han sido señaladas diferencias en el corpora allata y glándula protorácica de coleópteros y glándulas androgénicas de anfípodos e isópodos (HUSSON & GRAF, 1961). Los órganos endocrinos ejercen un efecto sobre las funciones metabólicas y reproductivas, así como sobre el crecimiento. Muchas de las modificaciones inusuales del comportamiento reproductivo y del desarrollo de los cavernícolas son controlados por el sistema endocrino, y la ausencia de luz debe en parte influir sobre ellas.

La elevada humedad relativa es una de las características más comunes del medio subterráneo. La tensión de vapor de agua en la atmósfera de las cuevas es próxima a la saturación y la humedad relativa usualmente queda comprendida entre 95 y 100% (TROMBE, 1952). La elevada humedad es uno de los más importantes factores ambientales en la vida de los cavernícolas (JEANNEL, 1946; FAGE, 1931). En realidad, es la intolerancia a la desecación lo que afecta a los cavernícolas. Mínimas cantidades de aridez matan a los cavernícolas por deshidratación. La mayoría de los cavernícolas son higrófilos o estenohigrófilos y requieren una elevada humedad atmosférica. La razón de esto es que todos los animales pier-

den agua por evaporación y transpiración, y en las especies higrófilas la pérdida de agua es muy alta y muy rápida en un medio no-saturado, produciendo una rápida deshidratación. Los tegumentos de los artrópodos poseen varias capas. La interna o endocutícula es incolora; la externa o exocutícula contiene pigmentos en su zona superficial y está recubierta por una muy delgada capa externa, la epicutícula, formada por una película monomolecular de cera. Esta última es la que hace impermeable al agua los tegumentos de los artrópodos terrestres y a través de ella la transpiración es reducida, protegiendo de esta manera el cuerpo de estos animales de la pérdida de agua por evaporación (SEMENOVA, 1961). Los tegumentos de los cavernícolas generalmente son más delgados que los de las especies epígeas relacionadas, la estructura de las capas es más simple y entraña una reducción de la exocutícula y la reducción o desaparición total de la zona pigmentada y de la capa epicuticular. De ello resulta que sus tegumentos son permeables al agua y no pueden proteger a los cavernícolas de la pérdida de agua; como consecuencia, sólo pueden vivir en una atmósfera muy húmeda, saturada o muy próxima a la saturación.

Otra consecuencia de ello es la condición anfibia entre muchos cavernícolas. Muchos artrópodos terrestres son capaces de penetrar en el agua y vivir en ella cierto tiempo. Esto ha sido señalado para algunos *Bathysciinae*, colémbolos *Arrhopalites*, *Machilis*, diversos isópodos, diplópodos y ácaros (JEANNEL & RACOVITZA, 1918; REMY, 1940; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1952; PAVAN, 1940). Por ello, muchos cavernícolas terrestres que viven en galerías aéreas son capaces de soportar las crecidas e inundaciones que periódicamente ocurren en cavidades activas. Inversamente, diversos cavernícolas acuáticos pueden vivir fuera del agua largo tiempo en la atmósfera saturada de las cuevas. *Niphargus* y *Stenasellus* (un anfípodo y un isópodo acuáticos, respectivamente) pueden desplazarse de un gours a otros sobre el suelo arcilloso húmedo. Los copépodos harpacticóideos pueden llevar una vida anfibia y *Bryocamptus* por ejemplo es hallado frecuentemente en cuevas sobre detritos vegetales húmedos (CHAPPUIS, 1933). Algunos nemátodos y oligoquetos cavernícolas pueden vivir durante meses en agua (COMBAULT, 1909). Los artrópodos cavernícolas poseen una gran flexibilidad ecológica para mantenerse en diferentes medios, siempre que la humedad sea elevada.

Las comentes de aire en el interior de las cuevas son un factor desfavorable para la vida de los cavernícolas, precisamente por su acción desecante. Los movimientos de masas de aire en las cuevas son debidas a diferencias de presión o temperatura entre la atmósfera interna y la exterior. En galerías y pasos estrechos las corrientes pueden ser fuertes. Los espeleólogos prestan particular atención a las pequeñas bocas con corriente de aire, ya que habitualmente ésto indica la existencia de un importante volumen aéreo subterráneo. En las zonas muy ventiladas normalmente no viven cavernícolas, aunque hay excepciones, como p.ej. la presencia de coleópteros *Bathysciinae* en Leizeaundia II (Ernio) en zonas de fuerte corriente pero elevada humedad (GALAN & VILLOTA, 1970). Aunque lo normal es que los cavernícolas eviten estas zonas, por su efecto desecante.

El medio subterráneo es muy estable, en comparación con las fluctuaciones existentes en superficie. La estabilidad del ambiente subterráneo hace referencia a la oscuridad total, elevada humedad y constancia de la temperatura. La temperatura del aire en el interior de las cuevas experimenta escasa variación a lo largo del año (entre 0,5 y 2°C) y es aproximadamente igual a la media anual de la localidad en que se encuentran.

En Guipúzcoa las temperaturas-ambiente en cuevas quedan comprendidas entre 12-13°C en localidades costeras o de

baja altitud y 7-8°C en cavidades situadas a 1.200 m.snm. El gradiente altitérmico es de aprox.0,5°C de descenso de la temperatura para cada 100 m de incremento en altitud, aunque existen pequeñas diferencias de unos macizos a otros de acuerdo a factores climáticos locales (exposición de la ladera, vientos, proximidad al mar, cobertura vegetal, etc.). La temperatura del agua en las cuevas normalmente es 1-2°C menor que la temperatura ambiente. No obstante, las temperaturas de la roca, del agua y del aire, tienden a equilibrarse. Las cuevas con ríos subterráneos que provienen de sumideros (los cuales drenan una cuenca epígea superior) pueden tener temperaturas más bajas y variables, a tenor de las características de los aportes externos. Localmente, las simas y cavidades descendentes, sobre todo si recogen nieve en sus bocas durante el invierno, pueden ser cavidades frías, ya que el aire frío es más denso y tiende a acumularse en el fondo. Las corrientes de aire, como hemos mencionado, pueden producir descensos locales de temperatura. Es frecuente también en los macizos altos, como Aralar o Aitzgorri, que la fusión primaveral de las nieves aporte aguas de infiltración relativamente más frías, existiendo cavidades a p.ej. 800 m de altitud con temperatura del agua de 5°C. En estos casos la temperatura ambiente de la cavidad es influida por la temperatura del lugar de procedencia de las aguas.

Pero en general la temperatura ambiente de las cuevas es muy estable y los cavernícolas son relativamente estenotermos. Comparándolo con otros medios, como p.ej. el intersticial, éste último está sometido a extensas variaciones térmicas, y la mayoría de los representantes de la fauna phreatobia o intersticial son eurytermos.

Aunque las fluctuaciones estacionales no son suprimidas completamente en las cavernas, la constancia de las condiciones ambientales elimina los ritmos internos más comunes. La falta de luz provoca la ausencia del fotoperíodo de actividad diario. La inexistencia de estaciones, la de los ciclos reproductivos anuales y el letargo estacional. Entre los animales de superficie ocurre un ciclo reproductivo (una o más veces al año, pero siempre en una época definida) en correspondencia con las estaciones térmicas. En los cavernícolas este ciclo falta. En segundo lugar, durante el período invernal todos los insectos y la mayoría de los invertebrados entran en diapausa: el animal suspende o reduce su actividad metabólica y se aletarga o hiberna. Entre los cavernícolas ésto no ocurre, ya que la temperatura en las cuevas siempre se conserva próxima a la temperatura media anual. También es frecuente en superficie, en algunos grupos zoológicos, un período de letargo estival (aestivación) coincidente con las fases más cálidas del verano. Representantes de algunos grupos animales, como p.ej. dípteros, lepidópteros y tricópteros, acuden a las cuevas a estivar o a hibernar, y son parte de la fauna troglóxena regular que habita en las zonas de entrada. Algunas especies de quirópteros penetran en las cuevas exclusivamente para hibernar. Entre los cavernícolas estrictos estos comportamientos cíclicos estacionales faltan.

Sin embargo, existen algunos comportamientos cíclicos (menos marcados) entre los cavernícolas, principalmente asociados a variaciones en la actividad hídrica de las cuevas. El otoño y el invierno suelen ser un período "seco" en el medio subterráneo, mientras que la fusión de la nieve en primavera incrementa los caudales subterráneos y las cuevas permanecen muy húmedas durante la primera parte del verano (JEANNEL, 1943), estimulando la reproducción en algunos cavernícolas, como araneidos (IVES, 1947), *Niphargus* (GINET, 1960), o *Proteus* (HAWES, 1939). También han sido señalados períodos de letargo en anfípodos y copépodos para resistir la desecación en gours y charcas de agua durante períodos de estiaje. Este comportamiento ha sido observado innumerables veces en anfípodos en cavidades de Guipúzcoa.

Es oportuno destacar a este respecto que la mayoría de los cavernícolas acuáticos habitan en pequeños cuerpos de agua o en corrientes de flujo lento, rehuendo las aguas turbulentas de los grandes ríos subterráneos. En general la fauna cavernícola no posee organismos torrentícolas y los cavernícolas acuáticos son especies rheófobas o rheógenas. Las crecidas subterráneas elevan el nivel de las aguas en el karst, inundando antiguos conductos, habitualmente inactivos, y alimentando sus lagos y charcas. La infiltración también se incrementa en períodos de aguas altas y da origen a pequeñas corrientes y minúsculas piscinas rodeadas por pavimentos estalagmíticos (=gours). En estos lagos, charcas y gours habita de preferencia la fauna acuática subterránea.

Los períodos "secos" en las cavernas no son en realidad secos, ya que la humedad ambiente permanece igualmente elevada, pero sí disminuye notablemente el caudal de los ríos subterráneos y pueden desecarse parcial o completamente los cuerpos de agua pequeños. Bajo estas condiciones los cavernícolas acuáticos se desplazan de unos depósitos de agua a otros (lo cual es posible por sus condiciones anfíbias) o pueden aletargarse para resistir el período desfavorable (*Niphargus* construye celdas o cámaras de descanso en el fondo arcilloso).

Una característica generalizada del medio kárstico es que las aguas subterráneas son, en general, bicarbonatadas cálcicas. El tenor de carbonato cálcico en solución es generalmente alto (aguas "duras"), con concentraciones normales de 80-150 mg/lt. Son aguas alcalinas y su pH habitualmente oscila entre 7 y 8. Existe muy poca información sobre la influencia que la composición química de las aguas (o sus variaciones) pueda tener sobre la vida y distribución de los cavernícolas.

La constancia del medio hipógeo es alterada por variaciones hidrológicas, corrientes de aire, ingreso de ríos alóctonos, pero en general es amortiguada en el interior de las cavernas. Las perturbaciones o influencias externas son mayores en la proximidad de las bocas, sumideros, y grandes galerías aéreas. Estos ambientes pueden albergar accidental o regularmente animales epigeos, lucífugos e higrófilos, que forman parte de la fauna troglóxena de las cuevas, mientras que los cavernícolas estrictos rehuyen a menudo las grandes galerías y muestran preferencia por las mesocavernas y zonas profundas de galerías y salas subterráneas, donde las condiciones ambientales son más estables.

ECOSISTEMAS PROXIMOS Y PROCEDENCIA DE LOS CAVERNICOLAS.

El medio subterráneo puede ser considerado de diferentes formas. Etimológicamente "subterráneo" e "hipógeo" son términos equivalentes, opuestos a "superficial" o "epigeo". En sentido amplio el medio subterráneo puede comprender, además de las cavernas, los suelos e intersticios de sedimentos superficiales. Esta acepción es la utilizada por VANDEL (1964) para el medio físico, aunque a nivel faunístico distingue claramente una fauna cavernícola, diferente a la fauna del suelo y a la fauna intersticial. BELLES (1987) evita una definición rigurosa y prefiere señalar los medios de interés para el bioespeleólogo, incluyendo medios de transición como el compartimento subterráneo subsuperficial y el medio hyporheico, pero excluyendo suelos y sedimentos inconsolidados cuyo tamaño de partículas sea inferior a 1 mm. CHAPMAN (1986) rechaza la idea de que las cuevas formen una entidad ecológica y agrupa los habitats hipógeos con otros habitats oscuros, proponiendo el término "estigícola" para los habitantes de un medio caracterizado exclusivamente por la ausencia de luz. Otros autores han preferido

definir habitats o biotopos especiales, o tipos de organismos con características especiales, p.ej.: "endógeos" (RACOVITZA, 1907), "phreatobios" (MOTAS, 1958), "fauna hyporheica" (ORGHIDAN, 1959), "biotopo hypotelminorheico" (MESTROV, 1962), "habitat anchialino" (HOLTHUIS, 1973), "compartimento subterráneo superficial" (JUBERTHIE & DELAY, 1981), "mesocavernas y macrocavernas" (HOWARTH, 1983), "deep cave environment" (BARR, 1968).

Obviamente, no todos los medios oscuros son subterráneos y mucho menos comparables con las cavernas. Buscar un denominador común para todos ellos sería un ejercicio vano y carente de utilidad. De todos modos, algunos cavernícolas proceden de medios próximos, y ha existido también una colonización de otros habitats oscuros en forma paralela a la acaecida para las cavernas. En estos casos se puede hablar de fenómenos de convergencia o paralelismo sobre habitats que tienen algún aspecto en común con las cavernas. Nos referiremos a continuación a ellos, a su colonización y a la procedencia de los cavernícolas, señalando las similitudes y diferencias.

En los fondos abisales marinos y en los fondos de grandes lagos continentales la oscuridad es total y el ambiente relativamente constante. Su fauna está compuesta por animales limívoros y carnívoros que se alimentan de la lluvia de detritos provenientes de los niveles superiores. Han sido señalados paralelismos entre especies de algunos grupos animales que han colonizado el medio abisal y las cavernas. Este es el caso de algunas especies de anfípodos e isópodos encontradas en grandes lagos alpinos (MONARD, 1919; STANKOVIC, 1960). Sin embargo, en el medio abisal las temperaturas son muy bajas y, sobre todo, la presión es notablemente elevada (la presión aumenta una atmósfera por cada 10 m de descenso en profundidad en el seno de las aguas). La vida bajo estas condiciones requiere adaptaciones fisiológicas especiales, distintas a las requeridas por la atmósfera normal y los pequeños cuerpos de agua presentes en las cuevas. La idea de la existencia de paralelismos entre la vida en las cavernas y la de las grandes profundidades marinas ha sido indicada, entre otros, por MARGALEF (1976), pero ello no indica que ambos medios sean parecidos o equiparables.

Las "grutas" marinas usualmente son oquedades y espacios entre bloques, superficiales, que pueden servir de refugio a la fauna marina normal, y usualmente no presentan organismos modificados, como los hallados entre los cavernícolas. No obstante existen algunas excepciones de notable interés. La cueva volcánica de Jameo del Agua (isla de Lanzarote, Canarias) posee un lago subterráneo oligohalino, en conexión con el mar, en el cual vive el crustáceo galatheido *Munidopsis polymorpha*, especie depigmentada y con ojos reducidos (CALMAN, 1904). Varios ejemplares de este singular crustáceo están depositados en la Colección de Bioespeleología de la S.C. Aranzadi (Figura 2), y poseen caracteres morfológicos comparables a los de algunos troglobios (FAGE & MONOD, 1936).

Otro ejemplo de interés fué el descubrimiento en 1980 de una nueva clase de crustáceos (*Remipedia*) en los "Blue Holes" de Bahamas (YACER, 1981). Los Blue Holes son cuevas inundadas, abiertas en islas, y conectadas por fisuras o conductos con los ambientes submarinos; poseen una mezcla de aguas y una zonación característica, con fauna troglófila y troglobia en la zona profunda (PALMER et al., 1986).

Hasta hace poco tiempo se creía que ninguna de las familias de crustáceos superiores originarias del antiguo mar de Tethys vivían en las aguas dulces del continente sudamericano. Pero en 1982 se encontró un *Haziidae* -*Metaniphargus venezuelanus*- (STOCK & BOTOSENEANU, 1983) y un *Cyathuridae* -*Cyathura univam*- (BOTOSENEANU, 1983),

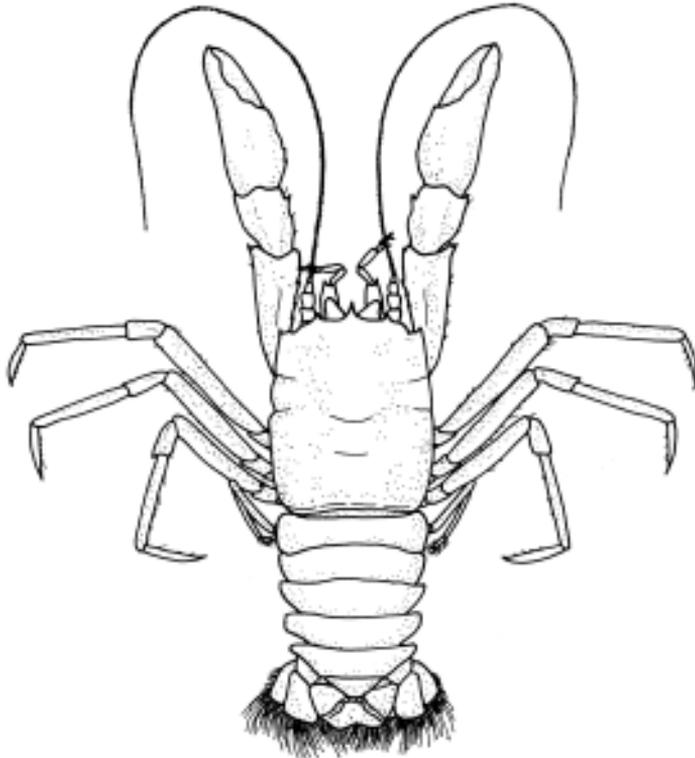


Figura 2. *Munidopsis polymorpha*, troglodyte de la cueva volcánica de Jameo del Agua. (Colección de Bioespeleología de la S.C.Aranzadi).

anfipodos troglodytes ciegos y depigmentados, en una cueva de la extremidad Norte de Venezuela, en la cuenca del Mar Caribe. Ambas especies proceden de fauna marina intersticial que ha colonizado aguas oligohalinas de cuevas litorales en calizas (DECU et al., 1987).

Aunque no se conocen casos comparables de Guipúzcoa, hemos puesto estos ejemplos -aparentemente muy alejados- para destacar un hecho de gran interés. La mayoría de los cavernícolas acuáticos no derivan de formas epígeas primariamente dulceacuáticas, sino de formas marinas (VANDEL, 1964; NOTENBOOM, 1990). Pueden ser ejemplo de esto entre la fauna hipógea guipuzcoana: copépodos -*Nitocrella*-, esferómidos, paraséllidos, y anfipodos -*Niphargus*, *Pseudoniphargus*-. El medio intersticial es a este respecto un biotopo ideal para facilitar la transición entre un ambiente marino-litoral y el agua freática; y, a través de esta última, las cavidades subterráneas (RUFFO, 1956; BIRSTEIN, 1961). Es oportuno recordar que la colonización del medio hipógea es un largo proceso, iniciado en períodos geológicos anteriores, bajo climas distintos a los actuales. En Guipúzcoa se inicia a medida que los macizos de caliza van emergiendo tras la retirada de los mares cretácicos, Y aunque en la actualidad no existen en Guipúzcoa karsts costeros y el intersticial de los valles es reducido, la situación pudo ser muy distinta durante el Terciario. Muchos cavernícolas acuáticos muestran una distribución geográfica actual estrechamente relacionada con la localización de antiguos mares, los cuales eran su medio ambiente de origen.

Para los cavernícolas terrestres, los suelos y su fauna constituyen un ecosistema próximo y limítrofe. Los suelos están formados por una mezcla de materiales de origen inorgánico y orgánico. Los primeros son producto de la meteorización de las rocas y de su transporte y depósito. Los segundos provienen de la descomposición de la vegetación y restos animales. La fauna del suelo es en general muy diferente a la cavernícola, y su estudio es parte del campo de la edafología

o pedología. No obstante existen algunas excepciones y, lo que es más importante, diversos cavernícolas han evolucionado a partir de formas primariamente edafobias.

Los animales que habitan en el suelo pueden ser agrupados en varias categorías ecológicas, siendo de particular interés para el bioespeleólogo las siguientes: (1) Muscícolas. (2) Endógeos. (3) Humícolas o hemiedáficos.

Los animales que viven en las carpetas de musgos no son verdaderos habitantes del suelo, ni tampoco cavernícolas. Los musgos constituyen un medio constantemente húmedo y algunos de sus habitantes han evolucionado hacia la vida cavernícola, como p.ej. opiliones del género *Ischyropsalis* o numerosos coleópteros de la subfamilia *Barhysciinae*. Los representantes muscícolas de este último grupo son depigmentados, ápteros, y en su mayoría anoftálmicos. Estas características preceden a su estadía en el medio hipógea y han sido consideradas como una preadaptación a la vida cavernícola, lo que ha llevado a VANDEL (1964) a considerarlos como cavernícolas "en potencia" y a postular que las cavernas son esencialmente un medio conservativo, que es colonizado -básicamente- por formas preadaptadas para la vida en ellas. Los troglodytes o cavernícolas estrictos serían así formas ultraespecializadas de gran antigüedad filética.

Los endógeos o edafobios (COIFFAIT, 1959) son los habitantes del suelo y viven en los intersticios entre granos o bien cavan galerías en este sustrato. Se trata de un medio húmedo y oscuro, y muchos endógeos son depigmentados y con ojos reducidos o atrofiados. Algunos endógeos han sido denominados "lapidícolas", por su costumbre de buscar refugio bajo piedras cuando el suelo resulta muy embebido de agua por las lluvias. Muchos endógeos viven en la zona de entrada de las cuevas y otros han colonizado el medio hipógea habitando en los rellenos de sedimentos en el interior de las galerías. Diversos representantes cavernícolas de isópodos terrestres de la familia *Trichoniscidae*, y de diplópodos y chilópodos, derivan de formas endógeas.

La fauna humícola o hemiedáfica (DECU et al., 1987) habita en la litera de hojarasca del bosque y en el horizonte orgánico de los suelos. Algunos humícolas tropicales presentan caracteres comparables o paralelos a los de los cavernícolas. El microclima de los espesos suelos tropicales, muy ricos en materia orgánica, es un medio húmedo y prácticamente isotérmico a partir de 1m de profundidad. Este ambiente, muy diferente al de los suelos europeos, se parece en cambio al clima subterráneo de las cavernas en zona templada y posee numerosas especies anoftálmicas y depigmentadas, particularmente entre los coleópteros (LELEUP, 1952; 1956). VANDEL (1964) considera que esta fauna representa una primera etapa hacia la colonización del medio hipógea, y que diversos ancestros de los cavernícolas actuales deben haber vivido durante el Terciario en grandes bosques húmedos de montaña en similares condiciones a las que observamos hoy en las montañas tropicales.

En los escasos grandes bosques europeos que aún se conservan la litera de hojas muertas y humus es también importante, y su microclima húmedo y frío. Estas condiciones climáticas debían estar muy extendidas en los bosques húmedos de Europa durante los períodos fríos glaciares del Pleistoceno y en el Plioceno. En la región de las montañas Bihar (Transilvania), JEANNEL (1943) ha señalado el caso de especies cavernícolas de coleópteros derivados de formas humícolas;

algunos son cavernícolas estrictos; pero otros son cavernícolas en las zonas desforestadas de baja altitud (donde las condiciones son más secas), habitando bajo piedras o en superficie en los niveles altos (donde el microclima es similar al que debía existir en períodos fríos glaciares). A baja altitud los grandes bosques han desaparecido por acción del hombre y la condición más seca del habitat humícola y endógeo los ha forzado a retirarse a las cavernas.

El concepto de la caverna como habitat-refugio de aguas estirpes ha sido expresado por diversos autores. Con particular énfasis VANDEL (1964) considera que el ingreso en las cavernas de las formas preadaptadas (cavernícolas "en potencia") es una primera fase en la colonización del medio hipógeo; la evolución de los cavernícolas hacia el estado troglóbico continúa en el interior del medio hipógeo, con fases progresivamente más especializadas morfológica y fisiológicamente. Estos habitats de preparación para la vida cavernícola entre los artrópodos terrestres son: el medio endógeo, el humus, los musgos, y el medio nivícola (nevés; zonas proglaciares y periglaciares en montaña). A través de estos medios próximos y bajo la presión de los cambios climáticos, algunas formas preadaptadas habrían ido colonizando las cavernas, en oleadas sucesivas, de distinta procedencia.

La fauna de las aguas freáticas contiene muy pequeños organismos que habitan los intersticios entre granos de arena y grava fina. Este medio ha sido denominado "medio intersticial" o "biotopo hyporheico" (ORGHIDAN, 1959) y su fauna ha sido llamada "instersticial" o "phreatobia" (MOTAS, 1958) (Figura 3). Adicionalmente MESTROV (1962) ha descrito el "biotopo hypotelminorheico", que puede ser incluido entre los medios intersticiales. Este último corresponde a aguas freáticas de regiones montañosas con depósitos limo-arcillosos y de materia orgánica. También se incluyen las napas freáticas en aluviones cuaternarios. La fauna intersticial o phreatobia está estrechamente relacionada con el tamaño de los intersticios y de las partículas. En general, son organismos muy pequeños (300 micras a 1 mm), elongados y a la vez aplanados. Presentan thigmotaxis positiva y no llevan vida libre fuera de los intersticios. En general la temperatura de las aguas freáticas sufre marcadas variaciones y no posee la constancia térmica del agua de las cuevas. La fauna intersticial es euryterma, a diferencia de los cavernícolas, predominantemente estenotermos. No obstante, diversos cavernícolas acuáticos derivan de formas intersticiales. Organismos de transición han sido observados entre la fauna marina litoral intersticial, la fauna dulceacuícola intersticial, y la fauna subterránea (DELAMARE - DEBOUTTEVILLE, 1960; 1971). Los medios intersticiales arenosos marinos y litorales normalmente contienen vegetación verde (especialmente algas), las cuales faltan en las cavernas y en el hyporheico. En estos últimos medios, desprovistos de luz, muchos representantes son depigmentados y con ojos reducidos o ausentes. Una de las vías seguidas para la colonización del medio acuático hipógeo pasa a través de la fauna intersticial, que puede alcanzar la red de fisuras y conductos en la zona saturada del karst, y desde ahí los sedimentos o orillas de ríos y lagos subterráneos, y por último gours y pequeñas charcas.

No obstante, muchos cavernícolas acuáticos han llegado a las cuevas a través de su evolución sin pasar nunca por el medio intersticial, sino directamente a partir de aguas epígeas. Inversamente, especies que se creían exclusivamente cavernícolas, han sido halladas en el hypotelminorheico, como es el caso de algunas especies de *Niphargus*, *Stenaseillus* y planarias lucífugas. Esto ha llevado a pensar a MESTROV (1962) que los cavernícolas acuáticos citados han sido primariamente habitantes del hypotelminorheico, que han encontrado en las cuevas un ambiente similar al de su lugar de origen. Pero pudiera ser al revés: las especies de *Stenaseillus* y *Niphargus* son de gran talla (> 5 mm) para lo que es común en el medio intersticial. Este último está representado sobre todo por animales muy pequeños, como rotíferos, gastrotricos, tardígrados (Figura 4), nemátodos y harpacticoides. La diversidad de ambientes en el medio intersticial es muy grande, y esto sólo demuestra cuán vagos e imprecisos son los límites entre la fauna intersticial y la fauna acuática cavernícola.

HABITAT DE LOS CAVERNICOLAS Y MEDIOS DE TRANSICION.

La originalidad de las rocas calcáreas reside en su facultad de disolverse y ampliar las fisuras iniciales por acción de las aguas circulantes. Ello desemboca en la formación de complejas redes subterráneas, con cavidades a todas las escalas. Este proceso, llamado karstificación, está asociado al establecimiento de un sistema de drenaje subterráneo. A partir de cierto grado en la evolución del macizo algunas galerías son abandonadas total o parcialmente por las aguas y se convierten en cavidades aéreas accesibles al ser humano (Figura 5).

Cabe destacar que el conjunto de vacíos excavado en el karst es una estructura completamente diferente a aquella

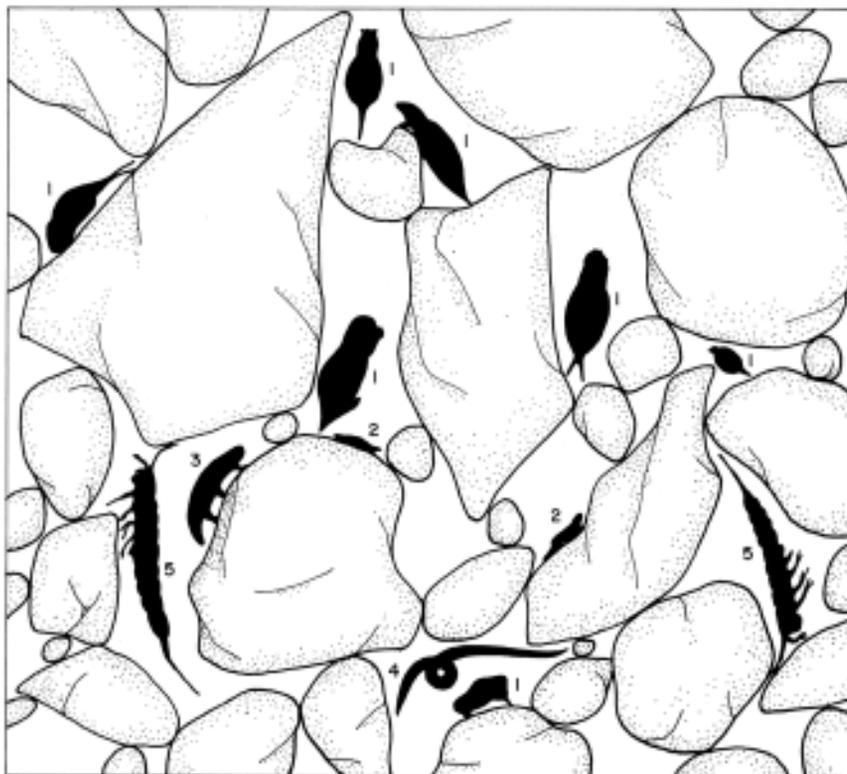


Figura 3. El medio intersticial y su fauna: 1 = Rotifera. 2 = Gastrotricha. 3 = Tardigrada. 4 = Nematoda. 5 = Harpacticidae. (De: VANDEL, 1965).

debida a la fisuración inicial de la roca. En el volumen del macizo kárstico pueden coexistir zonas con elevada densidad de vacíos junto a otras que se comportan como volúmenes perfectamente impermeables. Entre la macrocaverna (a escala métrica) y la diaclasa inicial (de 10 a 20 micras de ancho estandar) existe una continuidad, pero ecológicamente no poseen el mismo significado.

La inmensa mayoría de los invertebrados cavernícolas posee una talla macroscópica, cuyo rango inferior es de algunos milímetros. La fauna edáfica e intersticial es en general de menores dimensiones. Por debajo de unas 100 micras las microfisuras y diaclasas podrán permitir el paso del aire y del agua de infiltración (y con ellos el de materia orgánica, bacterias y protozoos), pero constituirán una seria limitación para el tránsito de los invertebrados cavernícolas, e incluso intersticiales (a tenor de sus tamaños respectivos).

La idea (ampliamente extendida) de que la red de fisuras y diaclasas en el karst juega un papel esencial en el poblamiento del medio hipógeo y permite un fácil tránsito de los cavernícolas es obviamente exagerada cuando no completamente errónea. Ciertamente, al principio, se creyó que los cavernícolas sólo habitaban en cuevas y galerías relativamente amplias; posteriormente se descubrió la importancia de la red de fisuras milimétricas y mesocavernas, y ésto constituyó un avance. Pero la extrapolación del habitat cavernícola a escala del diaclasado y estratificación de las rocas es errónea. El paso de fauna del suelo a las cavernas, a través de la red de fisuras, o de los cavernícolas de unas cavernas a otras, también a través de la red de fisuras, puede ser muy real cuando estas fisuras son de dimensiones próximas al milímetro o mayores. Pero las fisuras, diaclasas y planos de estratificación, que han sido ampliados en el interior del karst hasta tales dimensiones, forman un medio mucho más discontinuo y heterogéneo de lo que a menudo se cree. Obviamente, el límite inferior propuesto por HOWARTH (1983) para las mesocavernas es arbitrario y constituye sólo una aproximación. A su vez, las dimensiones de los cavernícolas son difícilmente generalizables y los tamaños-límite de los conductos y discontinuidades del karst varían para distintos grupos zoológicos, para diferentes especies de un mismo grupo, e incluso para estados de desarrollo (juveniles y adultos) de una misma especie.

Otro concepto inadecuado para el medio kárstico, pero también muy difundido, es el relativo a la zona "freática". En el karst no existen auténticas napas freáticas, ya que éstas corresponden a una circulación a través de poros e intersticios entre granos de sedimentos inconsolidados. El nivel piezométrico en el karst es virtual, y la zona saturada o zona permanentemente inundada (= zona freática, de los autores anglosajones) puede comprender fisuras y conductos a todas las escalas, pero también puede faltar por completo. El acuífero kárstico es diferente a un acuífero en medio poroso o simplemente fisurado. El drenaje subterráneo en el karst tiende a concentrarse en unas pocas surgencias de gran caudal. La zona inundada puede adoptar innumerables configuraciones; generalmente no se extiende por todo el karst, sino que habitualmente queda restringida a las áreas más próximas a la zona de surgencia. En el interior de la zona inundada pueden existir drenes (asiento de circulaciones rápidas) y sistemas anexos (zonas de almacenamiento donde la circulación y la

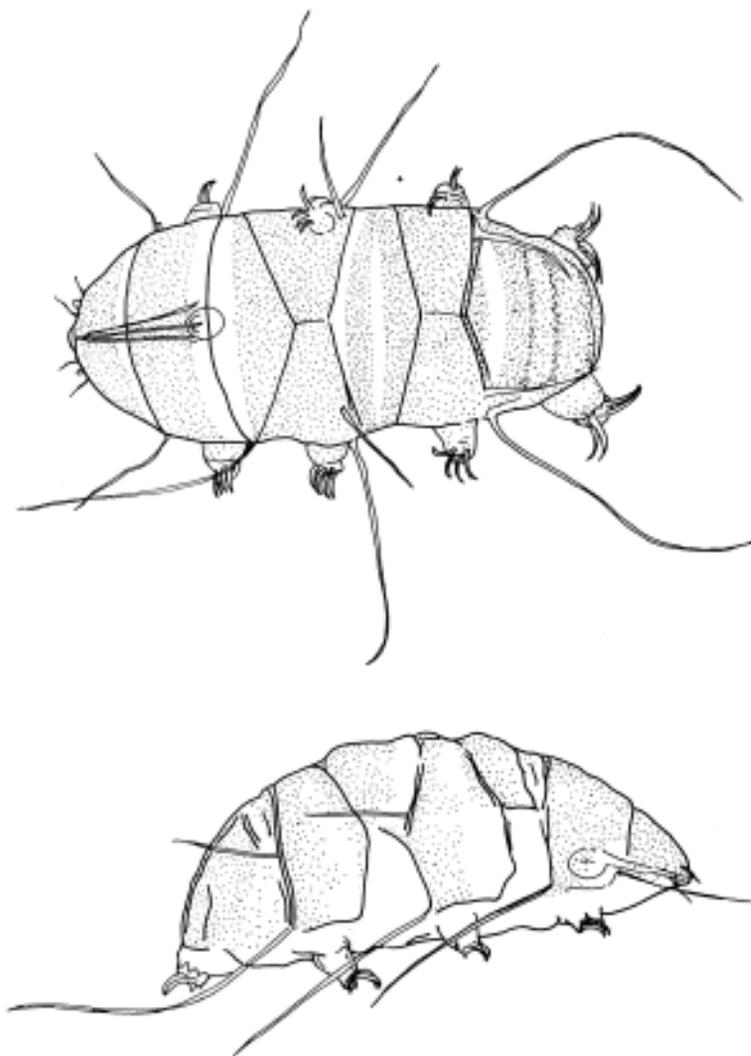


Figura 4. *Echisnicus granulatus*, un tardígrado común en los musgos y rocas en la zona de entrada de las cuevas de Aralar. Los tardígrados constituyen parte de la microfauna de los musgos, cuevas y medio intersticial, habitando en ambientes extremadamente húmedos su talla raramente rebasa las 250 micras.

renovación del agua pueden ser muy lentas). Los drenes y amplios volúmenes inundados suelen ser evitados por la fauna acuática cavernícola. La fauna intersticial tampoco vive en las aguas libres. La existencia de conexiones a través de una red de fisuras entre la zona inundada del karst y el hyporheico de ríos epígeos sólo es real en especiales ocasiones, cuando la litología y estructura del macizo lo permiten. El paso de fauna intersticial desde el subálveo de un río o el aluvial de un valle a las cavernas, generalmente sólo es posible si existe un tramo de surgencia difusa que implique pequeños conductos, o bien, lo que es más frecuente, si existen sedimentos en el conducto kárstico en continuidad con los sedimentos epígeos. Estas situaciones pueden existir localmente, pero no son generales. Del mismo modo, la idea de una densa red de fisuras ocupadas por las aguas por debajo de un nivel piezométrico teórico, no tiene confirmación general en el karst. Las limitaciones que señalamos para el tránsito de la fauna acuática son parecidas a las señaladas para la fauna terrestre a través de la red de fisuras, e incluso con más restricciones, porque la infiltración difusa de las precipitaciones en la superficie del karst es generalizada, mientras que la emergencia de las aguas no tiene un carácter difuso, sino generalmente muy concentrado.

El habitat de la fauna cavernícola son las cavidades excavadas en la roca compacta (macro y mesocavernas) pero también los sedimentos que ellas contienen. Las microfisuras generalmente no contienen cavernícolas, pero pueden y deben considerarse parte del ecosistema cavernícola, tanto porque parcialmente pueden ser utilizadas por los representantes más pequeños de la fauna cavernícola y de otros medios (fauna edáfica e intersticial) como porque son recorridos por el agua de infiltración, que puede arrastrar materia orgánica desde superficie, proveyendo una fuente de alimento para los cavernícolas.

Los cavernícolas prefieren ocupar en las cuevas las zonas menos perturbadas o climáticamente más calmas (zonas profundas y mesocavernas), rehuendo las grandes galerías si son muy ventiladas y las zonas fluctuantes en la proximidad de las bocas. Del mismo modo los cavernícolas estrictos evitan los ríos subterráneos turbulentos y los grandes cuerpos de agua. Particularmente, los ríos alóctonos, que ingresan al karst a través de sumideros, contienen una fauna troglóxena que incluye muchas especies arrastradas desde habitats de superficie.

En el interior de las galerías continuamente se depositan materiales. Principalmente carbonato cálcico (en forma de estalactitas y depósitos estalagmíticos) y arcilla. Los depósitos arcillosos son muy comunes en las cuevas, porque casi todas las calizas contienen arcilla como impureza, y ésta es liberada como un residuo de la disolución. Las calizas arenosas y los ríos alóctonos pueden aportar otros materiales, como arena, grava y guijarros, comunes en los bancos de los ríos subterráneos y formando rellenos muy diversos. Del mismo modo muchas galerías y salas presentan rellenos autóctonos de bloques clásticos. Las zonas con suelos ocupados por una mezcla de arcilla y bloques son particularmente ricos en

formas endógeas o derivadas de ellas. Los cauces y bancos de sedimentos de ríos subterráneos albergan una fauna acuática característica.

El habitat de los cavernícolas terrestres troglóbios requiere condiciones favorables para su alimentación, reproducción y desarrollo. Los bioespeleólogos saben muy bien que es raro localizar a los cavernícolas en forma directa en las galerías, y generalmente se recurre a cebos para atraerlos desde sus pequeños escondites. Los lugares preferidos de los troglóbios suelen comprender zonas muy húmedas (en general con presencia de goteo o láminas de agua próximas), con paredes de roca caliza expuesta, depósitos estalagmíticos y arcilla. Los troglóbios pueden deambular por el suelo o las paredes de galerías en busca de alimento, pero habitualmente se refugian en pequeñas oquedades y fisuras de un complejo biotopo donde existen materiales arcillosos entre la roca y las capas estalagmíticas. En este medio construyen galerías y cámaras en las cuales descansan y se reproducen. Para los cavernícolas acuáticos ya hemos señalado su preferencia por los gours, pequeños estanques y cursos de agua de corriente lenta con depósitos arcillosos y estalagmíticos. Estos biotopos pueden ser unidos (o sus aguas renovadas) en períodos de aguas altas. Como más adelante veremos, la distribución de los cavernícolas está también condicionada por la disponibilidad de alimento.

En el karst, la formación de cuevas es posible por la solubilidad de la roca caliza y está inicialmente condicionada por la existencia de discontinuidades, principalmente la fisuración. Pero la fisuración no es exclusiva de las calizas. Otras rocas no carbonáticas también presentan una fisuración que puede ser trabajada superficialmente por las aguas meteóricas. Este es el caso p.ej. en esquistos y granodioritas. La zona fisurada superficial del karst y de terrenos no-kársticos, con

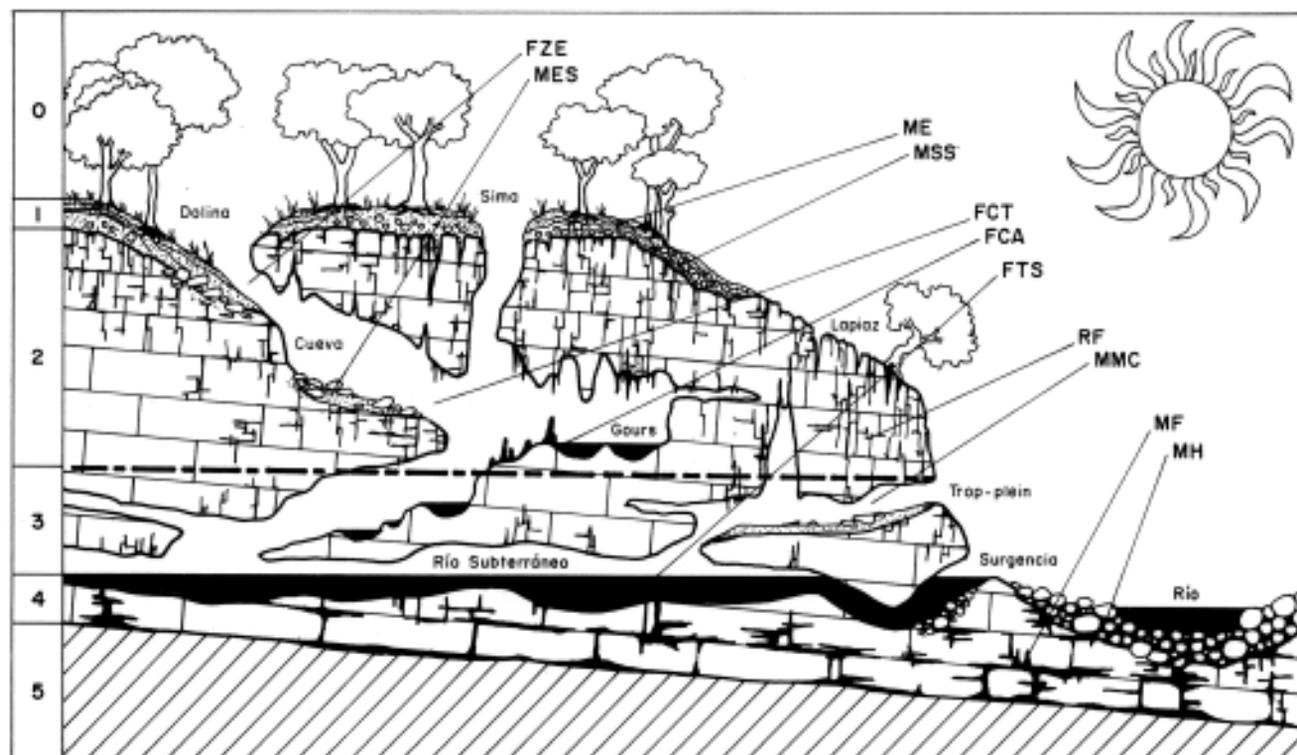


Figura 5. Esquema del medio hipógeo y medios transicionales. FZE = Fauna de la zona de entrada. MES = Medio endógeo subterráneo. ME = Medio edáfico. MSS = Medio subterráneo subsuperficial. FCT = Fauna cavernícola terrestre. FCA = Fauna cavernícola acuática. FTS = Fauna torrentícola subterránea. RF = Red de fisuras. MMC = Meso y macrocavernas. MF = Medio freático. MH = Medio hyporheico o intersticial. Zonas del karst: 0= Zona superficial. 1 = Zona edáfica. 2 = Zona de infiltración (zona vadosa). 3 = Zona de fluctuación del nivel piezométrico. 4 = Zona saturada o permanentemente inundada (zona freática). 5 = Nivel impermeable (terrenos no-calcáreos). El medio edáfico y el MSS pueden faltar por completo. La red de fisuras y el medio freático fisurado suelen ser discontinuos.

fragmentos de roca sueltos, recubiertos por los suelos, constituye un habitat de transición, intermedio entre las cavernas y el suelo propiamente dicho. Este habitat ha sido denominado "compartimento subterráneo superficial" ("Superficial Underground Compartment") y fué descrito por primera vez por JUBERTHIE & DELAY (1981). El mismo presenta pequeños vacíos, entre las fisuras y fragmentos de roca, que están poblados por una fauna que puede contener algunos elementos cavernícolas o muy similares a ellos (JUBERTHIE et al., 1981). Este habitat debería ser denominado -con más corrección- "medio subterráneo subsuperficial", ya que infrayace a las capas del suelo. Su ambiente recuerda en algunos aspectos al medio hipógeo: oscuridad total, elevada humedad relativa. Pero está sujeto a variaciones microclimáticas más marcadas; principalmente la amplitud térmica -diaria y estacional- es considerablemente mucho mayor.

El medio subterráneo subsuperficial (MSS) ha comenzado a estudiarse en la última década y ha aportado algunas sorpresas. Tanto en calizas como en terrenos no-calizos han sido encontrados en el MSS especies que se creía eran exclusivamente troglobios, e incluso muy "antiguos" y "especializados". Este es el caso de diversos coleópteros *Trechinae* de los géneros *Aphaenops* e *Hydraphaenops* y de algunas especies de *Bathysciinae* del género *Speonomus*, en la región pirenaica (JUBERTHIE & BOUILLON, 1982). Hoy se conocen casos de especies que habitan en el MSS y en cavernas indistintamente; sólo en cuevas; o sólo en el MSS (RACOVITZA, 1982). En algunos ejemplos de la vertiente norpirenaica hay especies distribuidas a baja altitud que poseen poblaciones relictas en macizos calcáreos aislados, mientras que a mayor altitud pueden ocupar franjas extensas en el MSS, cuevas, e incluso en minas abiertas en las calizas. Entre los *Bathysciinae* han sido estudiados casos en los Montes Apuseni (Rumania) en los cuales hay una continuidad entre las cavemas del macizo calcáreo y el MSS; en invierno las poblaciones son muy abundantes en las cuevas y faltan en el MSS, mientras que en otoño aumentan los efectivos en el MSS y disminuyen en las cuevas (RACOVITZA, 1982). Existen también poblaciones hasta ahora sólo conocidas en el MSS, cuyas características anatómicas son comparables a las de los cavernícolas.

Esto ha llevado a reconsiderar diversas cuestiones. En primer lugar, la estenotermia de los troglobios no parece, al menos en este caso, ser muy estricta, ya que hay *Aphaenops* que toleran variaciones en la temperatura anual del orden de 10-15°C. En segundo lugar, la colonización del medio hipógeo a partir del suelo, puede permitir la colonización de las cuevas y el MSS en terrenos kársticos, mientras que en terrenos esquistosos o cristalinos puede dar origen a poblaciones comparables exclusivas del MSS. También puede ocurrir una recolonización del MSS a partir de cuevas. El caso de especies raras en el karst y abundantes en el MSS indica que las cavemas son para ellas sólo una parte de su habitat. En tercer lugar, el alto grado de especialización, traducible en caracteres anatómicos, no parece ser un indicador absoluto de la adaptación exclusiva de los organismos a las cavernas, ni de la antigüedad de sus poblamientos. Algunos microendemismos y distribuciones actuales están determinados por la fragmentación de antiguas áreas bajo la acción paleoclimática glacial y holocena.

Las investigaciones sobre el MSS demuestran que no existe un límite estricto para el medio cavernícola y la distribución de los troglobios. En Bioespeleología resulta difícil establecer reglas absolutas, válidas para todos los tipos de animales y de situaciones, y las generalizaciones a menudo son fuente de error. Sin embargo, el ecosistema hipógeo no es algo vago e indefinido, sólo que se trata de un medio complejo, dinámicamente abierto a intercambios con otros ecosistemas.

Las bocas y zonas de entrada de las cuevas son zonas de transición por excelencia. Los grandes porches y amplias bocas de simas tienen caracteres intermedios entre el mundo exterior y el interior de las cuevas. La intensidad de la luz decrece progresivamente y hay una zona fótica, iluminada, a la que sigue otra de penumbra. En esta zona viven plantas verdes ombrófilas, sobre todo criptógamas. La temperatura es fluctuante, aunque menos que en el exterior; y la humedad relativa mayor que la exterior pero menor que la del interior de la cueva. En esta zona viven muchos animales epígeos amantes de la humedad y de la sombra. Particularmente muscícolas, humícolas y detritícolas, los cuales viven entre la hojarasca, musgos y detritos que frecuentemente se acumulan en grandes cantidades. En las bocas de simas pueden quedar atrapados accidentalmente muy diversos animales epígeos. Los endógeos son también frecuentes en el humus y bajo piedras y bloques, abundantes en las bocas. En las paredes de la zona de entrada viven muy diversos artrópodos, que no han llegado accidentalmente, sino que manifiestan preferencia por este biotopo. Estos, aunque no son cavernícolas estrictos, han sido clasificados como troglógenos regulares y constituyen la "asociación parietal" (JEANNEL, 1926; LERUTH, 1939; TERCAFS, 1960). Además, muchos cavernícolas de otras categorías pueden acercarse a las bocas de las cuevas en busca de alimento. Las bocas de las cuevas y su fauna son parte integrante del ecosistema hipógeo y esta zona en su conjunto constituye una fuente importante de alimento para los cavernícolas.

Del mismo modo las surgencias constituyen un medio de transición. Las aguas de las surgencias presentan características similares a las del habitat subterráneo. Las variaciones en su temperatura son débiles, la luz frecuentemente es reducida por la presencia de bóvedas y rocas extraplomadas, vegetación y hojas muertas. Las surgencias pueden contener una fauna mixta de especies epígeas y cavernícolas. Los troglobios acuáticos frecuentemente rehuyen las surgencias para evitar la predación por parte de formas carnívoras epígeas. Las surgencias pueden contener troglobios arrastrados por las crecidas en el endokarst.

El guano sustenta también una fauna muy particular. La mayoría de los guanobios vive inmersa en la masa de guano que es su alimento. Por ello, los guanobios no pueden ser considerados cavernícolas, sino habitantes del guano, ya que éste puede estar depositado en cuevas o en otros lugares. Cuevas con grandes depósitos de guano son muy comunes en las regiones tropicales, pero también hay algunas en la zona templada. En Europa éste deriva de quirópteros coloniales, sobre todo verpertiliónidos (p.ej. *Miniopterus*). Los rinolópodos, por sus costumbres menos gregarias, no producen grandes áreas de guano. En el guano habitan numerosos individuos, principalmente colémbolos (*Hypogastruridae* y *Onychiuridae*), dípteros y sus larvas, ácaros, y algunos coleópteros. Los pequeños depósitos de guano y su fauna guanobia atraen a cavernícolas principalmente predadores (p.ej. chilópodos del género *Lithohius*) y por ello constituyen otra fuente de alimento en la trama del medio hipógeo.

FACTORES TROFICOS EN EL ECOSISTEMA HIPOGEO.

Exceptuando las bocas de cavidades (en las cuales penetra algo de luz y crecen algunas plantas verdes), la oscuridad en el medio subterráneo es total y faltan por tanto los organismos fotosintetizadores. Así, la más importante fuente de alimento para los animales en la superficie del planeta falta en las cavernas. Esta carencia es en parte compensada por el

ingreso de materia orgánica y seres vivos aportados desde los ecosistemas limítrofes.

Aparte de considerables cantidades de materia orgánica y restos vegetales que ingresan por gravedad en las bocas de simas y cuevas, otra gran parte es aportada por las aguas comentes, tanto a través de caudales concentrados en sumideros como en forma dispersa mediante el lavado que las aguas de percolación efectúan en las capas superiores del suelo. En este sentido, el flujo de nutrientes en el karst tiene una dirección general que va desde las zonas de infiltración hacia las zonas de emergencia. Otro gran bloque de elementos nutritivos es el constituido por organismos vivos que ingresan a las cavernas, sus cadáveres y sus restos. Muchos troglótenos y troglófilos pueden servir de alimento a troglóbios omnívoros y depredadores. La red de relaciones tróficas en el interior del ecosistema hipógeo es compleja, con numerosas ramificaciones.

En general, las cantidades de alimento disponible en el medio subterráneo son mucho menores, comparativamente, que en otros medios, aunque localmente puede haber excepciones. Las cavernas son un medio oligotrófico, aunque en los karsts tropicales existen algunos ejemplos de cuevas eutróficas. Esto puede tener interés al considerar su poblamiento, ya que la situación que observamos actualmente en las cuevas de regiones templadas puede haber sido distinta en épocas anteriores. De todos modos, los cavernícolas que han ido adaptándose progresivamente a las condiciones hipógeas se han especializado para desenvolverse en este medio, y una de las características más significativas a nivel fisiológico entre los cavernícolas es su capacidad polífaga y bajo metabolismo, de forma que pueden utilizar pequeñas cantidades de muy diversos tipos de alimento. Esto contrasta con sus especializados caracteres anatómicos. La mayoría de los artrópodos cavernícolas son omnívoros, detritívoros o carnívoros. La explotación de muy diversas fuentes de alimento permite en cierta manera compensar la escasez estacional de unos u otros recursos, y obtener -globalmente- un suministro más regularizado. Igualmente, los cavernícolas estrictos poseen una gran capacidad para el ayuno y para resistir largos períodos con poco o nulo alimento (estarcación). A la vez, los factores tróficos juegan un papel de primer orden sobre la distribución y abundancia de los cavernícolas, y aquellas cuevas o zonas del karst que por una u otra razón no reciben suficientes aportes exógenos resultan zonas azoicas (desprovistas de vida). Inversamente, la abundancia y concentración de cavernícolas es mayor donde las fuentes de alimento son importantes. Las más grandes especies troglóbias de isópodos, anfípodos, diplópodos *Blaniulidae*, *Arachnida* y *Bathysciinae*, son habitualmente encontradas en cuevas que reciben suministros importantes (BROLEMAN, 1923; LERUTH, 1939; VANDEL, 1964). Examinaremos a continuación cuáles son estas fuentes.

Ante la ausencia de organismos fotosintetizadores, la producción primaria en el ecosistema hipógeo es muy reducida y está restringida a la actividad quimiosintética autótrofa de algunos microorganismos de la arcilla (bacterias). Ha existido cierta confusión al referirse a las bacterias encontradas en cuevas y a su importancia relativa, ya que éstas comprenden formas autótrofas y heterótrofas. Las bacterias heterótrofas proceden de la superficie y necesitan materia orgánica para su desarrollo. Las bacterias autótrofas son autóctonas, habitan en el limo y arcilla de las cuevas y su desarrollo sólo depende de la existencia de algunos materiales inorgánicos. Estos dos tipos de poblaciones, una exógena y heterotrófica, y otra endógena y autotrófica, comúnmente no son halladas juntas (DUDICH, 1933; CAUMARTIN, 1957, 1959). En presencia de materia orgánica predominan formas heterótrofas, mientras que las autótrofas son eliminadas por ser más

sensibles a las modificaciones en el equilibrio químico. Las bacterias autótrofas nunca son halladas en medios contaminados con materia orgánica (MANSON-WILLIAMS & BENSON-EVANS, 1958; WINOGRADSKY, 1949). Puede agregarse también que los *Actinomycetes*, más próximos a las bacterias que a los hongos, abundan en las entradas de las cuevas y dan un olor a "húmedo" o a "cueva" característico.

Las bacterias en general se encargan de la descomposición de los residuos muertos y excreciones, disgregando el complejo orgánico en formas inorgánicas simples. A través de esta acción ingresan de nuevo en el ciclo de los elementos las combinaciones químicas de carbono, nitrógeno y fósforo que, a no ser por estas transformaciones, se perderían para el resto de los organismos. Las bacterias heterótrofas metabolizan la materia orgánica y sintetizan su propia sustancia, constituyendo así un canal entre la materia orgánica y la biomasa animal, ya que muy diversos crustáceos, gusanos y moluscos se alimentan de bacterias. Las bacterias autótrofas quimiosintéticas son capaces de producir en oscuridad total la síntesis de materia orgánica nueva, ya que gracias a su especial metabolismo obtienen energía de la oxidación de compuestos inorgánicos. En conjunto, la acción de las bacterias en las cavernas consiste en determinar los cambios que sufre la materia orgánica, ya sea en el sentido de su mineralización, ya en el de síntesis.

Desde los trabajos de MARTEL (1894) es conocido que las aguas que ingresan en el karst y reaparecen en emergencias kársticas no son filtradas y por esta razón pueden ser la causa de problemas sanitarios y epidémicos. Todas las bacterias detectadas en los análisis de aguas de terrenos calcáreos son similares a las halladas en aguas superficiales. A partir de 1930 se descubrió además que en la arcilla de las cuevas podía haber bacterias autótrofas autóctonas de este medio, pertenecientes a tres grupos: *Ferrobacterales* (*Leptothrix*, *Perobacterium*), *Thiobacterales* (*Beggiatoa*), y bacterias nitrificantes. Las primeras descomponen el carbonato de hierro y oxidan los compuestos ferrosos, depositando cristales de hidróxido férrico; este grupo es el que peor tolera la presencia de heterótrofos. Las *Thiobacteria* o bacterias del azufre transforman los sulfuros en sulfatos. Las bacterias nitrificantes oxidan los compuestos amoniacales a nitrosos (*Nitrosomas*, *Nitrococcus*), y estos últimos a nítricos (*Nitrobacter*); su acción tiene el efecto de mineralizar las proteínas y de esta forma agota los recursos para bacterias heterótrofas. Pero tal vez el papel más importante de las bacterias autótrofas reside en su capacidad de sintetizar vitaminas y oligoelementos. Los animales han perdido esta capacidad y ante la ausencia de plantas verdes en el medio hipógeo estas sustancias esenciales son aportadas por bacterias y hongos. Las *Thiobacteria* pueden sintetizar ácido nicotínico, ácido pantoico, riovitamina, piridoxina y vitamina B12. Los *Actinomycetes* pueden sintetizar carotenos. Así, las bacterias presentes en la arcilla de las cuevas son un importante factor en la nutrición de los cavernícolas, ya que proveen materiales energéticos, vitaminas y factores de crecimiento (FISCHER, 1959; GOUNOT, 1960; VANDEL, 1964). La densidad de bacterias en la arcilla de las cuevas es no obstante mucho menor que en los suelos. Las poblaciones de bacterias hipógeas son normalmente de algunas decenas de millones por gramo de limo seco (GINET, 1960; GOUNOT, 1960), mientras que en los suelos arables alcanzan densidades de cientos a miles de millones por gramo. Las proporciones de los diferentes tipos de bacterias en las cuevas son aún insuficientemente conocidas.

Otra apreciable fuente de alimento es la materia orgánica. La acción lixivante del agua de lluvia sobre el humus de los suelos permite que el agua infiltrada en el karst contenga cierta proporción de materia orgánica. El análisis de algunas muestras de agua de goteo de estalactitas ha mostrado valores

de 0,009 gr/lit y niveles de oxígeno de 0,4 a 2 mgO₂/lit (DUDICH, 1932; GINET, 1960). Depósitos de arcilla en gours y ríos subterráneos han mostrado un contenido de carbono orgánico de 0,02 a 0,66% de peso seco; para el nitrógeno orgánico la proporción vana de 0,007 a 0,237 %; la relación C/N oscila entre 3 y 5 (SCHREIBER, 1929; GOUNOT, 1960). Estos valores son no obstante mucho más bajos que los obtenidos en limos lacustres o en suelos arables. La materia orgánica en pequeñas partículas puede ser aprovechada por algunos animales, pero en estado coloidal sólo puede ser metabolizada por las bacterias heterótrofas.

Los Protozoa (organismos unicelulares) constituyen una microfauna que habita en las aguas subterráneas y en la arcilla de las cuevas. En las aguas subterráneas son frecuentes numerosos protózoos de vida libre pertenecientes a los grupos *Mastigophora*, *Amoebina*, *Heliozoa* y *Ciliophora*. La mayoría pertenece a géneros comunes en las aguas superficiales, faltando las especies estrictamente cavernícolas (TOSCO, 1956; VARGA & TAKATS, 1960). Muchos protózoos no consiguen adaptarse al ambiente hipógeo y son eliminados rápidamente; otros logran vivir e incluso multiplicarse; algunos se encistan cuando las condiciones son desfavorables (DOROSZEWSKI, 1960). Los protózoos que viven en las cuevas se alimentan de diminutas partículas orgánicas, bacterias, y más raramente hay especies predatoras que capturan a otros protózoos. Aunque no pueden ser considerados verdaderos cavernícolas, su ocurrencia es regular, y constituyen el alimento de muchos metázoos cavernícolas. En la arcilla de las cuevas son comunes formas epigeas de *Mastigophora*, *Sarcodina* y algunos ciliados (BRUNETTI, 1933); esta fauna es pobre en especies e individuos, incluso cuando el medio es rico en materia orgánica. En cuevas pirenaicas CAUMARTIN (1959) ha señalado la presencia de *Amoebina* (*Testacea* y *Nuda*). Las *Amoebae* pertenecen al grupo *terrícola-verrucosa*, de cortos tentáculos; sus estados encistados son comunes en la arcilla. Los *Sarcodina* se alimentan de las bacterias presentes en el limo y, a su vez, forman parte de la dieta de muchos cavernícolas limívoros. VARGA & TAKATS (1960) han reportado otros *Amoebina*, *Bodo* y Ciliados hypotrichos, generalmente formas de movimientos lentos. La microfauna constituida por los protózoos se alimenta fundamentalmente de bacterias.

El estudio de protózoos y bacterias del medio subterráneo está poco desarrollado y son escasos los trabajos sobre estos grupos. Una gran limitación es la debida a su pequeño tamaño y a las técnicas de estudio. Las dimensiones de las bacterias son de unas micras y su observación requiere cultivos y una magnificación de 2.500 a 10.000 aumentos, sólo obtenible con microscopio electrónico. El estudio de los protózoos también requiere técnicas especiales (CAUMARTIN, 1961; VARGA & TAKATS, 1960) y pertenece al campo de la Microbiología más que al de la Bioespeleología. No obstante, la comprensión que el bioespeleólogo puede tener sobre las relaciones tróficas se ve enriquecida cuando incorpora aportes de otros campos. próximos al suyo.

Las aguas subterráneas que ingresan al karst contienen diversos grupos de organismos planktónicos dulceacuicolas, siendo particularmente abundantes los *Cyclopidae*, algunos de los cuales pueden persistir en el medio hipógeo e incluso reproducirse (p.ej. *Speocyclops*). Pero la mayoría de los representantes del plankton son formas epigeas que, arrastradas desde superficie, pueden sobrevivir cierto tiempo, pero al final desaparecen. Los organismos que contienen clorofila no pueden existir en oscuridad total y muchos metázoos planktónicos necesitan de ellos para alimentarse. A pesar de que el plankton no persiste bajo tierra, éste es renovado continuamente por las aguas que ingresan desde superficie, y de esta forma constituye una importante fuente de alimento para

muchos cavernícolas, principalmente Copépodos (CHAPPUIS, 1933; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960). Estos a su vez pueden servir de alimento a otros crustáceos (GINET, 1960). La lámina de agua que recubre muchas coladas estalagmíticas y paredes de roca suele contener una fauna acuática muy especial, que incluye tanto organismos microscópicos (protózoos, rotíferos, tardígrados, copépodos, oribátidos) como otros milimétricos. Estos últimos han sido estudiados entre otros por ORGHIDAN et al.(1961) e incluyen turbellaria, nemátodos, oligoquetos y anfípodos.

Materiales de origen vegetal -como ramas de árboles, madera y hojas muertas- caen habitualmente en las bocas de simas o son arrastrados por las aguas que ingresan al karst. Durante las crecidas pueden ser arrastrados incluso grandes troncos y los ríos subterráneos pueden transportar materias vegetales hasta zonas muy profundas de las cuevas. Esta es otra importante fuente de alimento para los cavernícolas, tanto terrestres como acuáticos, y es utilizada por muchos detritívoros. Los crustáceos acuáticos *Stenasellus* se alimentan de hojas muertas y muchos Isópodos terrestres consumen la madera muerta. No obstante, las especies estrictamente fitófagas no pueden existir en el medio subterráneo. Esta es la razón por la cual muchos organismos perfectamente "preadaptados" a la vida en medios húmedos y oscuros, como p.ej. los *Symphyla*, no pueden vivir en las cavernas, ya que su alimento son las plantas verdes.

La ausencia de vegetales verdes es pues un factor trófico de primer orden que limita el acceso de las especies fitófagas al medio hipógeo y excluye de este modo a la inmensa mayoría de los insectos, el grupo más extenso del reino animal (que incluye más de un millón de especies descritas). Los insectos estrictamente cavernícolas sólo incluyen algunos representantes de la subclase *Apterygota* y coleópteros *Trechinae* y *Bathysciinae*. Otros animales primitivamente fitófagos, como es el caso de diversos moluscos, han podido adaptarse a la vida cavernícola introduciendo cambios radicales en su dieta. Un ejemplo ilustrativo es el del gasterópodo troglófilo *Oxychillus cellarius* (VANDEL, 1964). Los individuos epigeos de esta especie se alimentan de hojas muertas, mientras que los cavernícolas utilizan detritos de artrópodos e incluso predan sobre Lepidópteros vivos (TERCAFS, 1960). La actividad de la quitinasa en el estómago y hepatopáncreas de *Oxychillus* cavernícolas es mucho más alta que el de especies de *Helix* estrictamente fitófagos (TERCAFS & JEUNIAUX, 1961). En general, los animales con requerimientos dietarios especializados son mucho menos aptos para colonizar el medio hipógeo que las especies polífagas. Entre los cavernícolas a menudo es imposible clasificar a un animal como humícola, xylófago, coprófago o necrófago, ya que pueden utilizar restos vegetales y orgánicos de distinta naturaleza, por lo cual el término "detritívoro" (= comedor de detritus) es más adecuado.

La arcilla y el limo de las cuevas pueden también ser considerados una fuente de alimento para los cavernícolas, aunque su contenido nutritivo es complejo. Son clásicos los experimentos de laboratorio que fracasaron al tratar de mantener en cautividad cavernícolas acuáticos en estanques desprovistos de arcilla. Cuando ésta era agregada al fondo de los aquariums, no sólo se tenía éxito, sino que además los cavernícolas podían vivir largo tiempo sin utilizar ninguna otra fuente de alimento. Diversos investigadores han reportado desde muy temprano el valor nutritivo de los limos y arcillas y su ingesta por numerosos cavernícolas, como oligoquetos, nemátodos, moluscos, colémbolos, anfípodos e isópodos (CARPENTER, 1895; VIRE, 1900; SCHREIBER, 1932; HERTZOG, 1936; GINET, 1955; VANDEL & BOUILLON, 1959). En el caso de especies polífagas, como p.ej. *Niphargus*, sus estados larvarios y juveniles necesitan arcilla y no

llegan a alcanzar el estado adulto si ésta falta, aunque reciban otros tipos de alimento (GINET, 1960; GOUNOT, 1960). Los limos y arcillas de las cuevas contienen materiales orgánicos, bacterias, protózoos, y pequeños metazoos (en particular Nematodos), los cuales sirven de alimento a los cavernícolas. Hemos señalado también que las bacterias enriquecen estos sedimentos con diversas vitaminas y oligoelementos. La ingestión de arcilla por muchos artrópodos cavernícolas no limívoros o no exclusivamente limívoros parece una forma práctica de combatir la avitaminosis y acceder a elementos que sería difícil obtener por otros medios. Los muy diversos organismos y constituyentes que encierran las arcillas de las cuevas y sus estrechas relaciones hacen difícil determinar qué partes son utilizadas en la alimentación de los distintos animales hipogeos. Muchos *Protozoa* (*Amoebina*, Flagelados y Ciliados) devoran bacterias. Algunos *Metazoa* pueden alimentarse de bacterias, como los nauplius de Ciclópidos (MONAKOV & SOROKIN, 1960) y probablemente Harpacticóides. DECU (1961) ha observado bacterias y actinomyces en el tubo digestivo de algunos *Bathysciinae*.

Las poblaciones bacteriales pueden ser colocadas en la base de la pirámide trófica del ecosistema hipógeo. Los *Protozoa* constituyen un nivel trófico superpuesto al anterior. En conjunto, la arcilla de las cuevas contiene bacterias, protózoos y los compuestos formados por estos organismos. Los invertebrados limívoros se alimentan de esta arcilla; muchas formas cavernícolas de oligoquetos, nemátodos y moluscos son exclusivamente limívoros. Muchos otros cavernícolas son limívoros en sus primeros estados de desarrollo (anfípodos, isópodos) o recurren a la geofagia en algunos momentos de su existencia (para completar sus dietas).

La microfauna de la arcilla y de las aguas subterráneas, junto con materiales de origen vegetal, constituyen el alimento de numerosos limívoros, micrófagos y detritívoros, que a su vez sirven de alimento a formas carnívoras. Los animales vivos, sus cadáveres y sus restos son utilizados por otros animales. Los cuerpos de quirópteros y roedores atraen a numerosos cavernícolas. El guano de quirópteros en pequeñas cantidades es utilizado por numerosos detritívoros, incluyendo organismos acuáticos como p.ej. *Stenasellus*; en mayores cantidades puede albergar una fauna guanobia característica, que incluye sobretodo colémbolos, ácaros y dípteros. Los guanobias a su vez sirven de alimento a diversos predadores, como quilópodos *Lithobius* y coleópteros *Carabidae*. La macrofauna de invertebrados troglóxenos puede incluir algunos carnívoros (p.ej. Araneidos), pero en su mayor parte sirve de alimento a troglófilos y troglobios depredadores. Los opiliones *Ischyropsalis* consumen moluscos y tricópteros. Los *Trechinae* troglobios capturan colémbolos y dípteros Nematóceros. Los Pseudoscorpiones son activos depredadores. Los *Niphargus* son detritívoros y carnívoros a la vez, utilizando restos vegetales o animales e ingiriendo partículas de arcilla durante sus primeros estados de desarrollo. La diversidad de situaciones es grande y la trama de relaciones tróficas entre la macrofauna del ecosistema hipógeo puede ser muy complicada, ya que muchos cavernícolas son más o menos polívoros u omnívoros. La localización de los distintos tipos de alimento influye de manera muy importante sobre la distribución de los cavernícolas.

Los principales recursos nutritivos son elaborados en superficie y transportados a las cavernas por las aguas de infiltración; a ello se agrega la caída de materia orgánica por gravedad en las simas y cavidades descendentes, y el ingreso de quirópteros e invertebrados troglóxenos, que penetran activamente en las cuevas y contribuyen a aumentar los recursos disponibles para los troglobios. El alimento de los cavernícolas es, en consecuencia, fundamentalmente de origen exógeno, y el ecosistema hipógeo no podría ser manteni-

do sin estos intercambios con los ecosistemas limítrofes. No obstante, existe una fuente endógena, cualitativamente importante, constituida por las poblaciones de bacterias autótrofas.

Un detalle insuficientemente destacado es que los cavernícolas que ocupan los niveles superiores de la pirámide trófica encuentran en el medio subterráneo una excelente protección contra sus enemigos. Animales que podrían preda sobre ellos, o parásitos, no penetran en las cavernas. Los predadores y parásitos pueden eliminar poblaciones. Este simple factor -baja presión de predación- puede ser un poderoso estímulo en algunas especies para la colonización del medio hipógeo (BARR, 1968; CULVER, 1985; CULVER & POULSON, 1971). De hecho, la alta tasa de supervivencia de muchos cavernícolas que ponen pocos huevos implica que la mayoría de los juveniles alcanza sin demasiados problemas el estado adulto (HEUTS, 1951; CULVER, 1982). Como más adelante veremos, la adaptación de los cavernícolas a un ambiente, en general oligotrófico, va acompañada de una reducción de las tasas metabólicas, y puede tener como ventaja compensadora la protección que el ambiente subterráneo brinda ante la predación. El éxito en la supervivencia de las especies es una delicada ecuación entre reproducción y mortalidad, y la ausencia de depredadores puede ser un factor positivamente seleccionado (al igual que la estabilidad ambiental) por especies que han desarrollado una alta eficiencia para desenvolverse en un medio oscuro y aparentemente austero. En este sentido existe un claro paralelismo entre la estrategia seguida por algunos cavernícolas y la utilizada por la fauna marina abisal (POULSON, 1971; MARGALEF, 1976). La protección contra la predación es también elegida por algunos troglóxenos regulares para asegurar su reproducción y descanso diurno; un buen ejemplo es proporcionado por vertebrados coloniales que instalan sus colonias de cría o "wochenstube" en cuevas, como el guácharo (*Steatornis caripensis*) en la región neotropical, y muchos quirópteros en diversas latitudes.

LOS CAVERNÍCOLAS: SU CLASIFICACION Y NOMENCLATURA.

La fauna cavernícola constituye un conjunto de animales muy heterogéneo. Para su ordenación han sido sugeridas diversas clasificaciones de tipo ecológico. La más aceptada y ampliamente utilizada es la propuesta por SCHINER (1854) y completada por RACOVITZA (1907). El sistema Schiner-Racovitza básicamente reconoce tres categorías ecológicas de animales:

(a) Troglobios. Son aquellas especies que viven exclusivamente en las cuevas y completan su ciclo vital en ellas, faltando en otros medios. Los troglobios son los cavernícolas en sentido estricto y poseen notables peculiaridades en su anatomía, fisiología y comportamiento, que han sido interpretadas como adaptaciones al medio hipógeo.

(b) Troglófilos. Especies facultativas, que viven y se reproducen en las cuevas, pero que también pueden ser hallados en otros medios húmedos y oscuros no-cavernícolas. En general, no poseen adaptaciones especiales o éstas son mucho menos marcadas que en el caso de los troglobios.

(c) Troglóxenos. Son aquellas especies que pueden encontrarse en las cuevas, accidental o regularmente, pero que no completan su ciclo vital en ellas; generalmente utilizan las cuevas como refugio temporal y retornan a la superficie para alimentarse. No poseen caracteres adaptativos especiales que las diferencien de sus congéneres epigeos. Un ejemplo común de troglóxenos regulares es el constituido por los qui-

rópteros cavernícolas. Entre los invertebrados, numerosos animales higrófilos y lucífugos frecuentan la zona de entrada de las cuevas.

Para la fauna acuática los términos anteriores son reemplazados por estigobio (= stygobio) y estigófilo (= stygophilo). La categoría de troglóxeno acuático o estigóxeno es poco utilizada, ya que son raros los animales acuáticos que buscan refugio en las cuevas y salen al exterior para alimentarse. La fauna estigóxena normalmente comprende microfauna arrastrada desde el exterior.

Esta clasificación, aunque es útil y ampliamente utilizada, es a la vez extremadamente teórica, y en algunos casos presenta dificultades, principalmente por el desconocimiento que existe de la fauna de otros microhabitats no-cavernícolas y por el fragmentario conocimiento del ciclo vital de muchos cavernícolas estrictos.

La fauna troglobia muestra toda una serie de adaptaciones a las condiciones abióticas y bióticas que imperan en el medio subterráneo. Estas modificaciones (anatómicas, fisiológicas y etológicas) están asociadas a la vida en habitats hipógeos. El proceso que conduce a estas modificaciones es denominado "troglóbización" y muchos de los caracteres modificados (a los cuales nos referiremos en el siguiente apartado) sólo ocurren en un medio estable y pobre en alimento (SKET, 1985; HUPPOP, 1985). Los caracteres anatómicos modificados son llamados "troglomorfismos" y los troglobios los poseen en diverso grado en diferentes grupos zoológicos y en diferentes linajes filogenéticos de un mismo grupo. La troglóbización es un proceso adaptativo y ha sido explicado por selección directa e indirecta (BARR, 1968; CULVER, 1982; WILKENS, 1986). La consideración de caracteres troglomorfo implica una adecuada comparación de los troglobios con formas epigeas relacionadas, ya que algunos de los caracteres más comunes (como la reducción de estructuras) también se pueden presentar entre formas "preadaptadas" de ecosistemas próximos o limítrofes. Al encontrar una nueva especie en el interior de una cueva, aparentemente adaptada para la vida en ella, la distinción entre troglobio y troglófilo es usualmente inferida por el grado de depigmentación y atrofia del aparato ocular, o por la pronunciada hipertrofia o esbeltez de sus apéndices, ya que en ese momento se desconoce su ciclo de vida y su distribución. Así, los caracteres troglomorfo y las reducciones estructurales con frecuencia han sido, en una primera fase, el único criterio utilizado para la adscripción del animal a una determinada categoría. La investigación posterior permite conocer si dicha especie es o no exclusiva de las cavernas. Este último es el único criterio válido para la utilización de esta nomenclatura.

De momento, sólo queremos destacar que el reconocimiento de algunas especies como troglófilas se ha basado en la ausencia o escaso desarrollo de troglomorfismos y no en la existencia de poblaciones epigeas conocidas. Los troglófilos en tal caso no son necesariamente menos adaptados a las cuevas. Presumiblemente estos troglófilos son troglobios no-troglomorfo, los cuales se supone han estado sometidos a menores presiones de selección (p.ej. por la abundancia de alimento, lo que es común en cuevas tropicales) o han colonizado las cuevas durante lapsos de tiempo más cortos que en el caso de otros troglobios más especializados y troglomorfo (HAMILTON-SMITH, 1971; CULVER, 1982).

Siguiendo la línea trazada por los primeros bioespeleólogos europeos, VANDEL (1964) desarrolló la "teoría organicista" de la "evolución subterránea". Esta básicamente postula que los cavernícolas estrictos son los sobrevivientes de especies filogenéticamente seniles, los cuales han hallado refugio en el ambiente estable de las cuevas. La teoría organicista encuentra apoyo en numerosos datos de troglobios de

regiones templadas, entre los cuales predominan o tienen amplia difusión los caracteres troglomorfo. Estos animales en la acepción de MARGALEF (1976) son especialistas, estrategias de la K, animales muy eficientes y capaces de mantener una biomasa alta con un moderado flujo de energía. CHAPMAN (1985) y DECU (1981), entre otros, han destacado que las especies con caracteres troglomorfo son frecuentes en cuevas de karsts en climas templados y fríos, pero que son raros en las cuevas de las regiones tropicales. No obstante estas últimas contienen ricas y complejas comunidades faunísticas bien adaptadas a la vida en las cavernas (BRIGNOLI, 1981; CHAPMAN, 1980, 1982; HOWARD, 1981, 1983). En ellas la presión de selección para la evolución subterránea puede verse reducida por una mayor disponibilidad de alimento, por la existencia de un mayor porcentaje de especies oportunistas o estrategias de la r (gran flujo de energía a través de su biomasa), o por ausencia de condiciones de adversidad (GREENSLADE, 1983; ROUCH, 1986) para el desarrollo de troglomorfismos. CHAPMAN (1985) afirma que los troglomorfismos no constituyen una evidencia del grado de especialización y adaptación al ambiente subterráneo (ni del tiempo de permanencia de los cavernícolas en las cuevas), y que es inapropiado definir los "troglobios tropicales" usando "criterios de latitudes templadas". Ello lo lleva a proponer el abandono del sistema Schiner-Racovitza.

Probablemente existen hoy pocos bioespeleólogos que sustenten este último punto de vista o la totalidad de las proposiciones organicistas. Algunas de las hipótesis originales de VANDEL (1964) y JEANNEL (1965) siguen teniendo validez actualmente para cavernícolas de regiones templadas (ver p.ej. GINET & JUBERTHIE, 1987, 1988), particularmente en el sentido de que algunos grupos de cavernícolas europeos (diversos ejs. en opiliones, copépodos, anfípodos, isópodos y coleópteros) son formas muy especializadas y auténticos relictos de una fauna tropical del Terciario, de la cual sólo algunas especies han logrado persistir en el medio hipógeo.

La colonización de las cuevas, en general (y ésto podría extenderse a otros ambientes severos o adversos, como los fondos abisales marinos), ocurre voluntariamente entre animales equipados con caracteres y preadaptaciones las cuales les permiten a ellos vivir mejor en un medio con menos competencia y predadores, muy estable y oligotrófico, ya que -precisamente- son más eficientes para vivir bajo tales condiciones. Su evolución en el medio subterráneo supone la elección de una estrategia, acorde con los requerimientos del medio. Ello a menudo implica un cambio progresivo en su modelo básico funcional, que tiende a construir nuevas estructuras de mayor utilidad (troglomorfismo, ultraespecialización) y a reducir otras menos necesarias (evolución regresiva, reducciones estructurales). Ambas acciones implican variaciones genéticas a menudo simultáneamente controladas por grupos de genes pleiotrópicos (CULVER, 1982; SKET, 1985; CULVER & FONG, 1986). Aunque la troglóbización y los troglomorfismos están directamente relacionados con la evolución de los animales cavernícolas, ésta opera de distintos modos en los diferentes grupos animales. Los cambios paleogeográficos y paleoclimáticos han ido aislando poblaciones y modificaron y fragmentaron las áreas de distribución de las distintas oleadas de organismos que colonizaron las cavernas en diferentes épocas. El aislamiento topográfico y genético de estas poblaciones ha permitido el desarrollo de fenómenos de especiación y microendemismo muy particulares. La comprensión del poblamiento kárstico en nuestras latitudes y las características de su fauna, requieren tener presente una larga historia geológica y climática anterior, donde han actuado infinidad de factores, abióticos y ecológicos,

algunos iguales y otros distintos a los que han operado y operan en otras regiones del globo. Del mismo modo, el ecosistema cavernícola -siempre dependiente de numerosos intercambios con otros ecosistemas- tiene también una historia biológica propia, con sucesivas configuraciones de las poblaciones animales que lo integran.

ADAPTACIONES A LA VIDA HIPOGEA.

La fauna troglobia exhibe una amplia serie de modificaciones en su anatomía, fisiología y comportamiento, asociadas a la vida en el medio hipógeo. Las cuatro características más sobresalientes y generalizadas son: la pérdida de pigmento; la reducción o atrofia del aparato ocular (con la consiguiente pérdida de visión); un adelgazamiento de los apéndices, con hipertrofia de otros órganos sensoriales no-ópticos; y una reducida tasa metabólica. Aunque menos generalizados, existen muchos otros caracteres modificados, que los diferentes grupos de cavernícolas presentan en diverso grado. Nos referiremos a ellos a continuación.

(a) Gigantismo. Los troglobios son en general más grandes que las especies epígeas relacionadas de su mismo grupo zoológico. Esto se cumple en isópodos terrestres *Trichoniscidae*, diversos anfípodos, dipluros *Campodeidae*, colémbolos y coleópteros, entre otros (ABSOLON, 1900; BANTA, 1907; CONDE, 1955; COIFFAIT, 1959). La excepción en sentido opuesto generalmente la presentan formas derivadas de la fauna intersticial.

(b) El mayor tamaño generalmente está asociado a otros notables caracteres en la reproducción y desarrollo. La mayoría de los troglobios ponen menos huevos y éstos son de mayor tamaño; el tiempo de incubación es más largo; el desarrollo embrionario es más lento; el número de fases larvianas se contrae y el desarrollo post-embrionario es más largo; la madurez sexual se alcanza más tarde; la longevidad es considerablemente mayor; diversos cavernícolas presentan ejemplos de neotenia, una alta tasa de supervivencia y una deriva en la estructura de la población hacia los adultos o hacia las hembras (FAGE, 1913; MILLOT, 1942; CHAPPUIS & DELAMARE-DEBOUDEVILLE, 1954; GLACON-DELEURANCE, 1958, 1961; BOLDORI, 1958; HUSSON, 1959; DRESCO-DEROUET, 1960; JUBERTHIE, 1961; ROUCH, 1961). Estos caracteres han sido señalados para muy diversos grupos zoológicos, y existen excepciones, pero también son peculiares. P.ej. en los diplópodos *Blaniulidae* el número de estados larvianos y de mudas es mayor, con el resultado de que el número de segmentos del cuerpo es más elevado (BROLEMAN, 1923). Entre los coleópteros se da el caso extremo en algunos *Speonomus* de poner un sólo huevo que da una única larva, la cual no se alimenta y construye en unas horas una cápsula de arcilla en la cual se encierra; la larva permanece en diapausa por 6 meses y entonces pupa. Otros ciclos son menos contraindicados, con dos fases larvianas, en alguna de las cuales puede no haber alimentación y presentarse una regresión del aparato digestivo (GLACON-DELEURANCE, 1961). La longevidad de los troglobios puede ser multiplicada por 3 a 10 veces en comparación con formas epígeas (GINET, 1960). Así, tanto el desarrollo embrionario como el crecimiento posterior es mucho más lento en los troglobios. Estos hechos están relacionados a su vez con la baja tasa metabólica y la reducción de la actividad endocrina.

(c) Cuerpo estilizado y alargamiento de los apéndices. El cuerpo de los troglobios es en general más delgado, de forma más estilizada que en formas epígeas del mismo grupo. Esto es particularmente cierto en algunos grupos: opiliones, pseudoscorpiones, crustáceos, ortópteros y coleópteros *Trechi-*

nae. En anfípodos es típicamente elongado el tercer urópodo (NOTENBOOM, 1991). Los apéndices del cuerpo son más largos y delgados, sobre todo patas y antenas. A ello se asocia el desarrollo y proliferación de órganos sensoriales, principalmente quimiorreceptores y táctiles. En crustáceos es común las modificaciones en algunas espinas y la presencia de protuberancias pedunculares en los pleópodos y urópodos de los machos en algunos grupos. En algunos casos el alargamiento de los apéndices es un fenómeno de alometría, relacionado con el aumento de talla. En general, la morfología de los troglobios, estilizada y de apéndices largos, favorece el comportamiento exploratorio y la eficiencia en la búsqueda de recursos (HOWARTH, 1983). La optimización de quimiorreceptores también favorece la búsqueda de alimento y la comunicación química intraespecífica (BELLES, 1987).

(d) Entre los insectos han sido señalados otros caracteres, como la fisogastria y el apterismo. La fisogastria es incidental y no algo generalizado. El engrosamiento de la parte posterior del cuerpo en algunos *Bathysciinae* es una falsa fisogastria, causada por abombamiento de los élitros, mientras el abdomen permanece normal (MULLER, 1941). Los coleópteros troglobios son generalmente ápteros, mientras que los troglófilos son frecuentemente braquípteros. La regresión o desaparición de las alas está asociada con la regresión de los músculos alares. No obstante, las ninfas de insectos ápteros y cavernícolas generalmente poseen vestigios de alas o pteroteca; en contraste, los élitros de los cavernícolas no son reducidos o atrofiados, pero sí soldados uno al otro (JEANNEL, 1924). El apterismo no es exclusivo de los cavernícolas y está ampliamente extendido entre muchos insectos epígeos (VANDEL, 1964). Entre los insectos frecuentemente existen correlaciones entre pigmentación, anofthalmia y apterismo, lo cual ha sido explicado atribuyendo el control del desarrollo de estos tres caracteres al mismo complejo de genes.

(e) Entre los crustáceos el alargamiento de los apéndices va generalmente acompañado de un mayor desarrollo en número y complejidad de órganos de los sentidos, particularmente en las antenas. En cambio, se reduce el número de sedas en los apéndices cefálicos y torácicos, el número de espinas en el urosoma y las placas coxales en los pleópodos. Entre los anfípodos, principalmente en los de origen intersticial, el modelo funcional llega a cambiar completamente: en las especies epígeas que viven en grandes cuerpos de agua, los pleópodos generan una comente de agua sobre la zona ventral, necesaria para la respiración, y los urópodos tienen una función estabilizadora en el proceso de natación; en especies intersticiales y cavernícolas, en las cuales la natación es reducida, la corriente de los pleópodos es difícil de mantener, y la función original de pleópodos y urópodos es perdida; el conjunto de la zona ventral (placas coxales anteriores, placas epimerales y base de los pereópodos posteriores) es fuertemente reducida. La modificación anatómica de la zona ventral está correlacionada con la pérdida de funcionalidad de la comente generada por los pleópodos (DAHL, 1977; COINEAU, 1984; NOTENBOOM, 1991).

(f) La anatomía interna de los troglobios también posee caracteres modificados. Algunos ejemplos podrían ser: la simplificación del tubo digestivo; reducciones en las gónadas; reducción o asimetría de los ovarios; reducción en el número de ovarios; reducida actividad de las glándulas endocrinas; reducción de los centros Ópticos cerebrales, lóbulos ópticos y nervios ópticos (PACKARD, 1885; EIGENMANN, 1909; RASQUIN & ROSENBLUM, 1954; DECU, 1961; GLACON-DELEURANCE, 1961; HUSSON & GRAF, 1961).

(g) Depigmentación. Probablemente es el carácter más generalizado entre los cavernícolas. La mayoría de los troglobios son total o parcialmente depigmentados. Los isópodos

Stenasellus suelen presentar un color rosado debido a la presencia de carotenos. En coleópteros son frecuentes las purinas. En los artrópodos en general faltan las melaninas y los colores marrones son debidos a omminas y ommatinas, pigmentos éstos derivados del triptófano. La formación de pigmentos es controlada bioquímicamente por enzimas y hormonas, y en parte su síntesis puede ser influida por la ausencia de luz. No obstante, entre los cavernícolas estrictos la depigmentación es un estado estable e irreversible: su exposición a la luz no produce pigmentación y existe por tanto un control genético. A la vez, la depigmentación está asociada a la reducción de la cutícula y pérdida de estructuras tegumentarias, lo cual implica un incremento de la permeabilidad relacionada con el balance hídrico corporal (BEATTY, 1941; SEMENOVA, 1961; MAGUIRE, 1961; VANDEL, 1964; SKET, 1985). La depigmentación estable no es exclusiva de los troglobios, ya que también puede ser hallada en algunos endógeos y humícolas. En los troglófilos en general (también en algunos troglobios) existe un estado depigmentado inestable: en algunos casos (troglófilos que viven en cuevas y en el exterior) la coloración vana de acuerdo a su habitat; en otros casos, hay individuos pigmentados al nacer y que gradualmente pierden la pigmentación; se da también el caso de formas depigmentadas que pueden volver a tomar color al ser mantenidos en un medio iluminado. Cuando el proceso de formación de pigmentos no ha sido perdido definitivamente (no es controlado genéticamente) parece probable que el control sea endocrino. La diversidad de situaciones es grande. HOWARTH (1983) ha sugerido que los artrópodos terrestres que viven en medios muy húmedos incrementan la permeabilidad de los tegumentos con la consiguiente pérdida de pigmentación.

(h) Anofthalmia. La reducción y pérdida de funcionalidad de los ojos es un carácter generalizado entre los troglobios, y puede extenderse desde una atrofia perceptible hasta una completa desaparición de los ojos y estructuras asociadas (nervios ópticos y centros ópticos cerebrales) (Figura 6). La atrofia del aparato ocular es un fenómeno multiforme, que varía de un grupo a otro, debido a su distinta complejidad: ojos simples u ocelos en arácnidos, ojos compuestos en insectos, ojos complejos en vertebrados. En general, en los invertebrados troglobios la atrofia procede desde la periferia hacia el centro, perdiéndose primero las estructuras periféricas (aparato dióptrico) y posteriormente los centros sensoriales y estructuras nerviosas. En formas epígeas mutantes, la regresión del aparato ocular sigue una vía inversa, lo cual sugiere que la evolución de la anofthalmia entre los cavernícolas es enteramente diferente de la aparición de mutantes con ojos anormales (WOLSKY, 1934; BERNARD, 1937). Entre los troglófilos la reducción ocular suele ser parcial y son frecuentes formas microftálmicas. En los troglobios la anofthalmia es un estado estable y en muchos casos no existen rudimentos de ojos en ningún estado de desarrollo: los nauplius de copépodos y embriones de *Niphargus*, p.ej., son siempre anoftálmicos (BORUTZKY, 1926). En el desarrollo ontogénico de los insectos, el desarrollo del ojo finaliza al alcanzar un estado rudimentario; por ello las larvas de insectos cavernícolas poseen ojos más vestigiales que los adultos. A partir de cierto punto, las estructuras desarrolladas por las larvas y juveniles comienzan a desorganizarse y la reducción prosigue en el estado adulto. Es decir, hay una primera fase de ontogénesis progresiva, la cual se detiene y es seguida en el estado adulto por una organogénesis destructiva (BERNARD, 1937). Esta condición especial en los insectos se correlaciona también con la pigmentación de sus tegumentos, la cual se desarrolla (lentamente) en los juveniles y decrece o desaparece en los adultos. La anofthalmia también se presenta en muchos casos entre la fauna del suelo, pero con caracterís-

ticas diferentes y diferentemente correlacionada con otras modificaciones anatómicas (CHRISTIANSEN, 1985).

(i) El metabolismo de los cavernícolas es en prácticamente todos los grupos troglobios mucho más bajo que el de sus congéneres epígeos. Las relaciones metabólicas pueden ser de varias veces a más de 10 veces más bajas en los troglobios (POULSON, 1964; VANDEL, 1964; CULVER & POULSON, 1971; GORHAM, 1974; HOBBS et al., 1977; BARNARD & BARNARD, 1983). Esta reducción implica un bajo consumo de oxígeno y una reducida actividad, y es puesta de manifiesto tanto en la tasa metabólica de rutina como en la tasa metabólica estandar. La primera es definida como el consumo medio de oxígeno por hora a lo largo de un día, y puede ser reducida por una disminución general de las actividades locomotoras; a ello se asocia que los troglobios presentan mayores períodos de descanso, menos movimientos para la búsqueda de alimento, respiración más pausada, y menos reacciones de escape ante predadores (HUPPOP, 1986). La tasa metabólica estandar es definida como el más bajo consumo de oxígeno medible por hora, por lo que, teóricamente, esta tasa representa la demanda de energía para las funciones corporales sin incluir la locomoción. La reducida tasa estandar de los troglobios significa una reducida actividad interna, que probablemente incluye un comportamiento menos agresivo y un lento crecimiento como resultado de cambios en su ciclo de vida (PARZEFALL, 1982). La posibilidad de reducir la tasa estandar por torpor es excluida, ya que los troglobios son poiquiloterms. La reducción de las tasas metabólicas puede ser inducida por cambios en las vías bioquímicas (DICKSON & FRANZ, 1980). El resultado final de una reducción en el metabolismo, en comparación con las formas epígeas, es una mayor duración de todas las fases del ciclo vital y una notable longevidad de los adultos. También permite una mayor resistencia al ayuno o falta de alimento y una mayor disponibilidad de energía para la reproducción (CULVER, 1982). En general, la baja tasa metabólica es interpretada como una adaptación a la escasez de alimento en un ambiente oligotrófico. CAINE (1978) sugiere también una adaptación de los cavernícolas a la vida en un medio con más bajo contenido de oxígeno. Esto es particularmente cierto para los troglobios acuáticos que viven en pequeños cuerpos de agua (gours, charcas), cuya circulación y renovación es temporal; frecuentemente éstos poseen menores contenidos de oxígeno disuelto que los ríos permanentes y turbulentos. El contenido de oxígeno en el agua de las cuevas también puede ser reducido por la descomposición de guano y materiales orgánicos, a la vez que aumenta el contenido de nitratos.

La reducida tasa metabólica también parece ser general entre los organismos que viven a grandes profundidades (TORRES et al., 1979). Medidas de la tasa metabólica de animales abisales marinos han sido efectuadas in situ en diversos organismos, incluyendo comunidades bentónicas y planktónicas, encontrándose una declinación al aumentar la profundidad (SMITH & HESSLER, 1974; SULLIVAN & SMITH, 1982; SMITH & BROWN, 1983). La reducción de la tasa metabólica en la fauna abisal marina, en forma paralela a lo que ocurre en cuevas, es explicada por una estrategia de bajos requerimientos energéticos, causados por una declinación de la biomasa con la profundidad (TORRES et al., 1979). SMITH & HESSLER (1974) consideran que la baja tasa metabólica es una función sinérgica de la disponibilidad de alimento, presión y temperatura. POULSON (1971) y CULVER (1982) concluyen que una reducida tasa metabólica es la solución óptima, tanto para los cavernícolas como para la fauna marina abisal, para sobrevivir en un medio estable y pobre en alimento; por consiguiente es de esperar un paralelismo en la adaptación de los organismos en ambos medios.

(j) Comportamiento. Han sido señalados anteriormente diversos comportamientos frecuentes entre los troglobios, como la ausencia de ritmos diurnos y estacionales, lentificación de las actividades, fototropismo negativo o indiferencia a la luz, rheofobia en los cavernícolas acuáticos, reacción negativa ante las corrientes de aire y disminución de la humedad en los cavernícolas terrestres, escasa agresividad en la predación y pausada exploración en la búsqueda de alimento, ausencia de reacciones de escape, utilización de muy diversas fuentes de alimento, geofagia, curiosos hábitos reproductivos. La dotación sensorial de los cavernícolas les permite reaccionar a muchos otros factores externos. En comparación con las formas epígeas, los troglobios son más sensibles al contacto con los objetos y vibraciones, pareciendo residir los órganos receptores en las antenas de isópodos (BANTA, 1910) y largos pelos o fouets en los élitros de coleópteros (JEANNEL, 1943). Las aesthecas (pequeñas estructuras de las anténulas) en los crustáceos parecen ser quimiorreceptores que detectan las materias disueltas en el agua (VANDEL, 1964). En los insectos la sensibilidad química es localizada en las antenas, en pequeños aparatos sensoriales, los sensores basicónicos. Muchos troglobios son atraídos desde largas distancias por cebos; en particular este comportamiento es notable en los *Bathysciinae* y *Diplopoda*, lo que indica una gran capacidad olfativa o de detección de pequeñas cantidades de sustancias químicas en el aire. JEANNEL (1911) describió una estructura que parece tener esta función en el séptimo segmento antenal de los *Bathysciinae*. Muchos insectos poseen órganos higro-receptores en las antenas, los sensores celocónicos (RIEGERT, 1960). Organos similares han sido indicados en diplópodos. Todo ello les permite desenvolverse en el medio subterráneo de una manera muy eficaz, para la cual los organismos epigeos no están preparados.

Muchos cavernícolas poseen un comportamiento que los mantiene continuamente en contacto con superficies sólidas. Esto ha sido llamado estereotropismo o tigmotropismo, y lo presenta también la fauna intersticial (DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960). Los cavernícolas que el biospeleólogo ve caminando por las paredes o el suelo de las cuevas son muy escasos en número, y generalmente deambulan en busca de alimento. Sin embargo, al colocar un cebo, en pocas horas son atraídos algunas decenas o cientos de cavernícolas que permanecen ocultos bajo piedras, grietas, en agujeros de la arcilla o bajo el suelo estalagmítico, donde los cavernícolas pasan la mayor parte de su tiempo, en estrecho contacto con la roca. Este comportamiento es consecuencia de un tigmotropismo positivo. GINET (1960) demuestra que los *Niphargus* pasan 17 horas al día refugiados en pequeñas grietas o con el cuerpo en contacto con la roca. Los cavernícolas frecuentemente cavan y construyen madrigueras en la arcilla. Los isópodos *Scotoniscus* construyen cámaras para la puesta de huevos y para las mudas (VANDEL, 1958). Un comportamiento similar ha sido indicado en algunos opiliones, diplópodos y

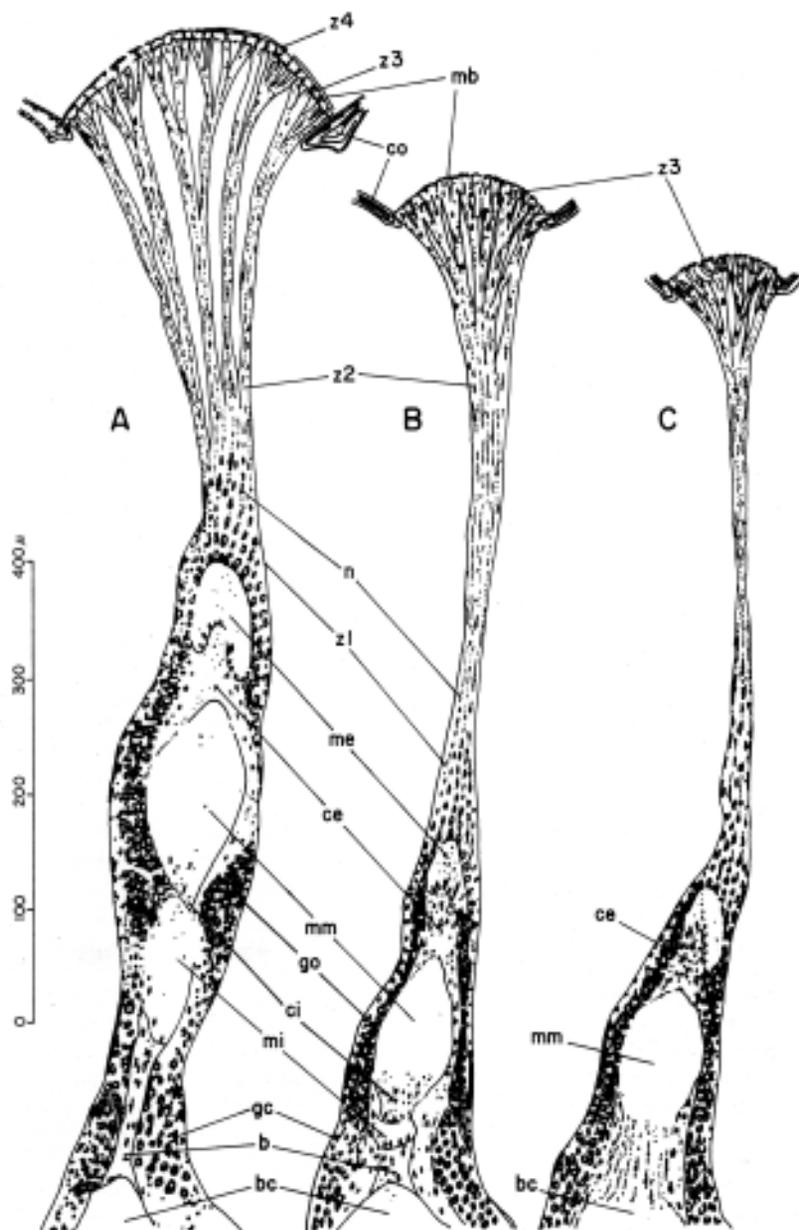


Figura 6. Los centros ópticos de tres coleópteros carábidos: una forma normal, *Stenopus madidus* (A), y dos especies cavernícolas, *Antisphodrus boldorii* (B) y *Ceutosphodrus navaricus* (C). b = tracto óptico en el cual se unen los centros ópticos al protocerebro. bc = protocerebro. ci = quiasma interno. ce = quiasma externo. co = cápsula periocular. gc = materia gris del cerebro. go = núcleos de neuronas visuales de tercer orden. mb = membrana basal del ojo. me = periopticum. mi = lóbulo óptico. mm = epióptico. n = fibras del nervio óptico. z1 = neuronas gigantes de segundo orden. z2 = fibras sensoriales de primer orden. z3 = zona de anastomosis. z4 = fibras provenientes de la retina (zona fenestral). (De: BERNARD, 1937).

Bathysciinae (GLACON, 1956; JUBERTHIE, 1960). Los *Niphargus*, *Stenasellus*, y muchos cavernícolas terrestres cavan madrigueras en la arcilla en las cuales transcurre una parte de su existencia. En algunos casos (p.ej. *Aphaenops*) cavan agujeros que no son cámaras de descanso, y ha sido sugerido que podrían servir como refugio protector ante las crecidas subterráneas (HAWES, 1939; GINET, 1955; CABIDOCHÉ inédito, citado en VANDEL, 1964). Puede decirse, en general, que lo conocido sobre el comportamiento de los cavernícolas es siempre sorprendente, con grandes diferencias en comparación con la vida epígea.

Los caracteres anatómicos modificados de los cavernícolas han recibido el nombre de troglomorismos. Para su análisis

sis conviene distinguir entre caracteres troglomorfos y reducciones estructurales. Los primeros comprenden la forma y tamaño del cuerpo; el alargamiento y estilización de los apéndices; la multiplicación, hipertrofia o aumento en la complejidad de la dotación sensorial no-óptica; y la apariencia general de esbeltez y fragilidad que es común en los troglobios. Todos estos caracteres son considerados el producto de un proceso evolutivo constructivo, sujeto a una selección directa (CULVER & FONG, 1986). Su valor adaptativo para la vida en el medio hipógeo es claro.

Las reducciones estructurales comprenden la depigmentación, la atrofia del aparato ocular, y algunos otros caracteres anatómicos tanto internos como externos. Estas reducciones han conducido a postular una evolución regresiva entre los cavernícolas, en el sentido de una rudimentación o degeneración progresiva de distintas partes y órganos del cuerpo.

El valor adaptativo de las reducciones estructurales no es claro y ello ha conducido a numerosas polémicas a lo largo del presente siglo para explicar las grandes líneas de la evolución entre los cavernícolas. Las ideas de los primeros bioespeleólogos hacían referencia a los conceptos lamarquistas y darwinistas de su época: uso y desuso, herencia de los caracteres adquiridos, selección natural. Para unos (PACKARD, 1888; COPE, 1896) la migración de las formas de superficie a las cuevas era accidental; en los que logran sobrevivir en este ambiente, la falta de uso conducía a la atrofia de los ojos, que posteriormente -tras varias generaciones- pasaba a ser heredada; como compensación se producía la hipertrofia de órganos olfativos y táctiles. El ambiente (la falta de luz en las cuevas) era el responsable de las reducciones.

Para otros (BANTA, 1907; RACOVITZA, 1907) los animales no poseen ojos degenerados y falta de pigmento porque habitan en las cuevas; sus ojos han degenerado y el color ha desaparecido antes de entrar a las cuevas. Ellos entran a las cuevas porque sus ojos han degenerado y porque son depigmentados. Ellos son aislados en las cuevas porque ya no son aptos para vivir en superficie. BANTA niega que los caracteres degenerados sean adaptaciones al ambiente subterráneo, más bien supone que son maladaptaciones para la vida en superficie. Su excepticismo lo conduce a dudar de que los caracteres troglomorfos sean un índice de la edad de la fauna en las cuevas.

Parte de estos argumentos son reutilizados por JEANNEL (1923) y VANDEL (1964), en el sentido de que las cuevas son un medio conservativo y que los troglomorfismos son en gran parte preadaptaciones adquiridas con anterioridad al ingreso de los cavernícolas en las cuevas. Para estos autores la explicación de la evolución subterránea reside en la ortogénesis. La evolución de las formas preadaptadas prosigue lentamente en el medio estable de las cuevas (y en otros medios no-cavernícolas); los troglomorfismos se presentan en antiguas líneas filéticas y son el producto de la senilidad de las mismas: "Quizás (el troglomorfismo) es simplemente el resultado de la senilidad de las líneas y es comparable al gigantismo, muchas veces establecido en la evolución paleontológica entre grupos a punto de desaparecer" (JEANNEL, 1928). En forma similar CONDE (1955) indica: "Es necesario interpretar las remarcables modificaciones de ciertos troglobios como el resultado de la ortogénesis, la cual ha ocurrido sin interrupción por varios millones de años en el estable medio del habitat hipógeo". Las especies tienen una historia del mismo modo que las líneas filéticas: ellas pasan por un período de juventud, un estado de expansión, y finalmente una declinación que termina en una fase de senescencia (VANDEL, 1964). La ortogénesis corresponde a una propiedad de una línea filética y, entre los cavernícolas, toma lugar en un medio remarcablemente constante. Ella se origina en el

animal en sí mismo y no en influencias externas como el medio o la selección natural. Los cavernícolas, según esta concepción, son los descendientes de antiguas líneas filéticas, que encontraron refugio en las cavernas y de esta forma han logrado sobrevivir hasta hoy a los cambios acaecidos en superficie.

Las ideas anteriores, predominantes en los años 60, han sido modificadas en años más recientes por nuevas investigaciones. La presente visión, tal y como ha sido defendida por BARR (1968), CULVER (1982), y otros, es que los caracteres típicamente hipertrofiados son adaptaciones positivas al ambiente de las cuevas y probablemente el resultado de una selección directa. Las explicaciones para la pérdida de pigmento y reducción de los ojos son menos satisfactorias. SKET (1985) y WILKENS (1986) han aportado nuevos datos y nuevas interpretaciones. SKET (1985) demuestra que son muy altas las necesidades metabólicas para mantener ojos, pigmentos y estructuras conexas, y que en un medio pobre en alimento su reducción es positivamente seleccionada, para que el organismo pueda disponer de más energía para otras funciones. FONG (1985) postula que las cuevas son un medio ventajoso para aquellos organismos capaces de reciclar su limitado pool de energía y así desarrollar otros caracteres (distintos a estructuras innecesarias). FONG formula esto como una "indirecta" operación contra el desarrollo de caracteres regresivos. Es decir, la eficiencia de un animal cavernícola puede dirigirse a la reducción de estructuras innecesarias (para perder menos energía) y/o a la adquisición de caracteres progresivos (para obtener más energía). En las poblaciones epigeas los ojos son importantes y su desarrollo es positivamente seleccionado; con abundante alimento de alta calidad la elongación de los apéndices no requiere la reducción de los ojos. Una especial combinación de procesos reductores ocurre entre los artrópodos, la cual puede ser designada como un tipo de pleiotropía (sensu lato). La reducción de los ojos generalmente se combina con la depigmentación y con la destrucción de la cutícula y sus estructuras (SKET, 1971). Debido a que los ojos son de hecho estructuras integumentarias, es probable que todos estos procesos de reducción estén ligados mutuamente, genética o morfogenéticamente. En tal caso, el efecto de las reducciones en la economía energética es mucho más considerable.

WILKENS et al. (1979) y WILKENS (1986) prefieren explicar las reducciones como ventajas selectivas sin recurrir a la economía de energía. Para ellos la explicación reside en el alto grado de integración de diferentes genes relevantes en el complejo genético base del organismo. Los troglomorfismos y las reducciones estructurales estarían gobernados simultáneamente por sistemas poligénicos o por cambios en el dominio de unos centros formativos sobre otros durante la morfogénesis. Esta explicación es plausible, pero tampoco está en desacuerdo con la hipótesis de selección basada en la economía energética.

HUPPOP (1986) revisa detenidamente el papel del metabolismo en la evolución de los animales cavernícolas. La reducida tasa metabólica, generalizada entre los troglobios, se presenta también en otros medios, como los grandes fondos marinos. El denominador común para ambos medios parece residir en la relativa constancia de las condiciones ambientales combinada con la falta de predadores, por un lado, y la escasez general de alimento, por otro. La adaptación a un bajo consumo de alimento tiene un alto valor selectivo, y el poseer una reducida tasa metabólica es una característica particularmente exitosa bajo tales condiciones. En contraste, deja abierta la pregunta de en qué grado la economía energética representa una presión selectiva para la reducción de estructuras (transformadas en inútiles por la oscuridad). Si las reducciones son en parte causadas por limitación

en el alimento, podrían representar una adaptación al ambiente de las cuevas en sentido constructivo también.

DICKSON & FRANZ (1980) muestran en algunos ejemplos de especies cavernícolas que las diferencias en las tasas metabólicas están correlacionadas con la disponibilidad de alimento. POULSON (1964) atribuye las diferencias en las tasas metabólicas de los cavernícolas a diferencias en el tiempo de residencia en las cuevas, pero con un carácter selectivo. MITCHELL (1969) sugiere que el grado de adaptación a las cuevas -como indicador del tiempo de habitación en las mismas- es útil solamente para comparar especies relacionadas en una misma área geográfica, donde las presiones de selección (que conducen a la adaptación a la vida cavernícola) pueden esperarse similares cualitativa y cuantitativamente. En cuevas con un alto input de energía como las cuevas tropicales, donde la biomasa epígea es grande y su producción es ininterrumpida, puede esperarse que la presión de selección no sea muy fuerte, la tasa evolutiva no sea muy alta, y la apariencia de los troglobios no sea tan modificada como en cuevas con un relativamente bajo input de energía tal como en las cuevas de regiones templadas. Estas tendencias deben operar del mismo modo también para la tasa metabólica. Ya que éste es un carácter constructivo, y es afectado por la selección, la intensidad de selección debe ser responsable del grado de reducción, o la extensión de tiempo durante la cual es ejercida la presión de selección será el factor responsable del grado de reducción (HUPPOP, 1986).

La polémica sobre la evolución regresiva entre los cavernícolas continúa abierta actualmente. Nuevas interpretaciones y nuevos datos son continuamente aportados. Existen pocas razones para pensar que todas las facetas del troglomorfo sean similares y, por consiguiente, difícilmente puedan recibir todas ellas una explicación similar. Volveremos sobre este punto en el apartado de evolución. A pesar de que la troglobización está directamente relacionada con la evolución de los animales cavernícolas, ésta probablemente opera en diferentes extensiones y de diverso modo en los distintos grupos zoológicos.

KARST Y CAVERNAS DE GUIPUZCOA.

El territorio de Guipúzcoa ocupa una posición central en la parte norte del País Vasco. Esta región ha recibido el nombre de Arco Plegado Vasco y su estructura ha sido interpretada como la prolongación de los Pirineos en el País Vasco (RAT, 1959). En esta extensa zona las montañas vascas poseen altitudes máximas de 1.400 - 1.550 m (Aralar, Aitzgorri, Gorbea) que contrastan con las mayores elevaciones que alcanzan las cimas de los Pirineos centrales (superiores a 3.000 m) y de la Cadena Cantábrica (2.670 m en Picos de Europa, macizo Asturiano). La región central vasca se presenta así en el relieve de superficie como una zona deprimida en la alineación montañosa E-W entre los Pirineos y la Cadena Cantábrica (Figura 7).

El Arco Plegado Vasco, como indica su nombre, dibuja un arco cóncavo hacia el norte, con su curvatura siguiendo la disposición de la línea de costa. Este arco comprende los macizos paleozoicos de Cinco Villas, La Rhune, Labourd y Aldudes, y un conjunto de pliegues agrupados en tres bandas paralelas de orientación N120 a N90 (Figura 8). Los pliegues se desarrollan en materiales mesozoicos a eocenos. Su longitud es de 150 Km y su anchura de 50 Km. La estructura intercepta oblicuamente la línea de costa, entre Castro Urdiales y Bilbao, y se prolonga bajo el Mar Cantábrico hasta el talud continental, a unos 50 Km al NW de Bilbao.

Sobre las tierras emergidas el límite W del Arco Plegado

Vasco viene definido por la falla de Bilbao, que separa los pliegues vascos de los de la plataforma santanderina. La falla de Bilbao es un accidente profundo que limita por el SW los pliegues meridionales del arco vasco (AMIOT et al., 1982). Esta fractura se prolonga hacia el NW sobre la plataforma continental y ha sido detectada por métodos sísmicos sobre la extremidad del banco Le Danois (Figura 9). Al W de la falla de Bilbao los pliegues de la plataforma santanderina toman direcciones E-W y se amortiguan y simplifican apoyándose sobre el basamento paleozoico del macizo Asturiano. En el E, la extremidad oriental del arco vasco se acuña oblicuamente contra la estructura norpirenaica a nivel de la fractura St.Jean Pied de Port - Hasparren. Hacia el sur el arco vasco se prolonga en una estructura en cuesta que ocupa la zona meridional de Alava y Navarra y finaliza en el Cabalgamiento Frontal Surpirenaico. En el norte el límite viene impuesto por el Cabalgamiento Frontal Norpirenaico, que en los Pirineos Atlánticos se resuelve en una serie de accidentes inversos hacia el N, más o menos cabalgantes. La traza del accidente frontal corresponde a la envoltura más septentrional de ellos. Su continuación en el mar forma una estructura cabalgante mayor asociada a un prisma de acreción tectónico que se extiende a lo largo del margen continental noribérico (DEREGNACOURT & BOILLOT, 1982).

La organización general del Arco Plegado Vasco comprende, de N a S, cuatro elementos diferenciados: (1) El monoclinial litoral o monoclinial de San Sebastián. Es una banda de facies flysch constituida por areniscas del Eoceno. Esta banda forma la cadena litoral que se extiende desde el Bidasoa hasta Zumaia. Sus capas buzcan hacia el N y constituyen el borde sur de un conjunto sinclinal Terciario puesto en evidencia sobre la plataforma continental. (2) El anticlinorio Norte. Formado por el macizo paleozoico de Cinco Villas y el pliegue N120 que lo prolonga por el norte de Guipúzcoa y Vizcaya hasta el W de Gernika. El pliegue se hunde progresivamente hacia el W y su cobertura mesozoica está fuertemente dislocada, con cabalgamientos e incluso corrimientos horizontales. En su núcleo predominan materiales del Cretácico temprano. (3) El sinclinatorio axial o sinclinatorio de Vizcaya. Es un pliegue N110-115 en el cual son implicados el Cretácico tardío, con potentes acumulaciones volcánicas, y el Eoceno. Los materiales flyschoides dominan. El sinclinatorio es disimétrico, con el flanco sur vertical o ligeramente volcado. Hacia el E se prolonga a través del denominado Manto de Mármoles de Leiza, de estructura también sinclinal, que se insinúa por el surco Elizondo - Leiza separando los macizos paleozoicos de Cinco Villas y Aldudes. (4) El anticlinorio Sur o anticlinorio de Bilbao, parte externa, meridional, del arco vasco. Es el pliegue más perturbado, formado por varios fragmentos de estructura anticlinal, separados unos de otros oblicuamente. Los pliegues son cabalgantes y vergentes al N, con materiales del Cretácico temprano completamente desolidarizados de su basamento. Su orientación varía, desde N120 a N90, siguiendo la curvatura del arco. Estos pliegues se hunden hacia el SE bajo el Cretácico tardío, en el cual las estructuras devienen más calmas.

Esta organización general, de apariencia bastante simple en la geología de superficie, posee una estructura profunda compleja. Algunos sondeos realizados han mostrado casos en los que las estructuras actuales (debidas a la orogénesis terciaria) eran completamente independientes de las estructuras (de edad Cretácico) que habían controlado el dispositivo sedimentario. Entre los factores que intervienen es esta complejidad destacan: el espesor (varios kilómetros) de la cobertura sedimentaria mesozoica conservada; la existencia en esta cobertura de varios niveles de despegue (arcillas yesíferas del Keuper, arcillas infraurgonianas); variaciones rápidas de espesor relacionadas con el dispositivo sedimentario; perfora-

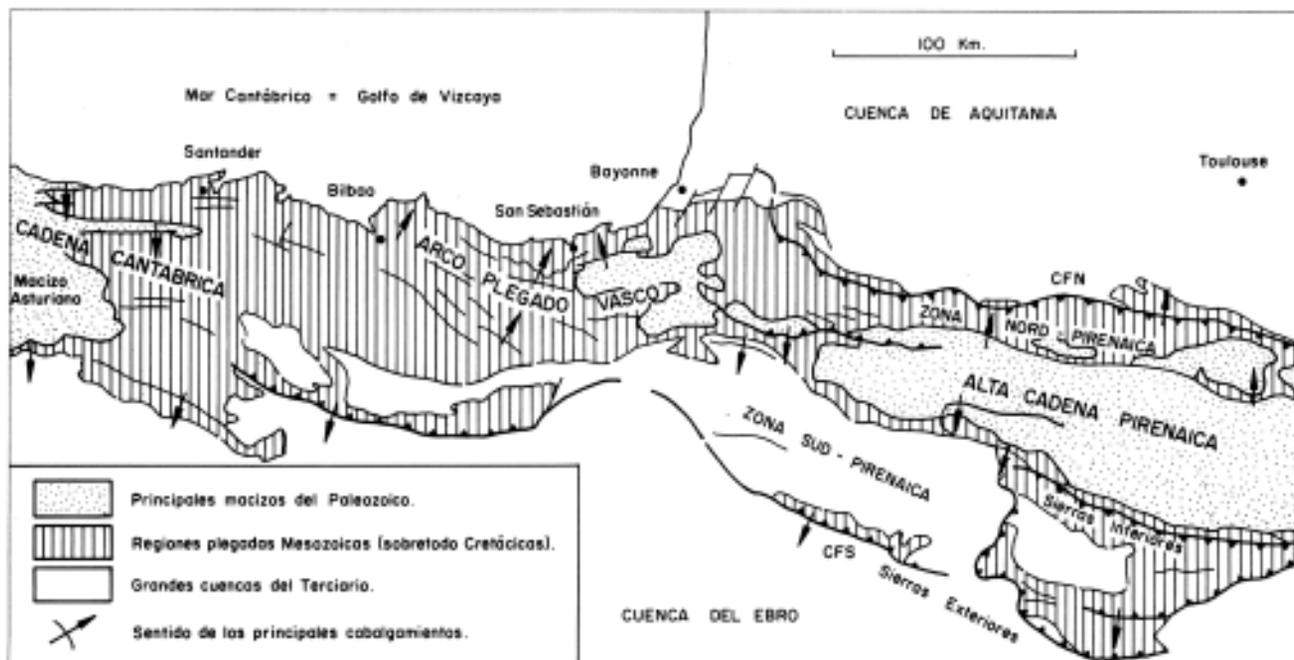


Figura 7. El Arco Plegado Vasco y su contexto morfo-estructural. (De: RAT et al., 1983, modificado).

ción del Cretácico temprano por el Trías en la cobertura adelgazada del anticlinorio Norte; y numerosos cabalgamientos o incluso corrimientos que desolidarizan la cobertura mesozoica del subbasamento paleozoico.

El conjunto que forma el Arco Plegado Vasco es parte de la estructura pirenaica de la región, y concretamente una prolongación de la denominada "Zona Norpirenaica" francesa. Existe un claro paralelismo entre los macizos paleozoicos de Cinco Villas y Aldudes con los macizos también paleozoicos Norpirenaicos; las estructuras observadas, el magmatismo y el vulcanismo básico son del mismo tipo; lo mismo puede decirse del metamorfismo esquistoso de los materiales mesozoicos y de los sedimentos flysch (Figura 10); otras facies no flyschoides (calizas Neocomienses, esquistos Aptienses, margas Maestrichtienses) tienen también su equivalente en ambas regiones. ROBLES et al. (1988) han señalado la afinidad europea de la parte septentrional de Vizcaya

y las grandes coincidencias existentes en su evolución con la cuenca norpirenaica. Podemos concluir que la estructura geológica pirenaica efectivamente se prolonga a través del País Vasco y de la plataforma continental del Mar Cantábrico.

En las denominaciones geográficas tradicionales siempre ha reinado cierta confusión y ambigüedad sobre el carácter del relieve montañoso del País Vasco y su significado regional. En las últimas décadas ha progresado notablemente el conocimiento geológico sobre la región y el panorama es ahora más claro, aunque subsisten diversas lagunas e interrogantes. Para entender globalmente la distribución de los macizos kársticos vascos y sus características litológicas y estructurales es necesario remontarse al pasado y seguir su evolución, ya que la posición relativa y la configuración del País Vasco, de Europa y de Iberia en el pasado eran muy distintas a las que observamos en la actualidad (Figura 11). La evolución del territorio será considerada con mayor detalle en

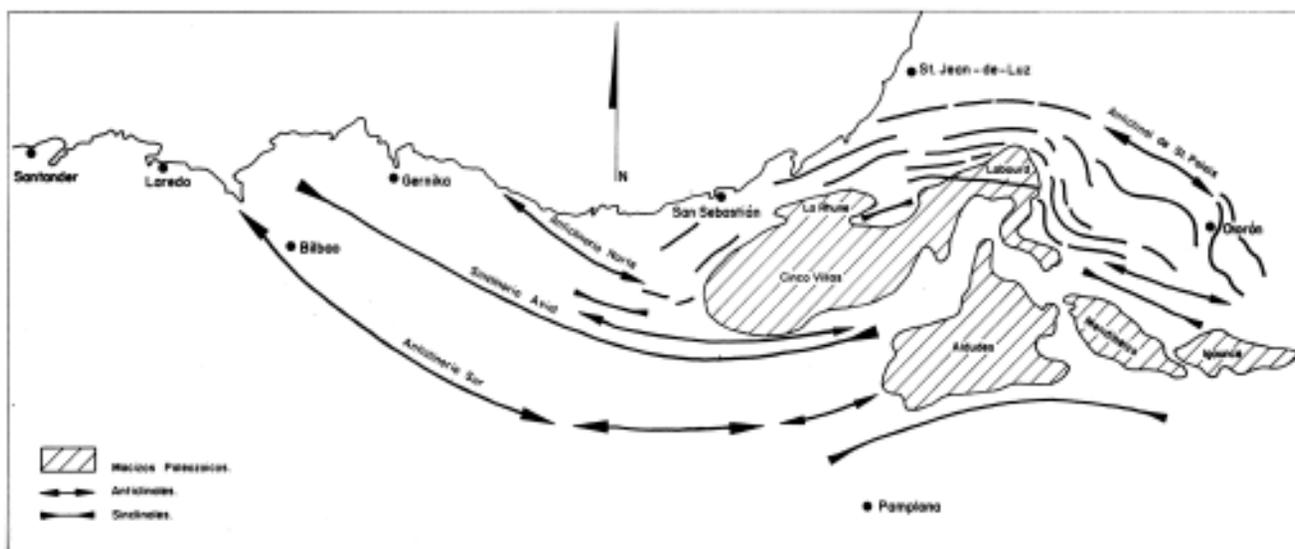


Figura 8. Dirección de los principales pliegues del Arco Plegado Vasco (esquemático).

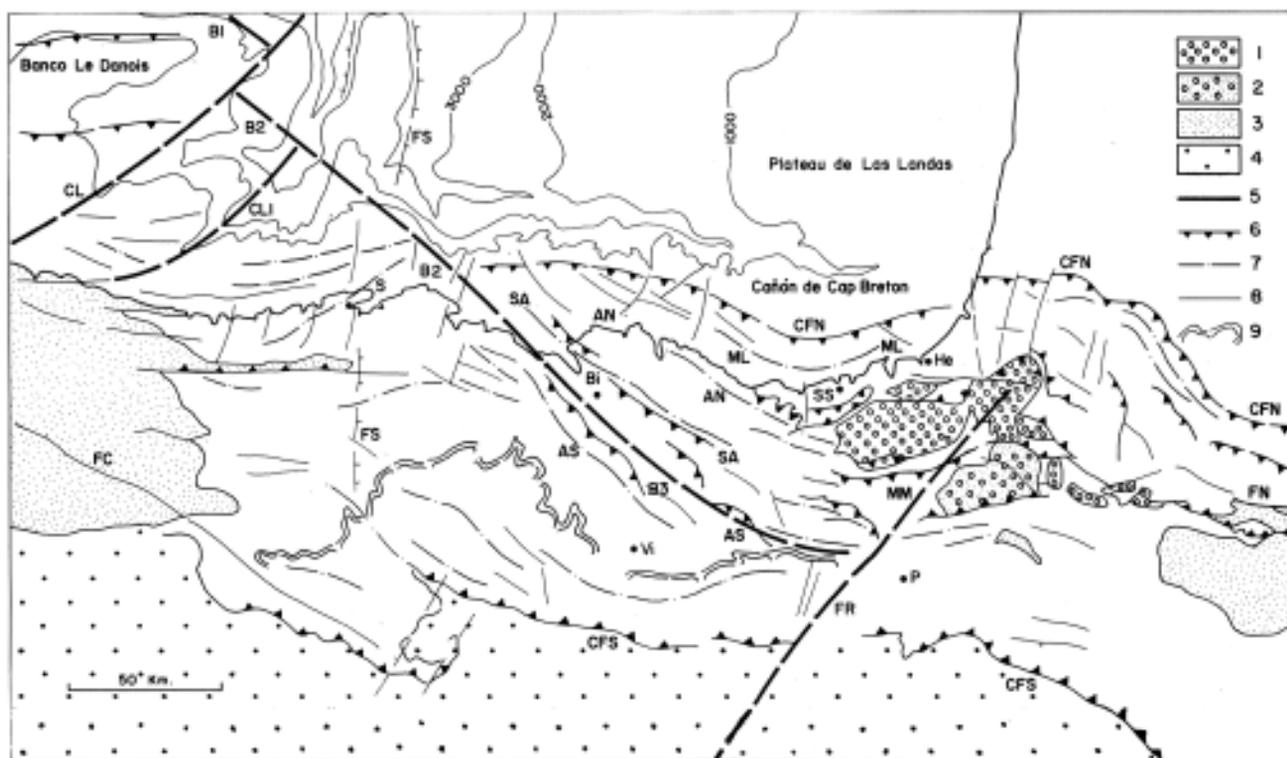


Figura 9. Esquema geológico-estructural de los Pirineos Vascos (Según: SOUQUET et al., 1983; RAT et al., 1983; modificado. Plataforma continental según: DEREGNACOURT, 1981; y MALOD, 1982; isóbatas en metros). Basamento Paleozoico: 1 = Placa Europea; 2 = Macizo de Aldudes, de significación discutida; 3 = Placa Ibérica; 4 = Relleno continental Oligo-Mioceno de las cuencas del Duero y del Ebro; 5 = Accidentes profundos: CL = Cañón de Lastres; CL1 = Cañón de Llanes; B = Falla de Bilbao (B1 = al E del Banco Le Danois; B2 = sobre la plataforma continental; B3 = sobre el Anticlinorio Sur); FR = Falla de Roncesvalles - St.Jean Pied de Port. 6 = Cabalgamientos mayores: CFN = Cabalgamiento Frontal Norpirenaico; CFS = Cabalgamiento Frontal Surpirenaico; MM = Manto de mármoles de Leiza. 7 = Ejes de los principales pliegues (En el Arco Plegado Vasco: ML = Monoclinal litoral; AN = Anticlinorio Norte; SA = Sinclinorio axial; AS = Anticlinorio Sur). 8 = Grandes fallas, desgarres o flexuras (FN = Falla Norpirenaica; FC = Falla Cantábrica; FS = Falla de Santander). 9 = Cuesta de las calizas del Cretácico tardío. Localidades: S = Santander; Bi = Bilbao; SS = San Sebastián; He = Hendaia; Vi = Vitoria; P = Pamplona.

otro apartado; aquí expondremos brevemente su contexto general a la luz de los conocimientos aportados por la tectónica de placas.

La evolución geológica de la región que hoy ocupa el País Vasco estuvo controlada por la apertura del Atlántico Norte y la formación de un rift continental durante el Mesozoico. Posteriormente se produce la apertura del Golfo de Vizcaya y del surco de Rockall a partir del Aptiense medio. En el rift pirenaico el proceso extensivo alcanzó un punto crítico (subafloramiento del manto superior) pero sin llegar al estado de creación de corteza oceánica, mientras que en el Golfo de Vizcaya sí se produjo la oceanización. A ello sigue la colisión de Europa, Iberia y la superplaca africana entre el Cretácico terminal y el Mioceno.

Desde el Jurásico hasta el Cretácico temprano Iberia formó parte de la placa Europea, independizándose después parcialmente con la apertura del Golfo de Vizcaya. Entre el Cretácico temprano y el Eoceno, Iberia es una placa semiindependiente y la región vasca tiene un carácter de zona transformante. A comienzos del Oligoceno el límite de placas se trasladó hasta su posición actual en el Estrecho de Gibraltar, con lo que Iberia vuelve a soldarse a Europa, pero en una posición distinta a la anterior (UCHUPI, 1988).

El margen noribérico, localizado al SW del Golfo de Vizcaya, se comportó como un margen pasivo hasta el Cretácico terminal. Durante el intervalo Paleoceno-Eoceno se transformó en un margen activo, como resultado de la convergencia de placas y de la subducción hacia el sur de la litosfera oceánica bajo la placa Ibérica. En el límite de placas se desarrolló una fosa marginal y un prisma de acreción tectónico, sufrien-

do el margen un acortamiento en relación con la subducción (BOILLOT & MALOD, 1988). El margen noribérico en el norte de Galicia y Asturias formó un cinturón orogénico constituido por corteza continental engrosada por la subducción y convergencia de placas.

Más al este, en cambio, en los Pirineos y País Vasco, la convergencia pone en contacto corteza continental adelgazada de ambas placas (Ibérica y Europea), generando la cadena de colisión de los Pirineos y produciendo el hundimiento de la placa Ibérica bajo la Europea (o al menos la tendencia a ello). El País Vasco es una compleja región en esta cadena de colisión y su tectónica involucra a las cuencas de flysch Cretácico de ambos márgenes. No obstante, existe una clara continuidad entre la cadena de subducción al W y la cadena de colisión al E.

Debido a que durante la apertura del Golfo de Vizcaya la placa Ibérica sufre un giro o rotación hacia el sur con respecto a la placa Europea, la colisión posterior no es sincrónica (Figura 12). En el Pirineo Oriental el máximo de compresiones tendrá lugar a finales del Cretácico o inicios del Terciario, mientras que en la zona Occidental únicamente hay condiciones de tensión y subsidencia, con acumulación de sedimentos. La colisión en la zona Occidental tendrá lugar en el Eoceno. Las condiciones previas de tensión y transcurrancia facilitan la compartimentación de la región en bloques con direcciones transversales y oblicuas a la trayectoria de los desplazamientos de la placa Ibérica. La sedimentación y diagénesis de rocas carbonáticas en este dispositivo estuvo controlada por la expansión gradual de los océanos, la subsidencia de los fondos marinos en los distintos bloques, los cam-

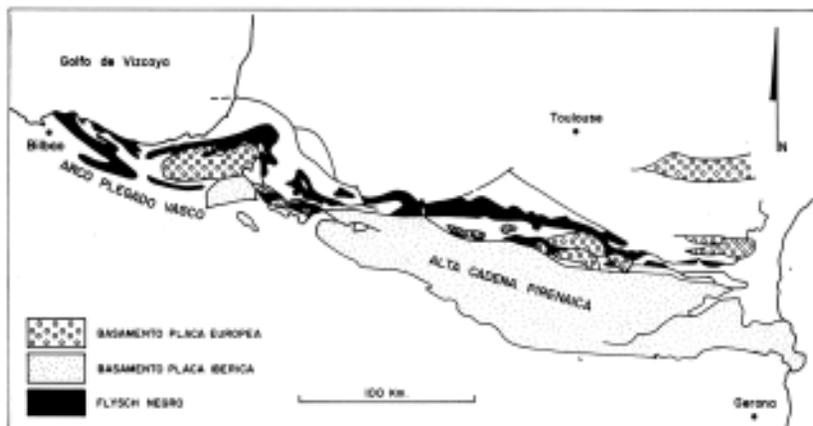


Figura 10. Mapa de afloramientos del "Flyschnegro" en los Pirineos y Arco Plegado Vasco, así como de los macizos paleozoicos pirenaicos (De: ROBLES et al., 1988).

En el territorio de Guipúzcoa los afloramientos de rocas calcáreas se distribuyen sobre dos grandes conjuntos estructurales del Arco Plegado Vasco: el anticlinorio norte y el anticlinorio sur. En ellos predominan materiales del Cretácico temprano y algunos afloramientos poco extensos del Jurásico en la parte oriental. Los macizos kársticos están ausentes tanto en la unidad Terciaria costera (monoclinal litoral, formado por un flysch de areniscas Eocenas), como en el macizo Paleozoico del NE (periferia del macizo herciniano de Cinco Villas). También faltan en la parte central del sinclinorio axial. Entre unos y otros conjuntos se presentan pequeños afloramientos de calizas compactas en las series flyschoides del Cretácico tardío (principalmente en el Cenomanense y Maestrichtiense-Danés).

bios experimentados por el nivel del mar, la migración de las placas a diferentes latitudes, y los cambios de estilo tectónico provocados por la colisión de las placas y la deformación de su cobertura sedimentaria. En este contexto de tensiones, movimientos y compresiones se generó el segmento de los Pirineos que constituye el Arco Plegado Vasco.

Los datos geológicos actuales sobre la cadena pirenaica a nivel superficial y profundo permiten afirmar que la mayor parte de los afloramientos de rocas calcáreas que hoy observamos en el País Vasco fueron depositados sobre la placa Europea (MEGIAS, 1988). Durante la compresión Eocena las áreas de sedimentación se trasladan progresivamente hacia el sur (a caballo entre ambas placas). Finalmente, durante el Oligoceno, se concentran casi exclusivamente sobre la placa Ibérica; pero los materiales de este período en el País Vasco (cuencas oligocenas de Treviño y del lago del Ebro) no contienen calizas.

La progresiva emersión de los macizos calcáreos comienza a finales del Eoceno, hace 40 millones de años, y expone estos afloramientos a la acción de los agentes atmosféricos. El inicio de la karstificación es en consecuencia posterior a estos eventos.

Los terrenos emergidos serán erosionados diferencialmente, generando niveles de base locales hacia los cuales podrán comenzar a drenar los incipientes sistemas subterráneos. La karstificación se verá posteriormente afectada por el deterioro de las condiciones climáticas a finales del Terciario y las fluctuaciones introducidas por el glaciario Plio-Pleistoceno. Los macizos kársticos tal como hoy se observan en las montañas vascas son los remanentes que han quedado como resultado de este conjunto de procesos.

Las formaciones karstificables en orden de importancia son: las calizas recifales y pararecifales del Complejo Urgoniano (Cretácico temprano, Aptiense-Albiense); las calizas y dolomías Jurásicas (Lías temprano y Dogger-Malm); y los pequeños afloramientos citados del Cenomanense y Maestrichtiense (Cretácico tardío).

Las principales características hidrogeológicas, litoestratigráficas y estructurales de las formaciones karstificables de Guipúzcoa han sido expuestas en GALAN (1988). Dicho trabajo describe los principales sistemas subterráneos conocidos en el territorio y los grandes macizos que los albergan. Los pequeños macizos, sin embargo, apenas han sido considerados, ya que en ellos se presentan cavidades de modestas dimensiones. Pero, desde un punto de vista bioespeleológico, estas pequeñas cavidades y pequeños macizos a menudo presentan un interés considerable. Dicho trabajo (GALAN, 1988) presenta también una delimitación de unidades hidrogeológicas en los cuatro macizos más importantes y extensos de Guipúzcoa (Izarraitz, Ernio-Pagoeta, Aralar y Aitzgorri). Conviene destacar que la existencia de unidades hidrogeológicas independientes no implica una compartimentación o separación de sus faunas. La continuidad o discontinuidad de los habitats para la fauna hipógea obedece a otros criterios y es variable en los distintos grupos zoológicos. Antes de considerar la distribución espacial de los macizos kársticos y cavidades en el territorio, indicaremos algunas grandes líneas o criterios bioespeleológicos que tienen interés para comprender las distribuciones de fauna.

En los casos en que un río epígeo corta un afloramiento calcáreo y constituye el nivel de base local para el drenaje subterráneo de sus flancos, dicho río puede no constituir una

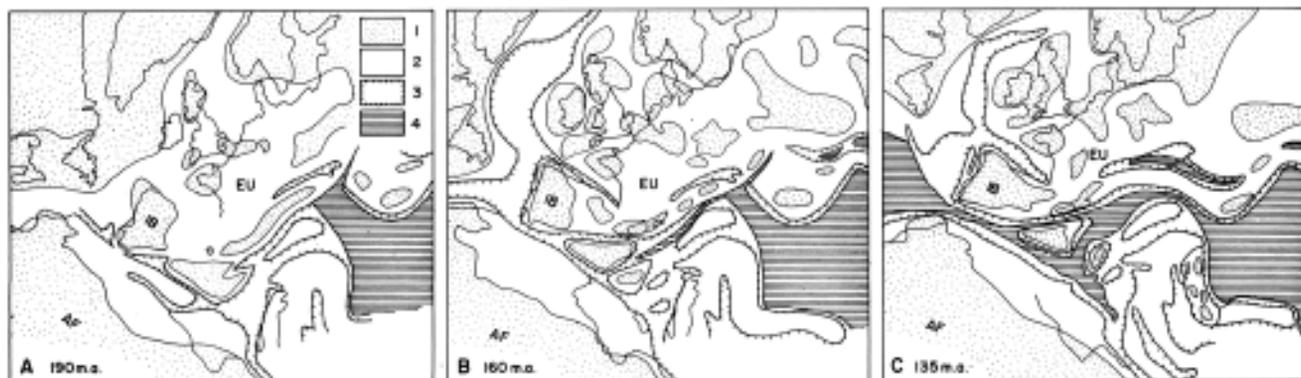


Figura 11. Mapas palcogeográficos del Tethys occidental, desde el Lías (190 m.a.) al Jurásico tardío (135 m.a.). (Según: DECOURT et al., 1985; modificado).

barrera para el tránsito de la fauna acuática. La zona saturada del karst (zona "freática" de los autores anglosajones) puede tener (y a menudo tiene) continuidad por debajo del valle epígeo. Así por ejemplo podría existir una continuidad del hábitat acuático entre los macizos de Amo e Izarraitz (separados por el río Deba), entre afloramientos del Lías de Uzturre y Ernio (situados a ambos márgenes del río Oria), o entre la parte occidental y oriental del extenso macizo de Aitzgorri (cortado por el río Aránzazu).

Lo que constituye una continuidad del hábitat para poblaciones acuáticas, en cambio, generalmente es una barrera para la fauna de artrópodos terrestres. Cuando los conductos subterráneos del karst se hunden en la zona saturada (sin existir una continuidad física de vacíos aéreos por encima del nivel piezométrico), ello constituye una barrera infranqueable para el tránsito de la fauna cavernícola terrestre. Este puede ser el caso en los ejemplos antes citados y puede apreciarse que los ríos epígeos no sólo fragmentan el hábitat terrestre entre macizos distintos, sino que pueden hacerlo en un único macizo, como p.ej. Aitzgorri, en el cual las calizas constituyen una extensión continua en la cartografía de superficie.

En el interior del karst, las zonas de pobre conexión hidráulica pueden también constituir barreras suplementarias, tanto para el tránsito de la fauna acuática como de la terrestre. Este puede ser el caso de la presencia de niveles arenosos en la serie Jurásica y de los niveles arcillosos y margosos en la serie Urganiana. Aunque las aguas subterráneas consigan atravesar estas barreras de menor permeabilidad, los conductos generalmente son más exigüos y a menudo faltan los vacíos aéreos. En el caso de la fauna acuática, la microfauna puede circular a través de estas zonas con escasos obstáculos, pero para la fauna macroscópica las limitaciones son mucho mayores (a tenor de sus tamaños respectivos y también por sus exigencias ecológicas).

Si remontamos hacia la cabecera (hidrogeológica) de las unidades kársticas, nos encontramos con el caso inverso. El límite superior de cuencas entre unidades contiguas no constituye un límite para la fauna cavernícola. Aunque el drenaje subterráneo se separe, como en una divisoria de aguas superficial, la karstificación de la zona de infiltración permite un fácil tránsito de la fauna terrestre y de la acuática, de una a otra vertiente. En el caso de la fauna acuática ello está en relación con la existencia de pequeños cuerpos de agua y con la capacidad anfibia de la inmensa mayoría de las formas dulceacuáticas.

En ciertos casos, como en las zonas S y SE del territorio, los afloramientos calcáreos se extienden más allá de los límites con Alava y Navarra, y los hábitats cavernícolas tienen continuidad más allá de ellos. Las zonas de Urbía y Altzania (extremo SE de Aitzgorri) se extienden a territorio alavés (para Urbía la surgencia principal está en Itumotz, Alava). Al norte de esta región existe un conjunto de pequeños afloramientos del Supraurgoniano y Cenomanense que llegan hasta Orobe (en Alsasua). En Aralar, tanto el Urganiano como el Jurásico tienen continuidad hacia el E y prosiguen en territorio navarro (sinclinal central de Aralar). Al N de ellos, las unidades del Urganiano y Jurásico de los macizos de Otsabio y Elduayen-Berastegi se prolongan también hacia el E (zona de Leiza). En consecuencia, para las cavidades de los macizos que acabamos de citar, hemos considerado la posibilidad de esta continuidad de hábitats (en unos casos documentada y en otros potencial), e incluimos sus conjuntos de fauna hipogea en este estudio.

Existen otros casos en que la cartografía de superficie enmascara la extensión real, en volumen, del macizo kárstico. Esto es particularmente cierto cuando una formación suprayacente recubre a una unidad inferior de calizas karstifi-



Figura 12. Imagen de la evolución del dominio pirenaico plegado en relación con los desplazamientos relativos de las placas Ibérica y Europea. A = Entre el Triás y Cretácico tardío. B = Al final del Cretácico. C = En el Eoceno medio. D = En el Eoceno tardío - Oligoceno. (Según: CHOUKROUNE et al, 1973).

cadas, en la cual los conductos y cavidades tienen continuidad lateral por debajo de la formación de cobertera. Ejemplos de este tipo se presentan en el anticlinal sur de Izarraitz, entre sus partes E y W, aparentemente separadas en superficie por materiales impermeables supraurgonianos; en este caso las calizas urgonianas continúan por debajo y las aguas subterráneas circulan en un importante río subterráneo entre la zona de alimentación de Marikutxa y la zona surgente de Kilimon. También existe continuidad de las calizas urgonianas en las estructuras sinclinales de Pagoeta y Ernio, parcialmente cubiertas en superficie por materiales impermeables. O en el sinclinal del monte Uzturre, donde el Jurásico sólo aflora en la periferia, recubierto en la parte central por materiales wealdenses y urgonianos. En los casos en que el dispositivo es sinclinal, la existencia y configuración de la zona saturada puede crear una barrera para la fauna terrestre.

Hay zonas en que la karstificación afecta a unidades calcáreas contiguas de distinta edad. En ellas puede existir continuidad del hábitat hipogeo aunque comprenda calizas de distinta litología y edad. Existen algunos ejemplos de este tipo en pequeñas unidades de la zona norte que afectan a calizas del Danense y Cenomanense, o en Elduayen y periferia del Ernio, con calizas del Urganiano y Jurásico en continuidad.

El aislamiento geográfico es un factor de primer orden para dar origen a fenómenos de especiación. En Guipúzcoa muchos macizos pequeños, aunque geográficamente, están completamente aislados por terrenos no-kársticos de otros vecinos y no existen intercambios entre sus faunas respectivas. No extraña por ello que albergen especies distintas, aunque las distancias entre los afloramientos sean cortas. Este es el caso en el conjunto de pequeños afloramientos, del Jurásico y Urganiano, que rodean, pero están separados, de la unidad central de Ernio. Y también de numerosos pequeños macizos que se extienden por la zona NE, desde Orio y Andoain, pasando por las cercanías de San Sebastián, hasta las zonas de Rentería y Oyarzun. En el interior de macizos más extensos puede existir una compartimentación debida a

la existencia de zonas poco karstificadas. En este sentido los cambios laterales y verticales de facies en el Complejo Urgoniano pueden aislar unos conjuntos de cavidades de otros. En otros casos el aislamiento de las poblaciones subterráneas puede provenir simplemente de factores tróficos. No todas las zonas del karst están igualmente pobladas y a menudo la abundancia de fauna guarda una relación directa con la disponibilidad de alimento. La existencia de zonas que reciben escasos aportes de materia orgánica puede crear auténticos desiertos en el interior del karst; y éstos pueden separar, en un mismo macizo, distintas zonas con poblaciones cavernícolas independientes las unas de las otras.

La colonización y diferenciación en el karst guarda también relación con la configuración de los macizos en el pasado. Los macizos que hoy observamos son los remanentes, recortados y rebajados por la denudación y erosión superficiales, de macizos anteriormente más extensos. Algunos afloramientos que en la actualidad se presentan separados estuvieron conectados y en continuidad en el pasado. Para la fauna acuática, la proximidad del mar a los macizos y la disposición de los valles han jugado un importante papel. En muchos casos los cavernícolas acuáticos tienen un origen marino y la vía seguida para la colonización del karst pasa por el intersticial de la costa y de los valles. En otros casos se trata de fauna dulceacuática que colonizó las cavernas a partir de los ríos y zonas de infiltración. Pero en ambos casos la cuenca epígea, sea que fuera utilizada siguiendo una vía remontante (desde el mar hacia las montañas calizas) o descendente (desde los cursos de agua superficiales hacia el interior del karst), ha sido un nexo de relación. Por ello los macizos pertenecientes a una misma cuenca hidrográfica pueden mostrar mayores afinidades entre sus faunas acuáticas respectivas, que con las de otros macizos más cercanos geográficamente pero pertenecientes a cuencas distintas.

Para la fauna terrestre los ríos en cambio han jugado un papel de barreras. Hoy, la fuerte contaminación de las aguas de los cursos medios y bajos de los ríos guipuzcoanos están creando barreras suplementarias para la fauna acuática. Para la colonización del karst por la fauna terrestre sin duda el papel más relevante es el jugado por los suelos. Las zonas que en el pasado poseían espesos suelos forestales podían poner en continuidad unos afloramientos con otros. O dicho de otra forma, podrá esperarse mayores afinidades faunísticas entre los karsts que en el pasado poseían una cobertura vegetal y edáfica semejante. En este sentido las diferencias de altitud son importantes. Y también lo son por el hecho de los cambios climáticos Plio-Pleistocenos.

Los macizos altos sin duda fueron zonas glaciadas o nivales durante los episodios climáticos fríos. La distribución de fauna nivícola guardará una relación con esta distribución altitudinal.

La lluvia, en cambio, es bastante uniforme en todo el territorio, y todos los macizos kársticos de Guipúzcoa están en zona húmeda. Las precipitaciones actuales quedan comprendidas entre 1.500 y 1.800 mm/a, con los mayores valores en el sector NE (próximo al macizo paleozoico de Cinco Villas) y en los altos macizos del sur (Aralar y Aitzgorri). Casi la totalidad de la red hidrográfica drena hacia el Cantábrico. Sólo un pequeño arroyo superficial (al E de Aitzgorri) tiene un drenaje hacia el Mediterráneo. Pero en el caso de la red subterránea la parte sur de Aitzgorri y la parte E de Aralar (la mayor parte del Aralar navarro) tienen drenaje mediterráneo. En este sentido ambos macizos meridionales ocupan una zona de divisoria entre la cuenca del Ebro y la de los ríos cantábricos, y en su poblamiento pueden coexistir poblaciones de ambas procedencias.

En el territorio de Guipúzcoa hasta el momento han sido catalogadas y exploradas 1.700 cavidades. De esta cifra, cer-

ca de 400 cuentan con capturas de fauna cavernícola. Pero como en muchos casos sólo se colectaba en la cavidad más representativa, entre varias próximas, podemos decir que el número de cavidades investigadas con fines bioespeleológicos alcanza aproximadamente el 50% de las conocidas. También se puede afirmar que los datos obtenidos cubren todo el territorio, aunque obviamente hay cavidades con pocos datos, y macizos o parte de ellos insuficientemente investigados. La mayoría de las capturas fueron efectuadas en el transcurso de exploraciones espeleológicas. El número de cavidades muestreadas mediante el empleo de cebos es mucho más reducido. Por ello, aunque existe un voluminoso cúmulo de datos, éstos son puntuales; la investigación bioespeleológica dista mucho de ser completa. Particularmente, los grupos zoológicos que comprender microfauna esperan aún a ser estudiados. La investigación futura probablemente revelará la existencia de un número de especies considerablemente mayor que las conocidas en la actualidad.

Dado el enfoque ecológico de este trabajo, pasaremos revista a las especies y grupos zoológicos presentes en el territorio refiriendo su distribución a nivel de macizo; sólo serán mencionadas cavidades individuales cuando se trate de especies sólo conocidas de una o unas pocas cavidades. Obviamente sería deseable que en el futuro se publicaran catálogos, para cada grupo zoológico, con datos detallados a nivel de cavidades individuales. El volumen y extensión de un trabajo de ese tipo escapa del alcance de esta obra.

En la Figura 13 se muestra la localización y denominación de los macizos kársticos de Guipuzcoa. Los afloramientos de edad Jurásico, con la excepción de la unidad central de Aralar, son poco extensos y se distribuyen del siguiente modo: en tomo a la unidad sinclinal central de Ernio (zonas de Mendikute, Tolosa, Aizkoate, Irura, Asteasu), borde sur de Gazume (entre Régil y Azpeitia), en la periferia del macizo de Uzturre, al N y E de Andoain, S y SE de Astigarraga (Santiamogendi), alrededores de Oyarzun (Maidazulo, Errekazulo), parte baja de los macizos de Elduayen - Berastegi - Leiza, parte NE de Otsabio - Oresa, y la ya citada unidad de Aralar (que es el único afloramiento extenso y de gran potencia).

Los mayores espesores y superficies de afloramiento corresponden al Complejo Urgoniano (Cretácico temprano). Sobre el anticlinorio norte se localizan los macizos de Arno, Izarraitz (con los bloques desconectados de Altzola, Andutz y Ekain), Aizarna-Akua, Pagoeta, Gazume, unidades centrales de Ernio y Uzturre, unidad sur de Ernio (zonas de Vidania, Albiztur, Beizama), Murumendi, macizos de Elduaien y Otsabio. Hacia el NE se desarrollan una serie de bandas y pequeños afloramientos en: N de Asteasu - Andoain, monte Buruntza, Hernani - Santa Bárbara, Unanue, Martutene, Txoritzieta, Fagollaga, y Aitzbitarte o Landarbaso. Sobre el anticlinorio sur se presentan el macizo de Udalaiz y los importantes conjuntos de Aitzgorri y Aralar, éstos últimos subdivididos en varias unidades.

Existe otro conjunto de pequeños afloramientos. De calizas Cenomanenses en: el monte Asaldita (sur de Bergara), zonas al NE y E de Aitzgorri (Zerain, Mutiloa, Otzaurte, Orobe). Del Maestrichtiense - Danés (incluyendo en algunos casos al Cenomanense tardío) en: alrededores de Orio (Altzerri) y Zarautz, monte Andatza (Guardetxe), Usurbil, alrededores de San Sebastián y Pasajes (Alta, Lezo, Rentería), franja discontinua al sur de Jaizkibel. De calizas del Montienense (Paleoceno - Eoceno) en el monte Urko.

Los macizos kársticos cubren una superficie de 480 Km² (la cuarta parte de Guipúzcoa). El 72% de esta superficie corresponde a sólo 4 grandes macizos: Izarraitz (1.026 m de altitud), Ernio-Gazume (1.076 m), Aralar (1.427 m), y Aitzgorri (1.551 m). Estos poseen las mayores cavidades y sistemas subterráneos y son a su vez las montañas más destacadas

nes y vascos (biólogos y de otras especialidades) desemboca en la fundación de la Sociedad de Ciencias Aranzadi en 1946. En estos años se efectúan algunas campañas bioespeleológicas en macizos vascos, con la participación de eminentes investigadores como R.MARGALEF, E.BALCELLS, F.ESPAÑOL, J.MATEU, M.RAMBLA, en colaboración con espeleólogos del país y particularmente de J.ELOSEGUI. Así, entre 1945 y 1953 es colectado material faunístico en algunas cuevas. Trabajos de esta época son, entre otros, los de MARGALEF (1946, 1952, 1953); BALCELLS (1959); ESPAÑOL & MATEU (1950); RAMBLA (1946).

En la década de los años 60 los trabajos bioespeleológicos reciben un nuevo impulso acompañado de la aparición de una nueva generación de espeleólogos, entre los cuales se encontraban algunos biólogos (entonces estudiantes universitarios). A partir de 1966 C.GALAN, con la colaboración de otros espeleólogos (como A.GALAN, F.LEIZAOLA, A.CELADA, J.VILLOTA, D.ADRIAN, J.AZPIAZU, P.IRIARTE y G.ESTORNES, por sólo mencionar a algunos de ellos) crean una subsección o departamento de Bioespeleología en la S.C.Aranzadi. El trabajo de campo recibe un fuerte impulso, colectándose fauna en numerosas cuevas de Guipúzcoa y macizos vecinos de Navarra, Vizcaya y Alava. Se centraliza la información dispersa y se crea la primera colección de fauna hipógea del País Vasco. Se establecen nuevas formas de cooperación e intercambio con biólogos del Museo de Zoología y Universidad de Barcelona (F.ESPAÑOL, J.VILLOTA, M.RAMBLA, O.ESCOLA), Centro Pirenaico de Biología Experimental (E.BALCELLS), Instituto de Investigaciones Pesqueras (R.MARGALEF), y Laboratoire Souterrain du CNRS en Moulis -Francia- (A.VANDEL, M.CABIDOCHÉ).

En Aranzadi C.GALAN trabaja directamente con Pseudoescorpiones, Opiliones, Quirópteros y Crustáceos, organizando una colección que para 1970 contará con más de 5.000 ejemplares de fauna hipógea. Simultáneamente los archivos del departamento van siendo engrosados con numerosos informes con datos biológicos y ecológicos. En esta época, y en base al material colectado por los integrantes de la S.C.Aranzadi, son descritos varios géneros y especies de Coleópteros troglóbios nuevos para la Ciencia, como *Hydraphaenops galani*, *Aranzadiella leizaolai*, y *Kobiella galani*. Entre los trabajos publicados en este período pueden citarse las contribuciones de MARGALEF (1970); ESPAÑOL (1968, 1970, 1974); BALCELLS (1968); BALCELLS & GRACIA (1961); GALAN (1970a, 1970b); GALAN & VILLOTA (1970); RAMBLA (1973).

Las actividades prosiguen en la siguiente década. En el período 1976-1979. C.GALAN (con la colaboración de R.ZUBIRIA, F.ETXEBERRIA, J.ZABALA, J.ASTIGARRAGA y K.SANSINENEA) efectúa diversas campañas de recolección utilizando cebos, lo que implica varias visitas sucesivas a cada cavidad para colectar la fauna atraída a los mismos, pero que se revela muy fructífera ya que permite colectar ejemplares que habitan preferentemente en la red de fisuras y que raramente se acercan a las galerías amplias. Estas campañas se realizan siguiendo un plan prefijado y aumentan la cobertura de datos a casi todos los macizos del territorio. El intercambio con especialistas se amplía a nuevos grupos zoológicos no estudiados con anterioridad.

El material colectado por la Sección de Karstología permite presentar una contribución más amplia con motivo de celebrarse el 25 aniversario de la revista Kobie. En su elaboración participan once autores (ESPAÑOL et al., 1980) y se presentan datos taxonómicos y algunos biogeográficos de ocho grupos zoológicos distintos (Pseudoescorpiones, Opiliones, Araneidos, Isópodos, Anfípodos, Diplópodos, Quilópodos y Coleópteros). Este trabajo cita 83 especies de cuevas guipuzcoanas y constituye uno de los pocos trabajos que trata de ofrecer una visión más amplia sobre la fauna cavernícola del País Vasco.

Desde entonces hasta hoy han sido efectuadas algunas recolecciones adicionales. Tanto por miembros de la S.C.Aranzadi como por investigadores extranjeros, pero siempre en base a datos de cavidades previamente muestreadas por la S.C.Aranzadi. En ellas participan biólogos franceses, holandeses y peninsulares, pertenecientes a colectivos científicos que cuentan con un soporte económico, oficial e institucional, que en Guipúzcoa siempre ha faltado para el desarrollo de esta rama de las Ciencias Naturales. En la bibliografía de cada grupo son citados los investigadores que han aportado información nueva. Merece destacarse especialmente los aportes de O.ESCOLA, X.BELLES, C.RIBERA, M.VICENTE, P.MAURIÉS, A.SERRA, J.DEMANGE, E.VIVES, J.NOTENBOOM. Por parte de la S.C.Aranzadi los principales colectores de esta época han sido A.MERINO y C.GALAN. Por otro lado, A.GALAN revisa el material de Anfípodos y pone al día su sistemática y biología.

Los trabajos efectuados han permitido reunir información relativa a 348 taxones (especies y subespecies), pertenecientes a 45 grupos (órdenes) de 14 clases zoológicas distintas. El número de localidades de captura es también varias veces superior al reportado en la síntesis taxonómica de Kobie del año 1980.

Actualmente existe un buen conocimiento de los macizos kársticos guipuzcoanos, que no ha sido considerado con anterioridad y no es del dominio de los taxónomos que han trabajado sobre materiales colectados en el país. Esta información es de interés biogeográfico y permite comprender algunas singularidades de las distribuciones actuales de la fauna hipógea. Ha sido acumulada información biológica y ecológica sobre numerosas especies de cuevas guipuzcoanas.

La información existente permite esbozar algunas de las grandes líneas seguidas en la colonización del medio hipógeo guipuzcoano y en su evolución posterior. Estos aspectos serán expuestos en el presente trabajo.

Para concluir, quisiéramos expresar nuestro reconocimiento a la labor del Dr. F.ESPAÑOL (Director del Museo de Zoología de Barcelona), quien dedicó muchos años al estudio de los Coleópteros cavernícolas del País Vasco y a la vez hizo posible el estudio de otros grupos zoológicos por parte de sus colegas del Museo de Zoología y Universidad de Barcelona. Los aportes de F.ESPAÑOL (en Coleópteros), E.BALCELLS (en Quirópteros y Nycteríbidos) y R.MARGALEF (en Crustáceos, particularmente Anfípodos) fueron el soporte de la investigación bioespeleológica en Guipúzcoa durante un largo período en el que se contaba con muy escasos medios. Debemos también a ellos el haber estimulado y despertado el interés de la siguiente generación de bioespeleólogos.

PARTE 2 - LA FAUNA HIPOGEA DE GIPUZKOA.

DEFINICION DE FAUNA HIPOGEA Y TECNICAS DE ESTUDIO.

La mayor parte (más del 95%) del material faunístico estudiado de las cavernas de Guipúzcoa ha sido colectado por métodos directos en el interior de las cavidades. Este comprende macro y mesofauna, en general de talla superior a 1 mm y visible a simple vista (sin utilizar lupa o microscopio). Para la citada fauna puede utilizarse la denominación tradicional de "fauna cavernícola", tanto porque ha sido colectada en el interior de las cavidades como porque su talla es lo suficientemente grande para diferenciarse claramente de la microfauna edáfica e intersticial.

En algunos casos han sido tomadas muestras de guano o sedimento en el interior de las cuevas y el material faunístico ha sido separado mediante el método de Berlese o similares (desecamiento y/o tamizado). Estas cenosis de guano o sedimentos han permitido separar algunos representantes diminutos (p.ej. ácaros y colémbolos) cuya talla es algo inferior a 1 mm. No obstante, no han sido efectuadas cenosis de hojarasca y sedimentos de las bocas de las cuevas y, por tanto, aunque algunos organismos terrestres pueden catalogarse de microfauna, ésta no incluye endógeos y humícolas del medio edáfico superficial.

Para la fauna acuática ha sido utilizado el filtrado manual del agua con red de plankton o redes de tul, en biotopos del interior de las cavidades, siempre con tamaños de malla iguales o superiores a 400 micras. Las capturas en algunos casos han proporcionado organismos muy pequeños (p.ej. copépodos, ostrácodos y cladóceros), incluyendo organismos planktónicos epígeos arrastrados y algunos representantes de la fauna intersticial.

Trabajos recientes de NOTENBOOM & MEIJERS (1985) han aportado fauna intersticial de ríos epígeos, pozos, manantiales, y subálveo de surgencias. Han utilizado métodos de sondeo como los de Bou-Rouch o Karaman-Chappuis y redes freatobiológicas tipo Cvetkov. En todos los casos los tamaños de malla de las redes de filtrado eran de 400 micras. Además de cavernícolas estrictos, colectados en las surgencias, el material obtenido incluye fauna intersticial relacionada con el karst.

Conviene destacar que los ríos epígeos guipuzcoanos son muy pobres en habitats hyporheicos y las formas stygobias raramente son halladas en ellos (NOTENBOOM, 1986). Los ríos guipuzcoanos son de curso corto y desaguan directamente al Cantábrico. En montaña tienen el carácter de torrentes, a menudo intermitentes, de perfil abrupto y flujo rápido. En consecuencia, sus cauces tienen sedimentos pobremente escogidos (fragmentos de esquistos, arcilla, arena y muchos bloques) y las condiciones de porosidad son malas para el desarrollo de napas parafluviales o circulaciones freáticas de subálveo. A ello se agrega que los cursos medios y bajos de todos los grandes ríos están fuertemente contaminados por vertidos químicos, industriales, y domésticos de zonas densamente pobladas (NOTENBOOM, 1986). El uso de pesticidas y fertilizantes también ha llevado la polución a regatas en niveles altos de montaña, con la consiguiente eliminación de fauna hyporheica e intersticial.

La fauna estudiada comprende sobretodo macrofauna cavernícola y un pequeño porcentaje de microfauna terrestre y acuática colectada en el interior de las cavidades o en la

periferia de los macizos kársticos, y que incluye algunos representantes acuáticos planktónicos e intersticiales. Para este conjunto hemos preferido la denominación de "fauna hipógea", ya que es un concepto algo más amplio que el de "fauna cavernícola", pero que sigue estando estrechamente relacionado al karst.

Para la recolección de fauna en el interior de las cuevas han sido utilizados los métodos que expondremos a continuación (Figura 14).

La fauna acuática ha sido encontrada en gours, charcas, lagos de umbral estalagmítico, ríos subterráneos de flujo lento, incluyendo las pozas de las surgencias y sifones terminales de simas y cuevas. En cambio, los ríos subterráneos turbulentos y grandes cuerpos de agua en general se han mostrado desprovistos de fauna. Los stygobios muestran preferencia por la presencia de limo y arcilla (asociada a una mayor disponibilidad de nutrientes), pero también han sido encontrados en gours, coladas estalagmíticas y marmitas desprovistas de sedimentos finos.

La recolección de fauna acuática ha sido hecha manualmente con redes de plankton de confección casera (manga en embudo de 30-50 cm de largo con boca de 10-15 cm de diámetro soportada por un aro o marco metálico) que permiten la captura de los cavernícolas que se ven a simple vista sobre el fondo. También se ha utilizado la remoción de la parte superficial del sedimento y su filtrado. En cuerpos de agua algo extensos se ha recurrido a atraer a los stygobios mediante cebos, habiendo resultado muy eficaces los constituidos por trocitos de carne macerada. Los animales eran fijados en formalina al 4% y pasados posteriormente a frascos con alcohol 75%. Las planarias y oligoquetos eran fijados en líquido de Beauchamp (6 partes de alcohol 90%, 3 partes de formol 40%, 1 parte de ácido acético glacial).

Los cavernícolas terrestres han sido colectados, según su tamaño y fragilidad, con pincel o pinzas blandas de relojero. El conservador más utilizado ha sido alcohol etílico al 75%. Para evitar el deterioro del material colectado por agitación de los frascos, al terminar de llenarlos se colocaba una borla de algodón embebido en alcohol eliminando el aire en el interior de cada uno de ellos. Para coleópteros y algunos otros insectos eran utilizados frascos con corcho embebido de acetato de etilo (éter acético); posteriormente eran trasvasados a alcohol 75% o montados en seco.

En muchas ocasiones fueron utilizados cebos, que eran revisados 3 a 7 días después de su colocación. Los más eficaces eran los constituidos por queso aromático o piel de conejo ligeramente macerada. En ocasiones fué utilizado con buenos resultados musgo embebido en cerveza. El uso de trampas permanentes no ha sido utilizado y es del todo desaconsejable, ya que cualquier olvido de una trampa puede atraer animales durante mucho tiempo y acabar de esta forma con sus poblaciones en una cavidad. Los cebos habitualmente son colocados en sitios escogidos, cubiertos con algunas piedras que permitan guarecerse a los troglobios en las inmediaciones. Para la revisión de los cebos normalmente se ha utilizado tubo aspirador, ya que permite coleccionar rápidamente muchos ejemplares antes de que escapen o se escondan en lugares inaccesibles. Los aspiradores de mayor eficacia y fácil manipulación son frascos fuertes, de tamaño medio, con tapa de corcho provista de dos mangueras de 4-5 mm de diámetro interno. La manguera de colección conviene que sea

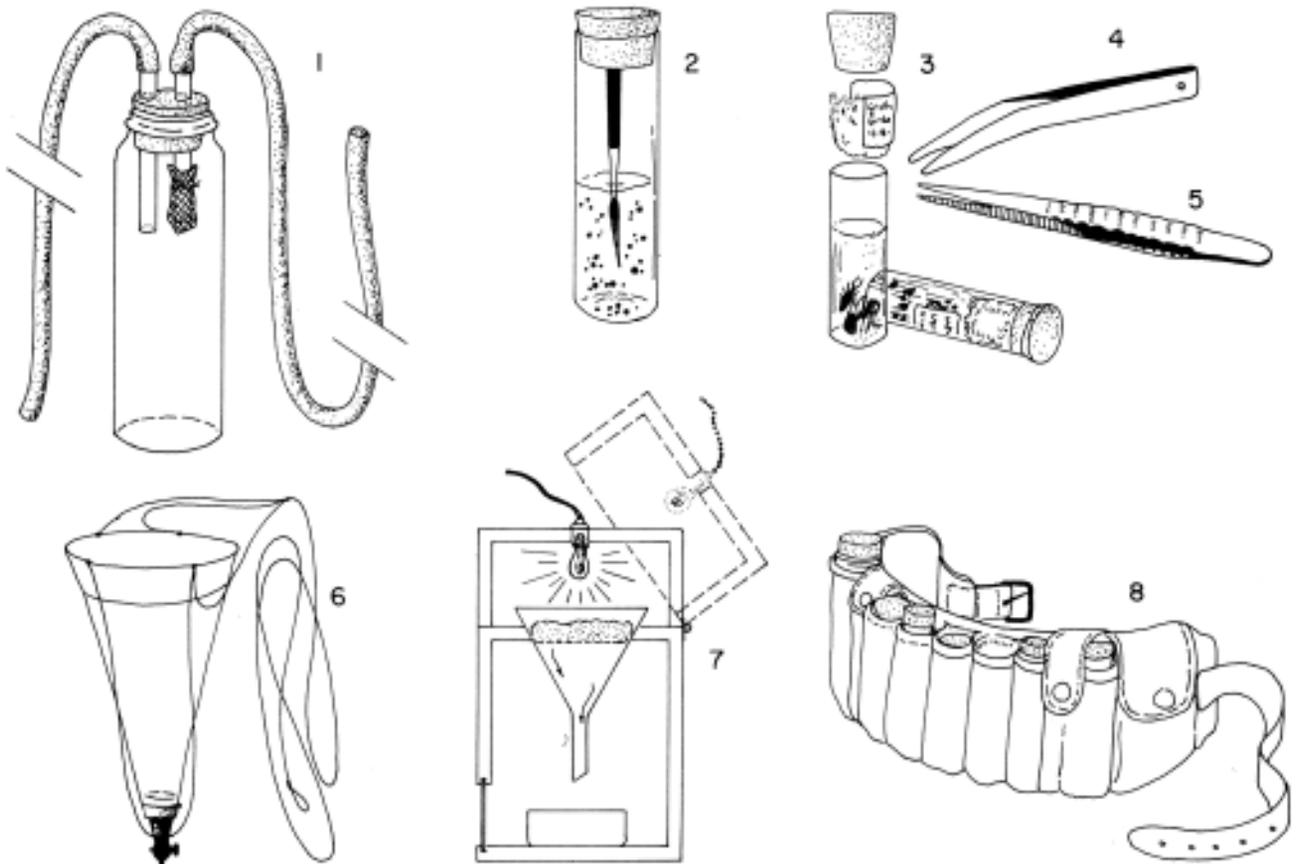


Figura 14. Material de colección. 1 = Frasco aspirador, para la captura de pequeños animales terrestres. 2 = Tubo con pincel, para animales diminutos o delicados. 3 = Tubos de colección, con etiqueta y borla de algodón. 4 = Pinza blanda o de relojero. 5 = Pinza dura. 6 = Red de plankton, para filtrar el agua y capturar animales acuáticos. 7 = Selector de Berlese, aparato para tamizar y separar la fauna diminuta incluida en sedimentos o guano. 8 = Cinturón para recolección en cuevas y simas, con tubos, pinzas, etc.

larga (50-60 cm), mientras que la de aspiración -algo más corta- está provista de una malla que la cierra en el extremo interno del frasco. Cada tanto, para evitar dañar a los ejemplares colectados en el aspirador, su contenido es separado y trasvasado a frascos con alcohol o éter.

El tratamiento posterior en laboratorio es el habitualmente utilizado en colecciones de artrópodos.

Los quirópteros generalmente han sido colectados directamente (con guante) y en ocasiones con malla de neblina en las bocas. Como la mayoría de las especies se aletargan en invierno, su captura no ofrece dificultad, y permite a la vez efectuar observaciones sin necesidad de coleccionar ejemplares (de especies ampliamente conocidas) innecesariamente. Los ejemplares cuya colección era de interés eran sacrificados por separación instantánea de las vértebras cervicales, inyectados (sobre todo la zona abdominal) con alcohol 75%, y mantenidos separadamente en bolsitas de plástico para el estudio posterior de sus ectoparásitos (dípteros nycterípidos y ácaros). En laboratorio eran conservados en frascos con alcohol 75%. En diversas ocasiones fueron anillados ejemplares de especies migratorias (p.ej. *Miniopterus schreibersi*) para obtener datos de sus desplazamientos.

En los siguientes apartados se expondrá una sinopsis de las especies presentes en cavidades guipuzcoanas con los datos biológicos hasta ahora obtenidos.

SINOPSIS DEL MATERIAL COLECTADO.

En la fauna hipógea de Guipúzcoa están representados innumerables grupos animales. Puede decirse que sólo los grupos exclusivamente marinos carecen de representación. Los hongos, bacterias y protózoos, aunque presentes en las cavernas guipuzcoanas, hasta el momento no han sido objeto de estudio, principalmente debido a que su adecuada investigación requiere de técnicas de cultivo y estudio muy diferentes a las normalmente empleadas en metazoos. No obstante, con la excepción de algunas poblaciones de bacterias quimioautótrofas, los microorganismos presentes en las cuevas suelen ser formas epígeas, sin adaptaciones especiales para la vida en las cavernas. Su presencia, accidental o regular, contribuye a sostener los eslabones inferiores de la red trófica cavernícola.

Entre los *Metazoa* ha sido señalada la presencia de 45 órdenes zoológicos distintos (ver un resumen de los principales grupos en la Figura 15). No obstante, los metazoos de hábitos fitófagos estrictos son excluidos del medio hipógeo. Este es el caso de la mayoría de los insectos y muchos vertebrados. La Figura 15 incluye troglógenos accidentales y regulares. La representación de insectos troglóbios comprende algunos órdenes de *Apterygota* y contadas subfamilias de *Coleoptera*, aunque el número de especies es elevado. De los

vertebrados citados sólo los *Chiroptera* poseen especies troglóxenas regulares; en el resto de los casos se trata de troglóxenos ocasionales o accidentales. El interés en citarlos reside sobre todo en su contribución al funcionamiento trófico del ecosistema hipógeo. La fauna troglófila y troglobia incluye básicamente turbelarios, algunos gasterópodos y oligoquetos, casi todos los órdenes de arácnidos, numerosos grupos de crustáceos, diplópodos, quilópodos e insectos.

Para su ordenación taxonómica hemos seguido en los grandes grupos (phylum, clase y orden) la clasificación más aceptada universalmente, que toma como base el "Lehrbuch der Zoologie" de los zoólogos germanos C.Claus, K.Grobber y A.Kühn, con las distintas modificaciones introducidas por: "The Invertebrates" de H.Hyman; "Lehrbuch der Speziellen Zoologie" de A.Kaestner; y "The Classification of Insects" de T.Brues, A.Melander & F.Carpenter. A nivel de familias y grupos menores hemos seguido, en los distintos órdenes, los criterios más sólidamente sustentados, incluyendo las revisiones más recientes de acreditados especialistas que, en cada caso, son citados en la bibliografía.

Conscientes de la gran cantidad de taxones a los cuales es necesario hacer referencia, trataremos de restringir los comentarios taxonómicos cuanto sea posible, para así poder incluir datos biológicos y ecológicos de interés, dedicando a cada grupo una extensión acorde con la importancia de su representación en el medio hipógeo del karst guipuzcoano.

Phylum PLATYHELMINTHES.

Clase TURBELLARIA.

Entre los turbelarios sólo el orden *Tricladida* está representado en las aguas hipógeas. Este se subdivide en tres subórdenes: *Maricola*, *Paludicola* y *Terricola*. Sólo los *Paludicola* poseen especies cavernícolas. La sistemática del grupo se basa en la morfología de los músculos de la faringe y forma de los oviductos. Los triclados paludícolas, comúnmente llamados planarias de agua dulce, están pobremente representados en las cuevas guipuzcoanas y hasta el presente han recibido escasa atención y sólo han sido superficialmente estudiados. Los hallazgos de planarias dulceacuícolas han sido accidentales y restringidos a cuevas, sumideros y surgencias de los macizos meridionales de Aitzgorri y Aralar, casi siempre en cavidades asociadas a cursos de agua epígeos de montaña (sumideros o surgencias de riachuelos permanentes). Hasta el momento han sido reportadas las siguientes especies:

Orden TRICLADIDA. Suborden PALUDICOLA.

Familia DUGESIIDAE.

- *Dugesia iberica* Gourbault & Benazzi.

Familia PLANARIIDAE.

- *Polycelis felina* (Dalyell).

- *Crenobia alpina* (Dana).

- *Crenobia anophthalma* (Mrazek).

Phylum	Clase	Subclase	Orden
Platyhelminthes Nemathelminthes	Turbellaria		Tricladida
	Nematoda		
Annelida	Oligochaeta		Terricolae
			Limicolae
Mollusca	Gastropoda		Rhynchobdellida
			Gnathobdellida
		Prosobranchia	Mesogastropoda
		Pulmonata	Bassomatophora
Arthropoda	Arachnida		Styломmatophora
			Pseudoscorpionida
			Opiliones
			Araneida
			Acarina
		Crustacea	Branchiopoda
			Cladocera
			Ostracoda
			Podocopida
			Copepoda
		Cyclopoida	
		Harpacticoida	
		Bathynellacea	
		Isopoda	
		Amphipoda	
	Diplopoda	Chilognatha	Glomerida
			Craspedosomida
			Polydesmida
			Iulida
	Chilopoda		Lithobiomorpha
	Insecta	Apterygota	Collembola
			Diplura
			Thysanura
		Pterygota	Dermaptera
			Heteroptera
			Ephemeroptera
			Siphonaptera
			Diptera
			Trichoptera
			Lepidoptera
			Coleoptera
Chordata	Peces	Actinopterygii	Clupeiformes
			Cypriniformes
	Amphibia		Urodelos
			Anuros
	Aves		Strigiformes
			Passeriformes
	Mammalia		Insectivora
			Chiroptera
			Rodentia
			Carnivora

Figura 15. Principales grupos taxonómicos representados en la fauna hipógea de Guipúzcoa (incluyendo fauna troglóxena). Los grupos que contienen cavernícolas estrictos (= troglobios) están destacados en letra negra.

La familia *Dendrocoelidae*, representada en los karsts franceses por numerosas especies hipógeas, no ha sido reportada en Guipúzcoa, pero es muy probable su presencia. No es de extrañar que algunas especies de esta familia sean halladas en el futuro.

Las planarias dulceacuícolas poseen muchas especies fotófobas, que habitan tanto en zonas sombreadas de riachuelos epígeos, entre bloques sumergidos, en el medio intersticial y en las aguas subterráneas de las cuevas. Estas formas generalmente son blancas y depigmentadas, incluso en el medio epígeo. Es frecuente, por el propio dinamismo de los riachuelos en terreno kárstico, una fuerte inestabilidad de sus poblaciones a lo largo del ciclo anual. Este generalmente entraña el arrastre periódico de formas epígeas hacia el medio subterráneo a través de sumideros, con el resultado de la existencia de poblaciones hipógeas y epígeas de una misma especie. El ingreso al medio subterráneo de formas epígeas normalmente implica modificaciones. BEAUCHAMP (1932) remarca que los *Dendrocoelidae*, general-

mente depigmentados, se transforman en anoftálmicos en un medio oscuro, mientras que los *Planariidae*, normalmente pigmentados, exhiben diversos grados de decoloración y variables estados de regresión del aparato ocular al ingresar al medio subterráneo. GOURBAULT (1972) señala que en las poblaciones hipógeas el período embrionario se alarga, el crecimiento es más lento, la longevidad más elevada y la tasa metabólica es más reducida (la intensidad respiratoria de las formas hipógeas puede ser 4 a 7 veces más baja que la de las formas epigeas).

De las especies señaladas para Guipúzcoa (Figura 16), *Dugesia ibérica* es oculada y pigmentada, a la vez que se trata de una forma epigea ampliamente citada de las aguas superficiales de la península ibérica (BAGUÑA et al., 1983). Similar es la situación de *Polycelis felina*, encontrada ocasionalmente en las aguas subterráneas y citada por MARGALEF (1952) en riachuelos epigeos de la cuenca del no Aránzazu; esta especie normalmente es microfalma, pero con 10 a 18 pares de ojos reducidos dispuestos a cierta distancia de los márgenes. *Crenobia alpina* ha sido citada de diversas cuevas y manantiales de los Pirineos, País Vasco y comisa cantábrica; en Europa septentrional es muy común en aguas epigeas, pero en los Pirineos y península ibérica es frecuente en habitats hipógeos. *Crenobia anophthalma* ha sido considerada una subespecie o raza polifaringea de *C. alpina* (BEAU-CHAMP, 1949), pero su posición sistemática es incierta; ambas especies habitan en manantiales, pero mientras *C. alpina* es oculada, *C. anophthalma* es estrictamente hipógea, depigmentada y sin ojos. VANDEL (1964) considera a esta última como una forma troglobia.

Las planarias dulceacuícolas se alimentan de pequeños animales que atrapan vivos, de los que encuentran muertos o de partículas de materia orgánica. Los cavernícolas son atraídos con facilidad y prontitud por cebos de carne. Los rápidos desplazamientos de estos pequeños seres, que tienen la apariencia de láminas o membranas vivientes, llamaron la atención de los naturalistas desde que fueron conocidos; su deslizamiento, sin contracción alguna, es debido a que su cuerpo está revestido por cilios que generan en el agua pequeños torbellinos propulsores, a lo cual deben el nombre de la clase (turbelarios, de "turbella" = torbellino diminuto). Su epidermis posee unos cuerpos alargados en forma de bastoncitos de aspecto hialino denominados rabdites; cuando estos elementos se expulsan al exterior forman en tomo a la planaria una película de una sustancia viscosa y tóxica, la cual, además de una función defensiva, permite por su propia viscosidad la captura de presas. La boca del animal no está situada en la cabeza, sino en la cara ventral del cuerpo, en una cavidad en la que posee un órgano muscular (faringe) que puede ser eyectado hacia el exterior como una trompa con la cual la planaria captura sus presas. Ha sido señalado que las planarias epigeas son depredadores que cazan activamente, mientras que las formas hipógeas frecuentemente dejan una película de mucus viscoso sobre el fondo arcilloso y capturan las presas que quedan adheridas en él (VANDEL, 1964). Los residuos de la digestión son expulsados por la boca, ya que su tubo digestivo es sencillo, compuesto por un intestino de tres ramas carente de ano.

Las planarias son animales hermafroditas (cada individuo posee ambos sexos) y para la reproducción se acoplan recíprocamente entre dos individuos. Además de la reproducción sexual, las planarias pueden producir asexualmente nuevos individuos por división simple. Igualmente tienen una gran vitalidad, resistencia orgánica y capacidad de regeneración: divididas en varios trozos, cada uno de ellos es capaz de originar un nuevo ser. Si pasan algunas semanas sin comer, su tamaño habitual (10 a 25 mm) se reduce (hasta 3 mm), conservando su forma corporal. Esta gran plasticidad hace que

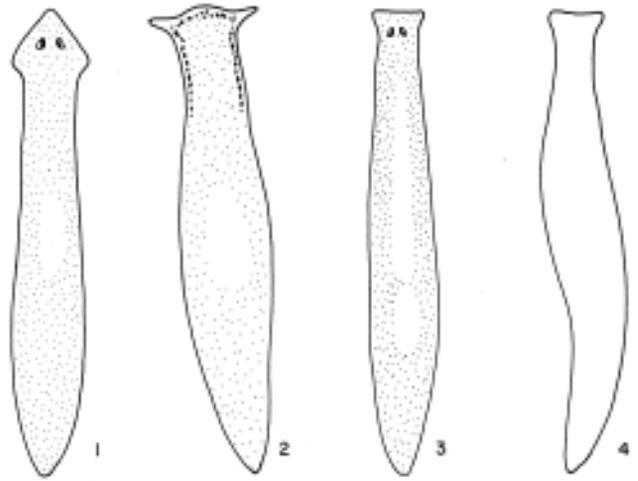


Figura 16. Planarias (*Turbellaria*, *Tricladida*) en vista dorsal. 1 = *Dugesia ibérica*. 2 = *Polycelis felina*. 3 = *Crenobia alpina*. 4 = *Crenobia anophthalma*.

muchas formas epigeas arrastradas al interior del karst sean aptas para sobrevivir y diferenciar poblaciones hipógeas, que sólo en cierto sentido pueden ser consideradas cavernícolas. En las cuevas de Guipúzcoa, no obstante, la presencia de planarias dulceacuícolas es más bien relativamente escasa y en general ocurre en cuevas que son sumideros de regatas epigeas.

Phylum NEMATHELMINTHES.

Clase NEMATODA.

Los nemátodos constituyen un grupo zoológico con gran número de especies, muchas de ellas parásitas. Nemátodos de vida libre han sido reportados en muchas ocasiones en aguas freáticas y cuevas. Las formas microscópicas son particularmente abundantes. Existen formas terrestres en la arcilla de las cuevas, otras acuáticas, y muchas que son más o menos anfibia. Se alimentan por lo general de materia orgánica, bacterias y protózoos. La mayoría de los nemátodos hallados en cuevas son capaces de sobrevivir a períodos desfavorables encistándose.

La fauna nematológica de las cuevas guipuzcoanas no ha sido estudiada, existiendo escasos reportes. Por otro lado, la clasificación de los nemátodos es difícil y existen entre los especialistas criterios divergentes para su agrupación a nivel de orden. Sólo mencionaremos que de cavidades guipuzcoanas han sido reportadas las siguientes especies (aunque debe haber muchas más por conocer):

Familia DORYLAIMIDAE.

- *Dorylaimus stangnalis* Duj.

Familia ONCHOLAIMIDAE.

- *Cyatholaimus taenax* De Man.

Ambas especies son dulceacuícolas, de cursos subterráneos lentos y aguas estancadas con abundante materia orgánica. Han sido señaladas de cuevas y sumideros en Urbía, pero también habitan en pequeñas regatas epigeas, no presentando modificaciones especiales para la vida hipógea. Por ello puede considerarse que estos nemátodos son formas de superficie, las cuales han sido arrastradas a las cuevas (Figura 17).

Ejemplos parecidos de troglógenos accidentales también se presentan en los phylum *Rotifera* y *Gastrotricha*, ambos

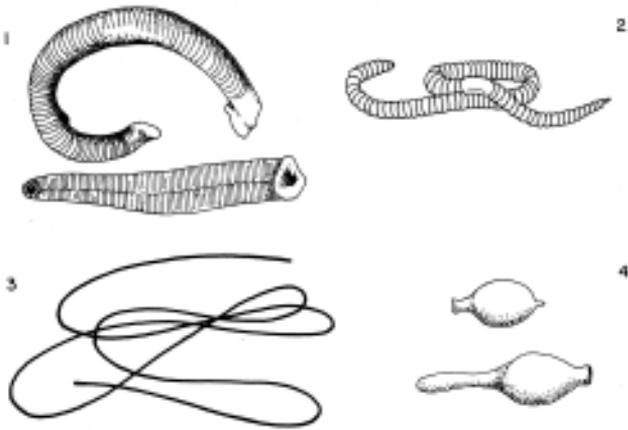


Figura 17. Nemátodos, oligoquetos e hirudíneos. 1 = *Hirudinea*, *Herpobdellidae*. 2 = *Oligochaeta*, forma troglóxena de *Lumbricidae* (*Allolobophora complanata*). 3 = *Nematoda*, *Gordiidae*. 4 = Huevos de oligoquetos lumbrícidos (géneros *Allolobophora* y *Lumbricus*).

con representantes acuáticos y micrófagos de tamaños microscópicos. MARGALEF (1952) reporta la presencia del rotífero *Rotaria neptunia* (Ehrenb.), del orden *Bdelloidea*, en una muestra de agua obtenida en la Cueva de Gesaltza a 100 m de profundidad y a 400 m de distancia de la entrada. Su presencia junto a larvas de tricópteros y anfípodos *Echinogammarus berilloni* es explicada por arrastre de las aguas que penetran periódicamente en la cavidad.

En todos estos casos puede decirse que se trata de formas epígeas, pero aunque su presencia en las cuevas es accidental, ocurre innumerables veces. De modo que estos organismos (particularmente los nemátodos, que pueden ser muy abundantes) juegan un papel, insuficientemente evaluado, en las relaciones tróficas del ecosistema hipógeo.

Phylum ANNELIDA. Clase OLIGOCHAETA.

Los oligoquetos pueden ser separados sistemáticamente en dos órdenes: los *Terricolae* o formas terrestres y los *Limicolae* o formas acuáticas. Esta separación simple de tipo ecológico es ambigua para los cavernícolas, ya que muchos *Terricolae* son más o menos anfíbios. Los oligoquetos de cuevas guipuzcoanas han sido poco estudiados; puede decirse que la rareza de hallazgos de formas troglóbias es principalmente debida a que no han sido meticulosamente buscados en los biotopos que frecuentan. Nuestro conocimiento sobre este grupo se debe básicamente al trabajo de POP (1968), quien identificó los ejemplares de la colección "Biospeologica", y de DELAY (1973), quien ha trabajado con algunas formas limícolas. A continuación una lista de las especies reportadas:

Orden TERRICOLAE. Familia LUMBRICIDAE.

- *Eiseniella tetraedra* (Savigny).
- *Eisenia lucens* (Waga).
- *Octolasion lacteum* (Orley).
- *Dendrobaena rubida* (Savigny).

Orden LIMICOLAE. Familia HAPLOTAXIDAE.

- *Haplotaxis navarrensis* Delay.

Los oligoquetos terrestres mencionados han sido encontrados en cuevas, pero sólo en algunos casos constituyen poblaciones perennes. Se trata en realidad de formas epígeas, de hábitos geófagos, localizadas en los sedimentos arcillosos ricos en materia orgánica y constantemente húmedos de las

zonas de entrada de las cuevas, que son el equivalente cavernícola de los horizontes profundos del suelo. En ocasiones también han sido encontrados oligoquetos en zonas profundas (p.ej. *Dendrobaena*) fertilizadas periódicamente por las crecidas de ríos subterráneos. La opinión más generalizada entre los biospeleólogos es que no existen formas cavernícolas estrictas entre los *Lumbricidae*, sino especies endógeas, llegadas accidentalmente, que pueden sobrevivir en el sedimento de las cuevas si encuentran alimento suficiente (Figura 17). JUBERTHIE & MESTROV (1965) han señalado que la depigmentación en este grupo no es exclusiva de las poblaciones hipógeas, ya que las formas de superficie pueden ser también parcial o totalmente depigmentadas. POP (1968) ha encontrado que algunos cavernícolas son de menor talla que los epígeos de la misma especie y con órganos genitales reducidos, lo cual ha propiciado la descripción injustificada de nuevos taxa. Tales peculiaridades morfológicas han sido interpretadas como debidas a la pobreza de recursos tróficos en los sedimentos de las cuevas. También ha sido indicado que en las poblaciones de las cuevas es frecuente encontrar un elevado porcentaje de ejemplares inmaduros, lo que sugiere que su desarrollo en este medio puede implicar un retardo en alcanzar la madurez sexual (BELLES, 1987).

Los oligoquetos limícolas revisten un gran interés, ya que algunos de ellos son verdaderos cavernícolas mientras que otros pueden ser considerados auténticos fósiles vivientes (DELAY, 1970; JUGET, 1959; 1979). Algunas especies limícolas troglomorfas encontradas en cuevas francesas han sido halladas también en los sedimentos de los fondos abisales de grandes lagos alpinos: *Dorydrilus michaelsoni* p.ej. es un "fósil viviente" del fondo del lago Léman, y fué encontrado posteriormente por JUGET (1959) en las gravas del no subterráneo de Corveissiat (Jura francés).

De la península ibérica sólo han sido descritas dos especies troglóbias del género *Haplotaxis* (DELAY, 1973). *H. cantabronensis*, de la Cueva de Cullalvera (Ramales, Santander); y *H. navarrensis*, de la Cueva de Aizkirri (Oñate, macizo de Aitzgorri) y Cueva de Akelar (Larraun, Sinclinal central de Aralar), y posteriormente encontrada también en la Cueva de Ojo Guareña (Norte de Burgos). Estos *Haplotaxis* cavernícolas podrían ser formas derivadas a partir de otras del medio hypothelminorheico. En las cuevas viven en gours y pequeñas charcas sobre suelo arcilloso. En períodos de estiaje construyen celdas en la arcilla del fondo, donde se refugian mientras duran las condiciones adversas de sequía. Es de destacar, biogeográficamente, un hecho que también se repetirá en otros grupos troglóbios (principalmente acuáticos): los *Haplotaxis* cavernícolas en la península están distribuidos exclusivamente en el País Vasco y vecinos relieves cantábricos.

En conclusión, los oligoquetos acuáticos cavernícolas representan un interesante campo de estudio en cuya investigación sólo han sido dados los primeros pasos. El territorio de Guipúzcoa resulta privilegiado, en este sentido, por ocupar una posición central en su área de distribución geográfica, y es de esperar futuros descubrimientos de interés.

Phylum ANNELIDA. Clase HIRUDINEA.

Con una excepción, que será comentada, los hallazgos de hirudíneos en cuevas guipuzcoanas han sido raros y generalmente corresponden a formas epígeas comunes de agua dulce. Las especies encontradas son las siguientes:

Orden RHYNCOBDELLIDA. Familia RHYNCOBDELLIDAE.

- *Glossiphonia complanata* (L.).

Orden GNATHOBDELLIDA.

Familia GNATHOBDELLIDAE.

- *Haemopsis sanguisuga* (L.).

Familia HERPOBDELLIDAE.

Herpobdellæp.

Glossiphonia complanata es una sanguijuela sin mandíbulas (con probóscide) común en las aguas superficiales, donde se alimenta de distintos invertebrados y de anfibios. Ha sido reportada de algunas cuevas de Aitzgorri, pero su presencia es accidental, producto del arrastre de las aguas de regatas epígeas hacia sumideros.

Entre las sanguijuelas con mandíbulas (*Gnathobdellida*), *Haemopsis sanguisuga* ha sido encontrada en Aitzgorri y Aralar. Su presencia en cuevas, como en el caso anterior, es accidental, ya que se trata de una forma epígea muy común en las aguas superficiales; esta especie es llamada vulgarmente sanguijuela borriquera.

Los Herpobdellidos (Figura 17) en cambio son formas acuáticas predatoras que se alimentan de moluscos y crustáceos. En los karsts centroeuropeos han sido señaladas algunas especies que pueden ser calificadas de troglófilas: sus poblaciones llevan una vida anfibia, se reproducen en las cuevas, y se alimentan de *Niphargus* (TURQUIN, 1978). Ejemplares de *Herpobdella* sp. han sido encontrados en cavidades y manantiales de Ernio y Aralar guipuzcoano. Algunos ejemplares son depigmentados pero, por tratarse de juveniles, su determinación es incierta. Probablemente corresponden a la especie *Herpobdella octoculata*, considerada por algunos autores una forma troglófila. GALAN & VILLOTA (1970) reportan gnatobdelos *Herpobdellidae* del sistema Sabesaia - Leize aundia II (Ernio), e igualmente existen hallazgos aislados de otras cavidades. Aunque se trata de ejemplares encontrados a considerable profundidad en el interior de las cavidades, los datos biológicos son escasos.

Phylum MOLLUSCA. Clase GASTROPODA.

Los gasterópodos cavernícolas constituyen un amplio grupo muy bien representado en las cavidades guipuzcoanas, tanto en número de especies como de ejemplares (Figura 18). Conviene precisar, no obstante, que en las cavernas pueden encontrarse tanto ejemplares vivos como el exoesqueleto calcáreo de ejemplares muertos. En muchas cavernas son frecuentes depósitos de miles de conchas de gasterópodos terrestres, algunos de los cuales constituyen conjuntos subfósiles.

Los caracoles son particularmente abundantes en las regiones kársticas, sobre todo en las húmedas y forestadas. Algunos viven en el suelo, en la hojarasca del bosque o sobre ella; otros se refugian en las innumerables grietas y oquedades que presenta la caliza; otros viven encima del suelo, sobre la vegetación arbórea y en los muros de roca; y están también los que frecuentan las zonas más húmedas en el fondo de dolinas y bocas de simas y cuevas. Al morir, esta fauna epígea de moluscos se acumula sobre el suelo y, por gravedad o por acción de las precipitaciones, es arrastrada progresivamente hacia el interior de las cavidades. La caída de restos vegetales en simas y sumideros también aporta ejemplares. Estos conjuntos de animales muertos pueden ser incluidos entre los sedimentos alóctonos de las cuevas o bien quedar expuestos en la superficie de las galerías. En todo caso no constituyen formas cavernícolas, sino formas de superficie cuyos restos han ido a parar al interior de las cavidades o a sus sedimentos. Pero junto a ellos pueden deposi-

tarse las conchas de caracoles troglógenos, muy frecuentes en las bocas y zonas de entrada de las cuevas, y otros auténticamente cavernícolas.

En todo caso, estos conjuntos son conservados en diverso grado (según las condiciones de deposición): normalmente la delgada película proteinácea que cubre la concha -el periostracum- es destruido al cabo de un año de la muerte del caracol, a menos que las conchas sean rápidamente preservadas en condiciones anaeróbicas. En la mayoría de las conchas el carbonato cálcico está presente bajo la forma de aragonito y puede sufrir diversas alteraciones; pero las conchas internas de Ariónidos y Limácidos son de calcita, mucho más estable, y sufren pocos cambios en su composición química o cristalina. Las especies de concha delgada, como *Oxychilus*, son más fácilmente destruidas que las de conchas robustas, como p.ej. *Cepaea*. Algunos ápices, particularmente los de *Pomatias elegans* y *Clausilia*, pueden ser ensanchados por acreción de carbonato cálcico. Los ejemplares de *Cochlicopa* pueden presentar gránulos calcáreos no presentes en los ejemplares vivos. Las conchas de *Hygromia*, muy delicadas, son fácilmente destruidas y pueden desintegrarse completamente. En las gravas de los ríos subterráneos, las conchas generalmente son bien preservadas, pero pueden sufrir erosión mecánica, que las desgasta y redondea. La diversidad de situaciones es grande. En conjunto, los depósitos de restos subfósiles de caracoles en cuevas y sedimentos tienen un gran interés por ser importantes indicadores de cambios paleo-climáticos y condiciones paleo-ambientales. En sitios arqueológicos pueden ser utilizados para la reconstrucción del paleo-ambiente local, tal vez en forma más precisa de lo que puede ser inferido por los análisis polínicos, o complementando a los mismos (EVANS, 1972).

No obstante nuestro interés central reside en los gasterópodos que viven en las cuevas. Para su ordenación sistemática hemos seguido las revisiones recientes de BERNASCONI (1967; 1986), FRETTER & PEAKE (1978), KERNEY & CAMERON (1979), y PFLEGER (1984). El material colectado en cuevas guipuzcoanas ha sido determinado en su mayor parte por el zoólogo Manuel VILELLA, del Museo de Zoología de Barcelona. A continuación una lista de las especies reportadas:

Subclase PROSOBRANCHIA.

Orden MESOGASTROPODA.

Familia CYCLOPHORIDAE.

- *Cochlostoma* sp.

- *Cochlostoma hidalgovi* (Crosse).

- *Cochlostoma azpeitianum* Zar.

Familia POMATIIDAE.

- *Pomatias* (*Cyclostoma*) *elegans* (Müller).

Familia HYDROBIIDAE.

- *Bythinella brevis* Draparnaud.

Subclase PULMONATA.

Orden BASSOMMATOPHORA.

Familia ELLOBIIDAE.

- *Carychium tridentatum* Risso.

- *Zospeum bellesi* Gittenberger.

- *Zospeum suarezi* Gittenberger.

Familia LYMNAEIDAE.

- *Lymnaea limosa intermedia* (Férussac).

- *Lymnaea truncatula* (Müller).

Familia ANCYLIDAE.

- *Ancylus fluviatilis* Müller.

Orden STYLOMMATOPHORA.

Familia Cochlicopidae.

- *Cochlicopa lubrica* (Müller).

- *Azeca goodali* (Férussac).

Familia CHONDRINIDAE.

- *Chondrina kobelti* (Hidalgo).

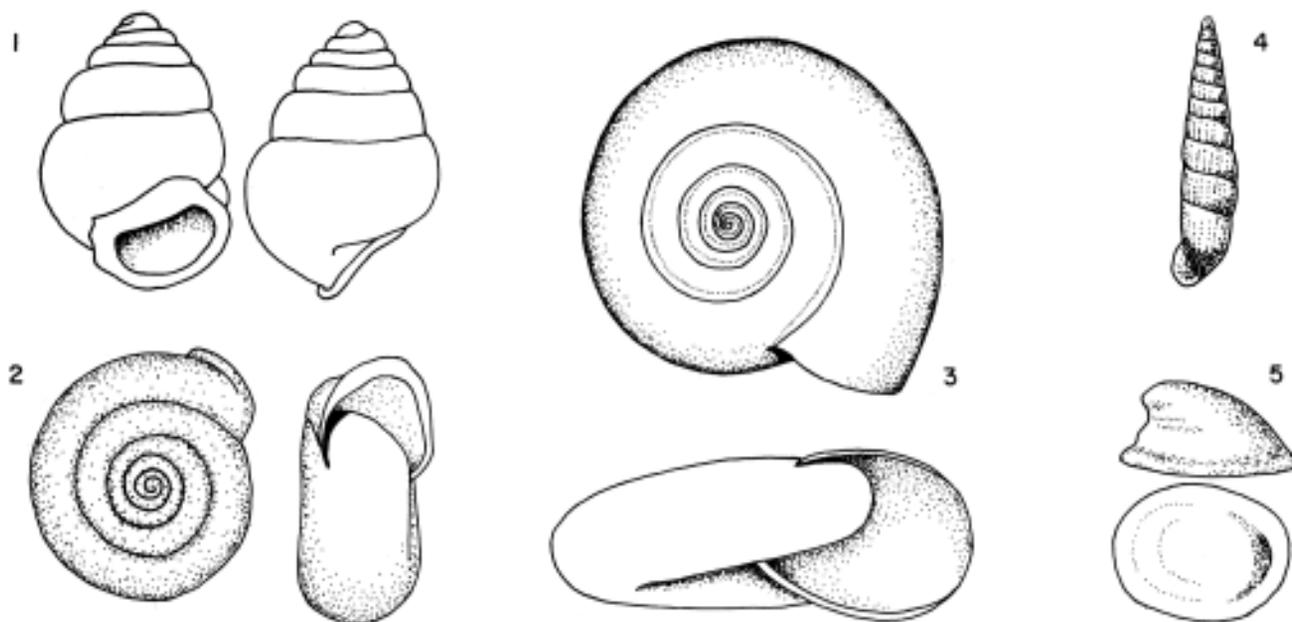


Figura 18. Moluscos gasterópodos. 1= *Zospeum bellesi*. 2= *Helicodonta obvolvata*. 3= *Oxychilus* sp. 4= *Clausilia* sp. 5= *Ancyclus fluviatilis*.

Familia ENIDAE.

- Ena sp.
- Ena oscura (Müller).

Familia ELONIDAE.

- Elona quimperiana (Férussac).

Familia ENDODONTIDAE.

- Discus rotundatus (Müller).

Familia ARIONIDAE.

- Arion sp.

Familia ZONITIDAE.

- Oxychilus sp.
- Oxychilus lucidus (Draparnaud).
- Oxychilus arcasianus (Servain).
- Oxychilus cellarius (Müller).
- Oxychilus draparnaudi (Beck).
- Oxychilus helveticus cantabricus (Westerlund).
- Retinella sp.
- Retinella incerta (Draparnaud).
- Retinella nitens (Gmelin).

Familia EUCONULIDAE.

- Euconulus fulvus Müller.

Familia LIMACIDAE.

- Limax sp.

Familia AGRIOLIMACIDAE.

- Deroceras (Agirolimax) agreste (Linneo).

Familia CLAUSILIIDAE.

- Clausilia sp.
- Clausilia bidentata pyrenaica (Charpentier).
- Clausilia (Iphigena) rolphi (Leach).
- Laminifera (Neniatlanta) pauli Mabille.

Familia FERUSSACIDAE.

- Ind. psb. Ceciliooides acicula (Müller).

Familia HYGROMIIDAE.

- Helicella pampelonensis (Schmidt).
- Helicella itala (Linneo).
- Hygromia sp.
- Hygromia limbata (Draparnaud).
- Hygromia oteca (Bgt).

Familia HELICODONTIDAE.

- Helicodonta obvolvata (Müller).

Familia HELICIDAE.

- Cepaea nemoralis (Linneo).
- Helix (Trissexodon) constricta (Bouvée).

Las especies acuáticas de la lista anterior comprenden a los géneros *Lymnaea* y *Ancyclus* de los Pulmonados Basommatóforos y al hidróbido *Bythinella* de los

Prosobranquios. Las restantes son formas terrestres.

Las especies acuáticas de los géneros *Lymnaea* y *Ancyclus* son formas formas epígeas y su presencia en cavidades es accidental. La familia *Hydrobiidae*, en cambio, posee representantes troglóbios e intersticiales en otras regiones de Europa. La especie *Bythinella brevis*, encontrada en cuevas de Guipúzcoa, puede ser considerada una forma troglófila.

De los Prosobranquios, *Pomatias elegans* es una especie calcófila epígea, amante de los habitats húmedos. Su intolerancia a las bajas temperaturas hace que busque refugio en el suelo o en las zonas de entrada de las cavernas. Los pequeños *Cochlostoma* tienen similares preferencias y son hallados frecuentemente en cuevas, por lo que pueden considerarse troglótenos regulares o subtroglófilos. *C. azpeitianum* ha sido encontrado en cavidades de Ernio, mientras que *C. hidalgoi* es común en numerosas cavidades de Aralar y Pagoeta.

Los Pulmonados Basommatóforos incluyen a la familia *Ellobiidae*, con representantes cavernícolas de gran interés. *Carychium tridentatum* es una especie higrófila, de muy pequeño tamaño (2 mm), que puede encontrarse en superficie entre la hojarasca o entre hierbas; la elevada humedad relativa es un importante factor en su ecología, ya que es una especie particularmente sensible a la desecación. Ha sido encontrada en cavidades del monte Pagoeta, donde es un troglóxe-no regular.

El género *Zospeum*, de la misma familia, es estrictamente cavernícola: sus especies son formas troglóbias, depigmentadas y anoftalmas, de muy pequeña talla (1 a 2 mm), y viven exclusivamente en el interior de las cavernas. *Zospeum bellesi* y *Zospeum suarezi* han sido descritas recientemente por GITTENBERGER (1980), la primera de ellas de una cavidad de los Pirineos de Huesca y del País Vasco, y la segunda de Guipúzcoa y Santander. En la península ibérica existen otras dos especies de *Zospeum*: *Z. biscaiense* (de una cueva vizcaína) y *Z. schaufussi* (de cavidades en Santander y Asturias). En conjunto, la distribución europea de los *Zospeum* troglóbios comprende: el karst yogooslavo de Carniola, algunos macizos próximos del norte de Italia, y las cuatro especies citadas de la región vasco-cantábrica.

Entre los Pulmonados Stylommatóforos las familias de mayor interés son *Zonitidae* y *Ferussacidae*. Familias enteras como *Arionidae*, *Limacidae*, *Agirolimacidae* y *Helicidae*,

albergan formas epígeas, cuya presencia en cuevas es accidental. Otras familias, como *Cochlicopidae*, *Chondrinidae*, *Enidae*, *Elonidae*, *Endodontidae*, *Eoconulidae*, *Clausiliidae*, *Hygromiidae* y *Helicodontidae*, albergan formas troglógenas frecuentes en las zonas de entrada de las cuevas; muchas de las especies citadas presentes en cuevas se encuentran también en habitats húmedos y oscuros, como entre la hojarasca (*Cochlicopa*, *Azeca*, *Retinella*), bajo piedras (*Laminifera*, *Trissexodon*, *Discus*), bajo troncos caídos (*Clausilia bidentata* y otros clausílicos), paredes rocosas (*Chondrina*), etc.

La familia *Ferussacidae* contiene la especie *Cecilioides acicula*, que es anoftalma y depigmentada, y está ampliamente distribuida en Europa occidental. Esta especie vive en las grietas del suelo y aprovecha las fisuras para desplazarse, por lo que con frecuencia se la encuentra en cavidades en las regiones calcáreas; no obstante, es más propiamente una forma endógena y no un verdadero cavernícola (WACHTLER, 1929). En Guipúzcoa ha sido encontrada en algunas cavidades.

La familia *Zonitidae* contiene la mayoría de las formas cavernícolas de moluscos, tanto en número de especies como de individuos (BOETTGER, 1935; 1939). Algunos son troglófilos y otros verdaderos cavernícolas. Los *Zonitidae* han sido estudiados particularmente por RIEDEL (1957; 1959), a quien debemos la mayor parte de los datos sobre su biología. El género principal es *Oxychilus*, que en Guipúzcoa comprende 6 especies troglófilas o subtroglófilas. En la península ibérica se conocen de cuevas otras 8 especies, principalmente de Cataluña, Baleares y Levante. Casi todas sus especies son polífagas y se alimentan de restos vegetales y animales muy diversos. TERCAFS (1960, 1961) ha señalado las preferencias carnívoras de los *Oxychilus* cavernícolas, habiendo observado ejemplares de *O.cellarius* alimentándose de lepidópteros vivos de la asociación parietal. En relación con su alimentación, los ejemplares cavernícolas presentan adaptaciones especiales, como niveles de quitinasa más altos que los de formas epígeas relacionadas. Las especies guipuzcoanas de *Oxychilus* están ampliamente repartidas en numerosas cavidades del territorio.

Otro género afín y de costumbres parecidas a *Oxychilus*, es *Retinella*, el cual posee varias especies subtroglófilas o troglófilas, como *R.incerta*, *R.nitens*, y otras que permanecen sin identificar. Algunas de ellas poseen conchas delgadas y depigmentadas o transparentes.

A pesar de esta riqueza en especies que presentan los gasterópodos cavernícolas, nuestro conocimiento sobre su biología resulta fragmentario. La separación entre formas epígeas accidentales y troglógenas regulares es difícil de establecer; en otros casos no conocemos su ciclo vital y si se reproducen o no en el interior de las cuevas. Diversos Enidos, Cochlicópodos, Endodóntidos, Clausílicos o Hygrómidos, que son muy frecuentes en las cuevas en zonas próximas a las bocas, probablemente pueden reproducirse en el interior de las cavidades y de este modo serían formas troglófilas. Particularmente en Guipúzcoa es muy frecuente el caso de simas y cuevas descendentes, con bocas relativamente amplias abiertas en karst forestado, donde el ingreso de restos vegetales es considerable; estas zonas transicionales podrían sostener a muchas especies lucífugas e higrófilas capaces de aprovechar este suministro continuado de alimento. Gasterópodos terrestres son hallados con frecuencia viviendo en estas cavidades propicias, y en ellas constituyen una comunidad muy particular. No obstante, los gasterópodos son raros en las zonas profundas de las cuevas, y en este sentido muy pocas especies pueden ser consideradas como auténticos cavernícolas.

El régimen alimenticio de los gasterópodos es tan variable como distintas son sus condiciones de vida. La mayoría de

las formas epígeas señaladas son herbívoros que roen activamente las hojas y otros órganos vegetales. Para ello están provistos de un órgano singular, la rádula, que se encuentra en la parte anterior de su aparato digestivo. La rádula está constituida por innumerables dientecitos microscópicos que actúan como los de una lima, dispuestos en filas o series paralelas, perpendiculares a la longitud del órgano, el cual tiene forma de banda alargada. En muchas especies la acción de la rádula se ve complementada por mandíbulas calcáreas o córneas, pares o impares, que en general son muy pequeñas o están ausentes en las formas herbívoras y son más potentes en las carnívoras. A lo largo del tubo digestivo existen diversas dilataciones, incluyendo un estómago, en el que vierte sus productos una glándula digestiva grande, de función compleja, llamada hepatopáncreas. En Ariónidos y Limácidos, además de vegetales vivos, su alimentación incluye también hongos y restos en descomposición, y en ocasiones no dudan en atacar a pequeños insectos y gusanos. Las formas troglógenas tienden a transformarse en detritófagas y saprófagas, alimentándose de restos vegetales o animales de la más diversa índole. En los troglófilos, como es ejemplificado por el género *Oxychilus*, estas tendencias se acentúan e incluyen preferencias carnívoras, las cuales van acompañadas por cambios a nivel enzimático en el funcionamiento de su estómago y hepatopáncreas. De este modo existe una transición entre la superficie y la parte interior de las cavidades, con una exclusión progresiva de las formas fitófagas estrictas, y un predominio hacia el interior del medio hipógeo de formas detritívoras, omnívoras y carnívoras. La mayoría de los gasterópodos es excluida de este modo de las zonas profundas y, en cambio, las bocas y zonas de transición, con abundantes restos vegetales y animales, sostienen a la mayoría de los caracoles hipógeos.

Otro detalle curioso es que la mayoría de estos caracoles son hermafroditas protándricos; es decir, aunque poseen los dos sexos, las glándulas sexuales no maduran simultáneamente, por lo que nunca o casi nunca son al mismo tiempo machos y hembras, sino sucesivamente de uno u otro sexo, en momentos diferentes de su vida. En general, primero actúan como machos, y más tarde, en una fase más avanzada de su vida, como hembras. Normalmente ponen 30 a 100 huevos, agrupados en ootecas o masas gelatinosas de diverso tipo, y el desarrollo es directo. Las formas más adaptadas a la vida hipógea suelen poner menos huevos; p.ej. *Cecilioides acicula* pone en promedio 10 huevos, de uno en uno, y separados por grandes intervalos de tiempo (WACHTLER, 1929).

Phylum ARTHROPODA.

El grupo de los artrópodos es el phylum más numeroso y más ampliamente distribuido a través del planeta, poblando sus representantes todo tipo de regiones, tanto sobre los continentes como en el seno de las aguas oceánicas. Probablemente forman parte del mismo más de dos millones de especies. Por ello no es de extrañar que la gran mayoría de los animales subterráneos sean artrópodos.

Se caracterizan los artrópodos porque su cuerpo está metamerizado o segmentado. Los segmentos o metámeros sucesivos tienen aspecto diferente en las distintas partes del cuerpo, por lo cual se distinguen en él varias regiones, algunas de ellas constituidas por la fusión o unión de varios metámeros. Los segmentos sucesivos están articulados y unidos entre sí por membranas articulares. Cada uno de ellos está provisto, de modo típico, por un par de apéndices, integrados a su vez por varias piezas articuladas o artejos. A este hecho se debe

el nombre de los artrópodos, que designa a los animales con patas articuladas. En muchos metámeros los apéndices pueden reducirse o desaparecer, como ocurre en el abdomen u opistosoma de los insectos y arácnidos.

El cuerpo de los artrópodos está recubierto de una capa de quitina que constituye un exoesqueleto, a veces de gran espesor y resistencia, como sucede en muchos crustáceos de caparazón duro formado por la incrustación de sales de calcio. Como consecuencia de ello, el crecimiento de los artrópodos es discontinuo y a lo largo de su vida sufren varias mudas. Con frecuencia en estos animales el desarrollo no es directo, sino que nacen en un estado de larva, que sufre una serie de metamorfosis, a veces muy complejas, antes de alcanzar el estado adulto. Es muy frecuente que las fases larvarias lleven un modo de vida completamente diferente al de los adultos.

Los artrópodos pueden ser divididos en tres grandes grupos: *Chelicerata*, *Crustacea* y *Tracheata*, cuyo origen evolutivo es probablemente independiente, resultando sus semejanzas debidas a convergencia. Cabe destacar que los artrópodos son de los más antiguos invertebrados conocidos. Los fósiles de los mismos se remontan al período Cámbrico (el más antiguo de la era Paleozoica) y ya para entonces estaban ampliamente diversificados, por lo que se supone que el origen del grupo es Precámbrico. Los primeros escorpiones (*Palaeophonus*, *Proscorpius*) datan del Silúrico y representan el origen de los primeros artrópodos de respiración aérea. Los insectos, perfectamente caracterizados y diversificados ya en varios grupos, se remontan al Devónico.

El subphylum Quelicerados se divide en dos grupos o clases: los acuáticos *Merostomata* y los terrestres *Arachnida*. Un pequeño grupo de afinidades inciertas es incluido entre los quelicerados: los *Pycnogonoidea*. Los merostomados y pycnogonoideos son exclusivamente marinos y no poseen representantes cavernícolas, por lo cual nuestro estudio se limitará a los arácnidos.

Los crustáceos antiguamente eran agrupados junto a los insectos, pero hoy los zoólogos separan completamente a los crustáceos de los traqueados. Los crustáceos difieren de los traqueados por su modo de vida (en su origen, acuático en los crustáceos y terrestre en los traqueados), por sus dos pares de antenas (un par en los traqueados), y por sus apéndices birrámeos (siempre unirrámeos en los traqueados).

Los traqueados probablemente derivan de un tipo aneloido adaptado progresivamente a la vida terrestre. Suelen ser divididos en 6 grupos con rango de clase: *Monognatha* (clase *Onychophora*); *Dignatha* (clases *Diplopoda* y *Pauropoda*); *Trignatha* (clases *Chilopoda*, *Symphyla*, y *Hexapoda* o *Insecta*).

El pequeño grupo de los *Onychophora* representa un tipo de transición. Sus especies evitan la luz y son nocturnas y extremadamente hígrófilas, pero no poseen representantes cavernícolas en Europa.

Los *Diplopoda*, *Pauropoda*, *Chilopoda* y *Symphyla*, han sido unidos frecuentemente (pero artificialmente) en el heterogéneo grupo *Myriapoda*, hoy desechado por los zoólogos. Los paurópodos y sínfilos raramente son hallados en cuevas y no poseen representantes cavernícolas en Europa. Los sínfilos son endógeos, siempre depigmentados y anoftálmicos, y algunas veces han sido hallados en las entradas de las cuevas; pero sus hábitos fitófagos estrictos les impiden colonizar el interior de las cavidades. En nuestro trabajo sólo consideraremos las clases *Diplopoda*, *Chilopoda*, y *Hexapoda* (= *Insecta*), todas ellas con representantes cavernícolas en Guipúzcoa.

Clase ARACHNIDA.

La clase de los arácnidos contiene 5 órdenes fósiles y 10 órdenes vivientes. De estos últimos, con la excepción de los *Solifuga* (los cuales habitan en las regiones cálidas y áridas del planeta), todos los demás poseen representantes cavernícolas. Los Ricinúlidos, Uropygios y Amblypigios habitan en las regiones tropicales. Los Escorpiones y Palpígrados poseen algunos representantes en cuevas en las regiones mediterráneas de Europa, pero se trata de endógeos o lapidícolas más que de verdaderos cavernícolas. No obstante los Palpígrados europeos son de gran interés ya que representan los relictos de una antigua fauna cálida, paleomediterránea, que habitó en esa región en períodos pre-miocénicos (HANSEN, 1926; CONDE, 1984). Los restantes órdenes (*Pseudoscorpionida*, *Opiliones*, *Araneida* y *Acarina* o *Acari*) están representados en la fauna hipógea de Guipúzcoa.

La organización general de los arácnidos comprende un cuerpo formado por segmentos agrupados en dos regiones: un cefalotórax o prosoma, y un abdomen u opistosoma. El cefalotórax posee habitualmente dos pares de extremidades bucales y cuatro pares de extremidades o patas locomotoras. No poseen antenas, ni ojos compuestos, ni alas. El primer par de apéndices -quelíceros- hace las veces de mandíbulas. El segundo par -pedipalpos o palpos maxilares- termina generalmente en una o dos pequeñas garras, en forma de pinza alargada (pseudoescorpiones), o en forma de pequeñas patas con uñas terminales (opiliones, araneidos); sus coxas generalmente sirven para la trituración de los alimentos; en los ácaros, los quelíceros y pedipalpos son transformados en un aparato chupador o succionador más o menos complejo. El desarrollo es directo.

Orden PSEUDOSCORPIONIDA.

Los pseudoescorpiones son un grupo muy bien representado en la fauna hipógea de Guipúzcoa y revisten un gran interés: todas las formas cavernícolas de Guipúzcoa son estrictamente troglobias y la mayoría de ellas constituyen endemismos.

Los pseudoescorpiones son arácnidos de pequeño tamaño que por su aspecto recuerdan a pequeños escorpiones sin cola. Su abdomen, de terminación redondeada, está dividido en 11 segmentos. Los quelíceros y también los pedipalpos, terminan en pinzas. Sus patas locomotoras terminan en dos garfios y en un cono que juega el papel de ventosa de adhesión, lo que les permite trepar por cualquier superficie, por más lisa que ésta sea. Su tamaño, de 1 ó 2 mm, llega a alcanzar los 5 mm en los troglobios, que son los gigantes del grupo.

Las especies estrictamente cavernícolas muestran además los caracteres típicos de depigmentación, reducción y desaparición de los ojos, y alargamiento de los apéndices, particularmente los pedipalpos, que llegan a ser mucho más largos que la longitud del cuerpo. Los tarsos de los pedipalpos forman una potente pinza prensora. Los pseudoescorpiones son activos depredadores, de movimientos ágiles pero pausados, y dan caza a muchos otros artrópodos, particularmente insectos y ácaros. No poseen glándulas venenosas, pero llegan a capturar animales mucho mayores que ellos. En la parte anterior del cefalotórax poseen glándulas sericígenas; sus canales eferentes terminan en los quelíceros y actúan como las hileras de las arañas: el tejido fabricado por estas glándulas les sirve para protegerse durante las mudas y para construir una bolsa incubadora, adosada al orificio genital materno, donde se desarrollan los embriones. El apareamiento de los pseudoescorpiones se realiza de modo parecido al

de los escorpiones: el macho se sitúa frente a la hembra, sujetándola de los pedipalpos con los suyos, e inician una especie de danza durante la cual el macho deja caer un espermátforo al suelo. Este queda fijo por su parte basal. En el lado opuesto hay una prolongación sobre la cual el macho empuja repetidas veces a la hembra, con movimientos de avance y retroceso, hasta que penetra en la vulva de la misma. Entonces se rompe, quedando en el suelo la base o asta, mientras que la cápsula espermátforica pasa al interior de la vulva de la hembra. La respiración se efectúa por traqueas tubulares. Los ejemplares cavernícolas suelen encontrarse en la zona profunda de las cuevas, en sectores húmedos: paredes rocosas con películas de agua, coladas y recubrimientos estalagmíticos, biotopos arcillosos. Los ejemplares que deambulan sobre las paredes de las galerías normalmente se encuentran explorando en busca de presas.

Los pseudoescorpiones se subdividen en tres subórdenes: *Chthoniinea*, *Neobisiinea* y *Cheliferina*. Los *Cheliferina*, de hábitos cortícolas y foleófilos, habitan medios relativamente secos (bajo las cortezas de los árboles, nidos y madrigueras de vertebrados), y no están representados en las cuevas guipuzcoanas. Los otros dos subórdenes, con preferencias por lugares húmedos y oscuros, están representados, respectivamente, por las familias *Chthoniidae* y *Neobisiidae*.

La primera referencia sobre pseudoescorpiones cavernícolas del País Vasco es debida a NONIDEX (1917) quien describe una nueva especie cavernícola. BOLIVAR (1924) describe otras dos especies nuevas de cuevas guipuzcoanas. Posteriormente NONIDEX (1925) hace una contribución más extensa, con seis nuevas especies del País Vasco y una séptima de Oviedo. BEIER (1939) actualiza las descripciones de estos autores y describe otras tres especies. BEIER (1963), MAHNERT (1978), y ESTANY (en: ESPAÑOL et al., 1980) aportan algunos datos adicionales. Actualmente se conocen 13 especies cavernícolas troglobias del País Vasco, correspondientes a dos géneros, 9 de las cuales están representadas en Guipúzcoa:

Familia CHTHONIIDAE.

- *Chthonius* (*Ephippiochthonius*) *distinguendus* Beier.

Familia NEOBISIIDAE.

- *Neobisium* (*Blothrus*) *robustum* Nonidez.
- *Neobisium* (*Blothrus*) *breuili* Bolívar.
- *Neobisium* (*Blothrus*) *nonidezi* Bolívar.
- *Neobisium* (*Blothrus*) *tenuipalpe* Nonidez.
- *Neobisium* (*Blothrus*) *vasconicum* Nonidez.
- *Neobisium* (*Blothrus*) *hypogeus* Nonidez.
- *Neobisium* (*Blothrus*) *cantabricus* Nonidez.
- *Neobisium* (*Blothrus*) *navaricum* Nonidez.

La familia *Chthoniidae* comprende especies epígeas húmicas y otras que son troglobias, pero relativamente poco modificadas, por lo cual se les supone cavernícolas de origen reciente (BEIER, 1940). Las formas troglobias de *Chthonius* pertenecen al subgénero *Ephippiochthonius*, el cual posee en la península ibérica ocho especies de la región mediterránea, dos de Asturias y una del País Vasco, precisamente de Guipúzcoa. *Chthonius distinguendus* es una especie endémica, de 1,6 mm de talla, sólo conocida de la Cueva de Mendikute (Albiztur, macizo de Ernio).

La familia *Neobisiidae* posee formas troglobias más especializadas para la vida hipógea y altamente modificadas. Ellas se agrupan en el subgénero *Blothrus* del género *Neobisium* (Figura 19). De las 12 especies de *Blothrus* del País Vasco, 10 son endemismos exclusivos del país y sólo 2 han sido halladas en otras cuevas fuera del mismo, una de ellas en Cantabria y la otra en Lleida. Adicionalmente sólo hay tres especies ibero-baleares del subgénero. En la región de Cataluña, Levante y Mallorca las formas troglobias de

pseudoescorpiones están en cambio representadas por los géneros *Roncus* (*Parablothrus*), *Acanthocreagris*, y *Troglobisium* (este último de la familia *Syarinidae*); *Troglobisium* es un relicto laurásico y probablemente el más modificado de los pseudoescorpiones ibéricos (BELLES, 1987).

De las 8 especies de *Neobisium* (*Blothrus*) reportadas para Guipúzcoa, *N.robustum* es endémica del macizo de Aitzgorri. *N.breuili* y *N.nonidezi* son endémicas de Aralar. *N.tenuipalpe* sólo es conocida de Galarrako koba (macizo de Udalaiz). *N.vasconicum* es conocida exclusivamente de cavidades de Ernio y Aralar. *N.hypogeus* y *N.cantabricus* son endémicas de Ernio. Por último, *N.navaricum* es conocida del macizo de Otxabio y ha sido encontrada posteriormente en una cueva de Lleida. El tamaño de estas especies troglobias oscila entre 2,2 y 5 mm.

Las especies *N.hypogeus* y *N.cantabricus*, descritas por NONIDEX (1925), han sido consideradas por otros autores como subespecies o sinonimia de *N.vasconicum*. No obstante se localizan en cuevas que pertenecen a distintos afloramientos calcáreos o unidades hidrogeológicas de la periferia del macizo de Ernio, y a la vez son troglobias altamente modificadas. Por ello, aunque las diferencias morfológicas externas puedan parecer pequeñas a algunos autores, en nuestra opinión es obvio que constituyen poblaciones diferentes, sin posibilidad de intercambio genético entre ellas. En consecuencia, nos inclinamos a pensar que los caracteres diferenciales observados por NONIDEX sí poseen valor específico.

En conjunto destaca que el País Vasco es el centro geográfico del área de distribución de los *Neobisium* troglobias. Dentro del país el territorio guipuzcoano ostenta la mayor diversidad, con un elevado número de especies endémicas incluso de los diferentes macizos. En este sentido el territorio guipuzcoano parece haber sido un centro de especiación, irradiación y fragmentación de los *Neobisium* cavernícolas, a partir de una especie-capa ancestral, datante probablemente del Terciario temprano.

Orden OPILIONES.

Los opiliones son arácnidos fáciles de reconocer por su cuerpo globoso, sin clara separación entre cefalotórax y abdomen, y por sus patas locomotoras, sumamente largas y delgadas. Cuando se ponen en movimiento no elevan su cuerpo sobre el suelo, sino que generalmente doblan las patas por su parte media, que se mantiene más elevada, mientras el cuerpo ocupa una posición más baja. Los quelíceros terminan en pinzas, con dedo móvil e inmóvil; los pedipalpos, en forma de patas, tienen distintas terminaciones que sirven para su clasificación. Las extremidades locomotoras terminan en un garfio o uña. Las coxas del primer par de patas poseen lóbulos maxilares. El abdomen, corto y ancho, generalmente está segmentado, pudiéndose contar a simple vista hasta 9 segmentos. Los segmentos anteriores suelen estar unidos directamente al cefalotórax. La mayoría de los machos tienen un pene retráctil, al cual corresponde en la hembra un ovopositor. En el acoplamiento, el pene del macho penetra en las vías genitales de la hembra, y en éstas quedan también encerrados los huevos. En los países o regiones de clima frío y nevoso la mayoría de las especies muere en otoño, invernando muy pocas de ellas. Los opiliones normalmente se guarecen durante el día en sitios oscuros y están activos durante la noche, cuando se alimentan tanto de detritos vegetales como de pequeños animales muertos. Su talla varía de 2 a 12 mm, mientras que sus patas pueden tener hasta 40-80 mm.

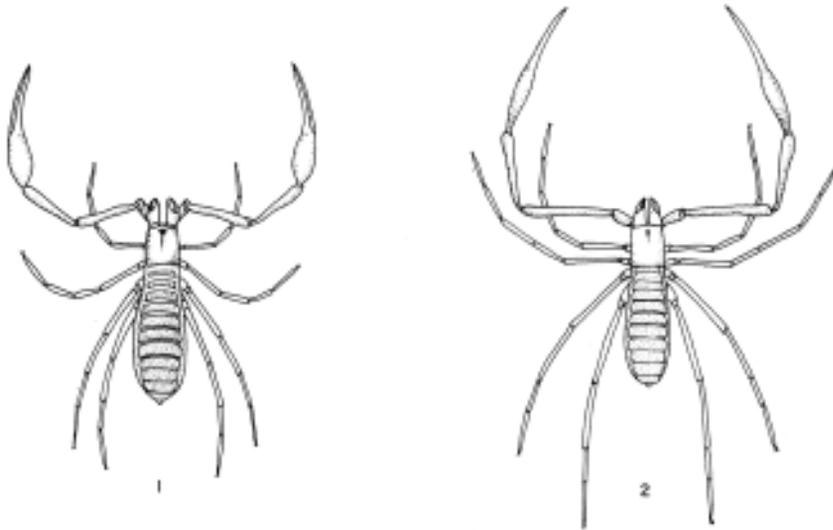


Figura 19. Pseudoescorpiones. 1 = *Neobisium (Blothrus) robustum*. 2 = *Neobisium (Blothrus) breuili*. (De: NONIDEZ, 1925).

Los opiliones se dividen en tres subórdenes: *Cyphophthalmes*, *Laniatores* y *Palpatores*. El suborden *Cyphophthalmes* es un grupo muy primitivo de diminutos opiliones (2-3 mm), de hábitos endógeos, y no están representados en la fauna hipógea de Guipúzcoa.

Los *Laniatores* se caracterizan por sus fuertes pedipalpos, generalmente terminados en una fuerte uña prensil. En las cuevas guipuzcoanas están representados por la familia *Travuniidae*. Los *Palpatores* poseen pedipalpos más delgados y no terminados en uñas; la fauna hipógea guipuzcoana está representada por seis familias.

El conocimiento sobre los opiliones cavernícolas comenzó en el siglo pasado, principalmente con los trabajos de SIMON (1872; 1879; 1881; 1911), quien describe las primeras especies del País Vasco. Trabajos posteriores son debidos a ROEWER (1935; 1950), RAMBLA (1946 en: ESPAÑOL et al., 1980), DRESKO (1952; 1967; 1969; 1970), KRAUS (1961), JUBERTHIE (1961), MARTENS (1969, 1970), y MUÑOZ CUEVAS (1979). Gran parte del material colectado por la S.C.Aranzadi ha sido determinado por la Dra. RAMBLA, del Museo de Zoología de Barcelona. A continuación, una lista de las especies presentes:

Suborden LANIATORES.

Familia TRAVUNIIDAE.

- *Peltonychia clavigera* Simon.
- *Peltonychia piochardi* Simon.
- *Peltonychia navarica* Simon.

Suborden PALPATORES.

Familia ISCHYROPSALIDAE.

- *Ischyropsalis nodifera* Simon.
- *Ischyropsalis dispar* Simon.
- *Ischyropsalis magdaleneae* Simon.
- *Ischyropsalis superba* Simon.
- *Ischyropsalis helwiggi* Panzer.
- *Ischyropsalis esagnoli* Dresko.

Familia SABACONIDAE.

- *Sabacon vizcayanus* Simon.

Familia NEMASTOMATIDAE.

- *Nemastoma bacilliferum* Simon.
- *Nemastoma bimaculatum* Fabricius.

Familia PHALANGIIDAE.

- *Megabunus diadema* Fabricius.

Familia GYANTIDAE.

- *Gyas titanus* Simon.

Familia LEIOBUNIDAE.

- *Leiobunum rotundum* Latreille.
- *Leiobunum lusitanicum* Roewer.
- *Leiobunum biserialatum* Roewer.

El suborden *Laniatores* contiene algunos de los opiliones cavemícolas más altamente modificados. El grupo está formado esencialmente por formas tropicales o subtropicales que habitan en las selvas húmedas. Las especies europeas tienen su origen en una antigua fauna cálida que poblaba el continente a comienzos del Terciario. Los *Laniatores* están representados en las cuevas guipuzcoanas por el género *Peltonychia* de la familia *Travuniidae*, el cual tiene otros representantes en cuevas europeas de las cordilleras balcánicas, suroeste de los Alpes y región vasco-cantábrica.

El género *Peltonychia* posee tres especies de pequeño tamaño (2 mm), relacionadas o próximas entre sí: *clavigera*, *piochardi* y *navarica*. Su color oscila desde

tonos amarillentos en *P.clavigera* hasta una depigmentación casi total en *P.navarica*.

P.clavigera (Figura 20) es una forma troglófila citada por primera vez de la Cueva de Bétharram (Pau, Francia) y hallada posteriormente en cuevas y enclaves húmedos en toda la región vasco-cantábrica. En Guipúzcoa es conocida de cavidades en los macizos de Aitzbitarte, Ernio, Gazume y Orobe. *P.piochardi* es una forma troglófila más depigmentada conocida de la Cueva de Sagain zelaya (macizo de Gazume) y encontrada también en localidades epígeas de la Sierra de la Demanda (Soria) y Logroño. *P.navarica* fué descrita de la Cueva de Palombière (Sara, Laburdi) y encontrada posteriormente en otras cuevas del País Vasco francés y del macizo de Orobe; por sus caracteres modificados y habitat exclusivamente hipógea es considerada una forma troglobia.

Entre los *Palpatores*, la familia *Ischyropsalidae* está muy bien representada con 6 especies troglófilas del género *Ischyropsalis*, el cual es fácil de reconocer por ser de talla grande y poseer quelíceros enormemente desarrollados, los cuales suelen ser muy robustos y más largos que el cuerpo (Figuras 21 y 22). Estos opiliones habitan en las zonas montañosas húmedas de Europa y son hallados con frecuencia en enclaves de bosque sombreados, con musgos, madera muerta, abrigos rocosos y cuevas. Por su pigmentación negra y su morfología, difieren poco de las formas epígeas muscícolas, y son considerados troglófilos. Las especies de este género presentan gran variabilidad y dimorfismo sexual, con fenómenos de neotenia que afectan la esclerotización de los terguitos abdominales, dificultando su identificación (RAMBLA; en: ESPAÑOL et al., 1980). Ello ha ocasionado un gran número de cambios de nombre, reagrupaciones y sinonimias.

Ischyropsalis nodifera está ampliamente distribuido en la región vasco-cantábrica y en Guipúzcoa ha sido encontrado en cavidades de los macizos de Aitzgorri, Aralar, Ernio y Gazume. Los ejemplares de la Cueva de Mendikute (Ernio) y Aparein (Aralar), identificados primeramente por RAMBLA (1946) como *Ischyropsalis adamii*, pertenecen a la especie *I.nodifera* (RAMBLA, 1980). Para MARTENS (1969), *Ischyropsalis lusitanica* es sinonimia de *I.nodifera*; algunos ejemplares de *I.lusitanica* han sido colectados en cavidades de Ernio.

Ischyropsalis dispar es conocido de diversas cuevas de Vizcaya, Alava y Sierra de Aralar (Kilixketa, Putxerri y sinclinal central). Es un endemismo del País Vasco y parece tra-

tarse de una especie exclusivamente cavernícola, aunque oculta y pigmentada.

Ischyropsalis magdalenae es otro endemismo del País Vasco, que toma el nombre de la Cueva de la Magdalena en Galdames, su localidad típica. Posteriormente ha sido encontrada en otras cuevas de Galdames y Carranza (Vizcaya) y en la Sierra de Aralar (Guipúzcoa y Navarra). Como la especie anterior, parece ser exclusivamente cavernícola, pero poco modificada.

Ischyropsalis superba es descrita por SIMON (1881) de San Juan de Luz (Laburdi) y ha sido encontrada posteriormente en la Cueva de Txorroite (Ernio).

Ischyropsalis helwiggi es una especie centroeuropea. En la península ibérica sólo es conocida del País Vasco, más concretamente de varias cavidades en la zona de Putxerri, Ormazarreta y Aparein, de la Sierra de Aralar (Guipúzcoa - Navarra). Para MARTENS (1969) las poblaciones del País Vasco constituyen una subespecie diferenciada: *I. helwiggi lucantei*.

Ischyropsalis espagnoli ha sido descrita por DRESCO (1970) de cavidades de la zona del Larraun, y encontrada posteriormente en otras cavidades de Aralar. Sería un endemismo del País Vasco y una forma exclusivamente cavernícola, pero igualmente poco modificada.

En conjunto, las especies de *Ischyropsalis* citadas pueden considerarse formas troglófilas, aunque algunas de ellas hasta ahora sólo han sido encontradas en cuevas. Cuatro de ellas son endemismos vascos, y cinco de las especies están presentes en la Sierra de Aralar, que llama poderosamente la atención por su notable diversidad de formas. El género, ampliamente distribuido en Europa, sólo se extiende en la península ibérica por la zona norte, vasco-cantábrica, aunque una especie (*I. luteipes*) alcanza los Pirineos orientales y el macizo de Montseny.

El género *Sabacon* antes era incluido en la familia *Ischyropsalidae*, pero por las particulares características de sus quelíceros y pedipalpos fué separado por DRESCO (1970) en una familia independiente: *Sabaconidae*. El género *Sabacon* tiene especies en Europa, América y Asia, y un representante fósil en el ámbar del Báltico (RAMBLA; en: ESPAÑOL et al., 1980). En la península ibérica son conocidas tres especies troglófilas: *S. paradoxum* (de los Pirineos), *S. picosantrum* (Picos de Europa), y *S. vizcayanus* (País Vasco). *S. vizcayanus* fué descrita de la Cueva de la Embajada (Orduña, Alava) y encontrada posteriormente en otras cuevas del País Vasco y del Pirineo oriental francés. En Guipúzcoa es conocida de la Cueva de Gurutze (Oyarzun) y de la Cueva de Arrikruz (Oñate). Es troglófila y en superficie requiere biotopos saturados de humedad.

La familia *Nemastomatidae* posee diversas especies troglófilas del género *Nemastoma*, distribuidas por el norte de la península ibérica y encontradas tanto en cuevas como en biotopos epigeos húmedos. De Guipúzcoa han sido reportadas dos especies (*N. bacilliferum* y *N. bimaculatum*) y existe una tercera del País Vasco (*N. sexmucronatum*), descrita de la Cueva de Altamira y encontrada en otras cuevas de Santander y Vizcaya.

Nemastoma bacilliferum posee una distribución amplia por el norte peninsular; en Guipúzcoa ha sido encontrada en la Cueva de San Valerio (Mondragón) y varias cavidades de Aralar. *N. bimaculatum* está ampliamente distribuida en la zona más occidental de Europa, Pirineos y parte de la zona cantábrica, de donde es conocida sólo de localidades epigeas, mientras que en Guipúzcoa se la cita por primera vez de localidades hipógeas: las cuevas de Kilixketa y Aparein, en Aralar.

Los siguientes géneros de opiliones (*Megabunus*, *Gyas* y *Leibunum*) son formas troglógenas comunes, de amplia dis-



Figura 20. Opiliones. *Peltonychia clavigera* (esquemático). (De: RAMBLA, 1980).

tribución, por lo que la misma no será comentada en detalle, excepto en lo relativo a Guipúzcoa.

Megabunus diadema, de la familia *Phalangiidae*, es una especie de pequeño tamaño caracterizada por su elevada prominencia ocular, con cinco largas espinas bordeando los ojos. Es una forma epigea que habita en la hojarasca de los bosques, por lo cual su presencia en cuevas debe ser accidental. Es conocida de las cuevas de Zelatun y Mendikute en el macizo de Ernio.

Las especies de *Gyas* y *Leibunum* son troglógenas regulares y representantes típicos de la asociación parietal en la zona de entrada de las cuevas. *Gyas titanus* es una especie grande (7 mm) y de patas largas (hasta 85 mm), reportada del Sumidero de Matxitxu (Unanue, San Sebastián), Cueva de Itxaropena (Asteasu, macizo de Gazume), Cueva de Txorroite (macizo de Ernio) y Sumidero de Unaga (macizo de Aralar). Las especies de *Leibunum* (Figura 23) son de cuerpo pequeño (4-5 mm) y patas extraordinariamente largas (hasta 72 mm); normalmente se las encuentra en grandes cantidades, a veces con muchos individuos reunidos, que asemejan pequeñas raíces, tapizando partes del techo o las paredes. *L. rotundum* ha sido encontrada en cavidades de Ubaran (Andoain), Ernio y Aralar. *L. lusitanicum* y *L. biseriatum* han sido encontradas tanto en cuevas como en biotopos epigeos de Aralar.

En resumen, de las 17 especies citadas de cuevas de Guipúzcoa, 7 son formas troglógenas, 6 troglófilas, 3 troglóbios poco modificados y una *-Peltonychia navarica-* es una especie troglobia estricta. La nota dominante en la fauna hipógea de opiliones de Guipúzcoa es el elevado número de formas troglófilas, representadas por los géneros *Ischyropsalis*, *Sabacon*, *Nemastoma* y *Peltonychia*.

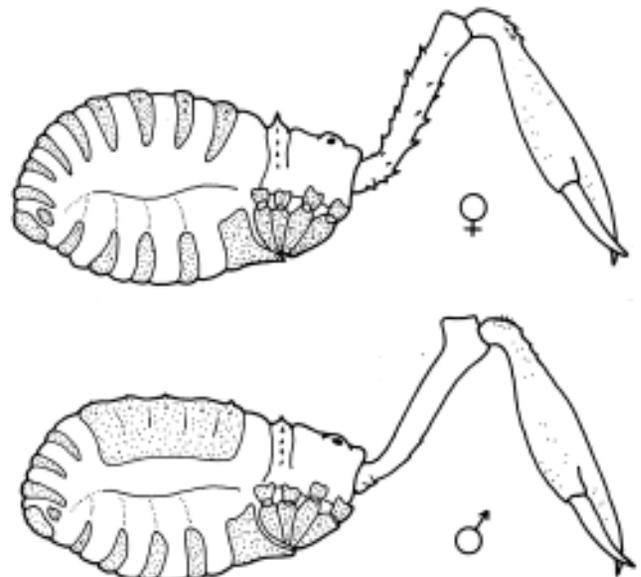


Figura 21. *Ischyropsalis magdalenae* (esquemático). (De: RAMBLA, 1980; modificado).

Orden ARANEIDA.

Las arañas o araneidos son arácnidos con el cuerpo dividido claramente en cefalotórax y abdomen, existiendo en el punto de unión una pieza corta o fuerte pedúnculo. Los quelíceros poseen dos artejos; el basal, robusto y grande, alberga en su interior una glándula de veneno; el artejo apical tiene la forma de una garra curva en cuya punta está el canal de salida de la glándula. Los pedipalpos, similares a patas, terminan en las hembras adultas en dos pequeños garfios, y en los machos adultos en un órgano copulador. Poseen un número variable de hileras y filotráqueas al final del abdomen. Generalmente ojos simples en número de ocho o menos y dispuestos con distintas configuraciones que sirven para su clasificación. Las patas locomotoras formadas por 7 artejos; los dos últimos constituyen los tarsos, que terminan en dos uñas (a veces 3) acompañadas de dienteitos o pelos, de gran importancia en las arañas tejedoras para la manipulación de la red.

El abdomen, insegmentado y débilmente quitinizado, posee en el tercio anterior de su cara ventral un surco en cuya parte media se localiza la abertura genital tanto de machos como de hembras. En la mayoría de las arañas esta región forma en las hembras adultas una estructura quitinosa que recibe el nombre de epigino, diferente en cada género. La estructura del epigino corresponde perfectamente a la del bulbo copulador de los machos (situado en el tarso de los pedipalpos), haciendo imposible físicamente el apareamiento entre géneros distintos. En la época de celo los machos construyen una pequeña red en la que descargan el líquido espermático, con el cual llenan sus bulbos copuladores. En las arañas no existe cópula directa. Los espermatozoos son almacenados primero en el bulbo de los machos. El apareamiento se produce mediante la introducción de los bulbos copuladores, a través de la vulva, en las espermatecas de las hembras. Después del apareamiento, los espermatozoos pueden ser guardados semanas o meses dentro de las espermatecas de las hembras, fecundando ellas mismas los óvulos cuando descienden por los oviductos en el momento de la puesta. Todo esto es posible por la utilización de la red espermática, que permite la recolección del líquido fecundante en estado estéril para el llenado de los bulbos. Es conocido que en muchas especies la hembra devora al macho después del apareamiento. La hembra construye a continuación un tapiz o disco sedoso en el que deposita la primera puesta, que luego envuelve con más hilos formando la ooteca, la cual cuida hasta la eclosión y primeras mudas de los jóvenes. La hembra generalmente realiza varias puestas sucesivas. Durante todo el periodo de reproducción y cría (hasta 160 días en algunas especies) la hembra no toma alimento, lo que puede contribuir a explicar el viricidio (la muerte del macho): éste sería el último aporte energético para los largos meses de ayuno a los que se someterá la hembra.

Las hileras de las arañas, generalmente en número de 6 ó 4, son en realidad extremidades transformadas que corresponden a los cuarto y quinto segmentos embrionarios. Son siempre articuladas y bastante móviles. Cada hilera posee vanos centenares de finos poros por donde sale el líquido

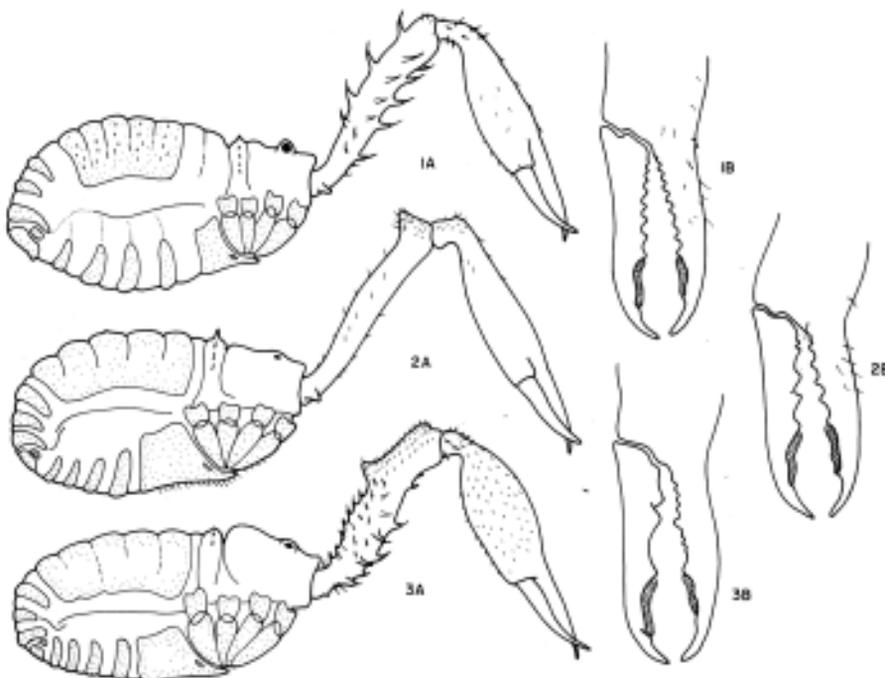


Figura 22. Esquema del cuerpo (A) y detalle de quelíceros (B) de: *Ischyropsalis nodifera* (1), *I. dispar* (2), e *I. superba* (3). (De: RAMBLA, 1946; modificado).

que, en contacto con el aire, se endurece formando los hilos. La unión de varias decenas de estos finísimos hilos forma el hilo de araña visible a simple vista. Este hilo es de gran resistencia y elasticidad. Muchas familias de arañas poseen estructuras adicionales, como el cribelo (especie de tamiz, situado delante de las hileras) y el calamistro (especie de peine formado por filas de pelitos, situado en el metatarso del cuarto par de patas), que cumplen una importante función en la confección de las telas. El tejido producido por las arañas, aparte de servir para la confección de la red espermática o de las envolturas de las ootecas, es utilizada para construir refugios para guarecerse y para las conocidas telas de caza (telarañas) usadas por muchísimas especies. Estas últimas, en las especies constructoras de telas, pueden ser de muy diversas formas y diseños, pero generalmente constan de una estructura de soporte en torno a la cual la araña despliega hilos menores, de captura, con elementos pegajosos producidos también por sus glándulas sericígenas internas. Tanto las arañas sedentarias constructoras de telas como las errantes, son formas exclusivamente carnívoras. Sus presas generalmente son insectos y, en ocasiones, otras arañas. Matan o paralizan a las presas mediante el veneno de sus quelíceros y, según el tamaño de las presas, a menudo mayores que las propias arañas, pueden devorar completamente el alimento o bien succionar el contenido dejando el exoesqueleto quitinoso como residuo.

Las arañas, junto con los ácaros, constituyen uno de los más importantes grupos de arácnidos, con un elevado número de especies. Las arañas cavernícolas presentes en nuestro territorio poseen todas las formas intermedias entre la vida epígea y la hipógea. La gran mayoría de las arañas que encontramos en las cuevas son formas lucífugas e higrófilas que no suelen pasar de la zona de entrada; algunas son huéspedes accidentales, otras troglóxenos regulares, y otras realizan su ciclo completo en las cuevas mereciendo la calificación de troglófilos, pero aún en este caso viven en la proximidad de las bocas. Probablemente debido a que su alimento habitual (los insectos) sólo es abundante en esta zona. Las formas troglóbias, o habitantes de las zonas profundas, son pocas y raras, y en general son cavernícolas poco especializa-

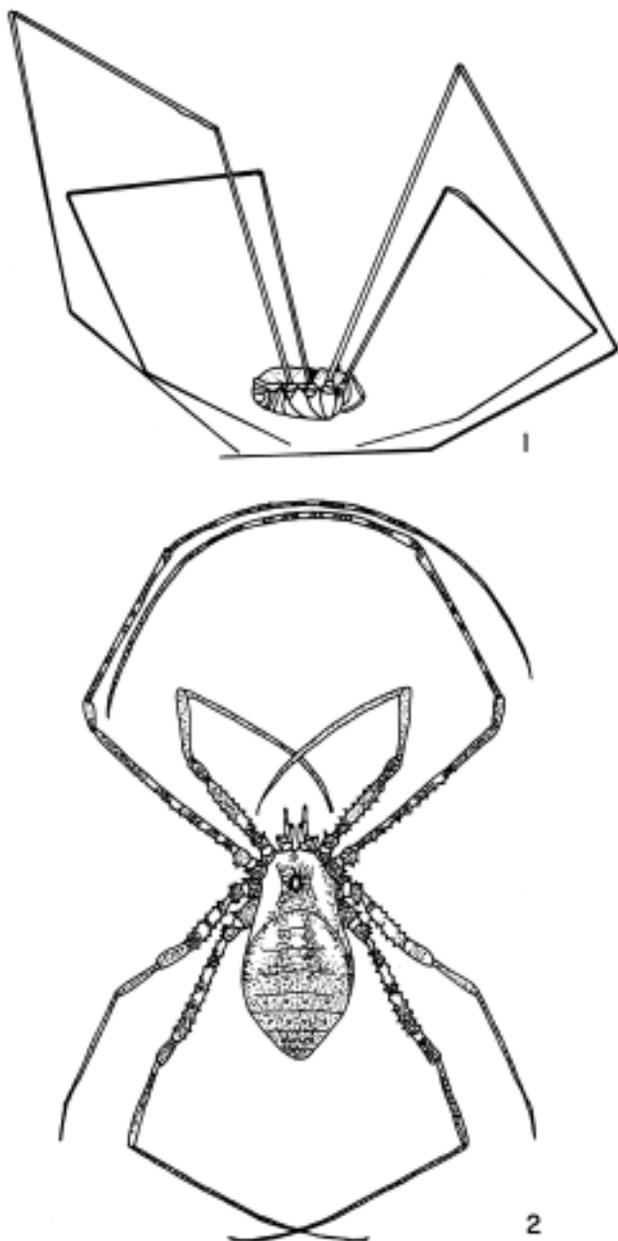


Figura 23. Opilión del género *Leiobonum* (1) y otra especie de *Phalangidae* (2).

dos; es decir, los caracteres típicos de los troglóbios (regresión ocular, depigmentación, alargamiento de los apéndices) se manifiestan en los araneidos de manera poco acentuada. La mayoría de las formas cavernícolas deriva de grupos de especies que habitan en los bosques en biotopos húmedos, con musgos, o entre la hojarasca. La mayoría de los grupos que cazan a sus presas con ayuda de sus ojos o que viven a la luz del día (p.ej. *Lycosidae*, *Salticidae*, *Thomisidae*) no han dado formas colonizadoras del medio hipógeo.

Nuestro conocimiento sobre los araneidos de las cavernas de Guipúzcoa se remonta a finales del siglo pasado. Jeannel y Racovitza fueron los primeros en explorar, desde el punto de vista faunístico, algunas cavidades del País Vasco. El material colectado de arácnidos fué estudiado y descrito por SIMON (1881; 1911). Trabajos posteriores son debidos principalmente a FAGE (1919; 1931), BARROS MACHADO (1940), DRESKO & HUBERT (1971), y RIBERA (1980; 1984). Existen ejemplares en la Colección de Bioespeleología de la S.C.Aranzadi que esperan ser estudia-

dos. En nuestra recopilación seguiremos principalmente los trabajos de RIBERA (en: ESPAÑOL et al., 1980; 1984). Para su ordenación taxonómica seguiremos la clasificación clásica de SIMON y las revisiones de FAGE (1931). Todas las familias presentes en la fauna hipógea guipuzcoana pertenecen al suborden *Labidognathae* (= *Dipneumorphae*), caracterizado por la disposición horizontal de los quelíceros. A continuación una lista de las especies presentes:

Familia DYCTINIDAE.

- *Amaurobius* sp.

Familia PHOLCIDAE.

- *Pholcus phalangioides* Fuessly.

Familia ERIGONIDAE (= MICRYPHANTIDAE).

- *Diplocephalus foraminifer thysiger* Simon.

- *Blaniargus cupidon* Simon.

- *Lessertia denticheles* (Simon).

Familia LINYPHIIDAE.

- *Centromerus* sp.

- *Centromerus microps* Simon.

- *Troglohyphantes allaudi* Fage.

- *Troglohyphantes furcifer* Simon.

- *Leptyphantes* sp.

- *Leptyphantes cavicola* Simon.

Familia ARGIOPIDAE.

- *Meta merianae* Scopoli.

- *Meta menardi* Latreille.

- *Meta bourneti* Simon.

Familia NESTICIDAE.

- *Nesticus cellulanus* Clerck.

Familia AGELENIDAE.

- *Tegenaria inermis* Simon.

- *Chorizomma subterranea* Simon.

Familia PISAURIDAE.

- *Dolomedes* sp.

La familia *Dyctinidae* está representada por el género *Amaurobius*, el cual comprende especies troglófilas comunes en muchas cuevas de la península ibérica. Han sido colectados ejemplares en los macizos de Aitzbitarte y Oriamendi (Hernani), pero por tratarse de inmaduros permanecen sin identificar a nivel específico. *Pholcus phalangioides* (familia *Pholcidae*) es una especie cosmopolita frecuentemente encontrada en la entrada de cavidades; ha sido citada de los macizos de Udalaiz, Aitzgorri e Izarraitz, donde también se han encontrado ejemplares troglógenos de *Dolomedes* sp. (familia *Pisauridae*).

La familia *Erigonidae* (= *Micryphantidae*) contiene especies de los géneros *Diplocephalus*, *Blaniargus* y *Lessertia*. *D.foraminifer thysiger* es conocida de cuevas en el macizo de Ernio y de biotopos epígeos en los Pirineos franceses; su presencia en cavidades parece ocasional. De modo parecido, *L.denticheles* es una forma epígea de biotopos húmedos y de amplia distribución; en Guipúzcoa ha sido encontrada en la boca de diversas cavidades. *Blaniargus cupidon*, en cambio, es una especie subanoftalma encontrada en cavidades en los Hautes Pyrenées franceses y en el País Vasco; en Guipúzcoa ha sido colectada en cuevas de Ernio y Aralar; es considerada una forma troglobia, aunque poco modificada.

La familia *Linyphiidae* es la que alberga mayor número de formas hipógeas, pertenecientes a tres géneros. *Centromerus* posee tanto especies que pueden vivir en superficie como otras estrictamente cavernícolas, pero generalmente poco especializadas. *Centromerus microps* es considerada una forma troglobia que habita en cavidades de la mitad oeste de los Pirineos, sobre ambas vertientes, y que alcanza el País Vasco; en Guipúzcoa ha sido colectada en los macizos de Otxabio y Aralar. Otros ejemplares de *Centromerus* permanecen sin identificar.

El género *Leptyphantes* es de características parecidas. Han sido colectados ejemplares troglófilos aún no identificados y otros troglobios, con acentuada regresión ocular, pertenecientes a la especie *Leptyphantes cavicola*, de afloramientos próximos a Orobe y del sinclinal central de Aralar.

El género *Troglohyphantes* contiene formas troglófilas y troglobias distribuidas en los Pirineos, País Vasco y Cordillera Cantábrica. *T.allaudi* es un troglobio descrito de la Cueva de San Valerio (Mondragón) y encontrado únicamente en cavidades de Guipúzcoa y Vizcaya, por lo que constituye un endemismo del País Vasco. En Guipúzcoa habita en la zona de Mondragón, Ekain (Izarraitz) y Ernio. *T.furcifer* es un troglófilo descrito de la Cueva de Orobe y encontrado posteriormente en Guipúzcoa, Logroño, Vizcaya y Alava, tanto en cuevas como en algunos biotopos epigeos (musgos muy húmedos). En Guipúzcoa se distribuye en cuevas repartidas por todo el territorio: Alza, Aitzbitarte, Anoeta, Albiztur, Ernio, Orobe, Berastegi, y Aitzkirri (en Aitzgorri). Por su distribución es también un endemismo vasco.

Los géneros *Meta* y *Nesticus* (Figuras 24 y 25), ambos con formas troglófilas, anteriormente eran incluidos en la familia *Tetragnathidae*. Actualmente están separados en familias distintas: *Argiopidae* y *Nesticidae*. Las tres especies de *Meta* encontradas en cavidades de Guipúzcoa (*M.merianae*, *M.menardi* y *M.bourmeti*) son troglófilos de amplia distribución en Europa y en casi todos los macizos guipuzcoanos. *Nesticus cellulanus* es común en el centro y sur de Europa, incluyendo la mitad norte de la península ibérica; puede ser considerada un troglófilo y es un elemento típico de la asociación parietal. En Guipúzcoa ha sido colectada en la parte noreste: Cuevas de Aitzbitarte y Eula (Oyarzun). Las especies de *Meta* y *Nesticus* no presentan modificaciones especiales para la vida hipógea, pero completan su ciclo vital en la zona de entrada de las cuevas.

La familia *Agelenidae* está representada en Guipúzcoa por dos especies troglófilas poco o nada modificadas, que también han sido encontradas en biotopos epigeos húmedos: *Tegenaria inermis* y *Chorizomma subterranea*. Ambas son de amplia distribución y están presentes en casi todos los macizos guipuzcoanos. A esta familia pertenece también una interesante especie troglobia, totalmente anoftalma: *Iberina mazarredo*. Fué descrita por SIMON (1881) de la Cueva de la Magdalena, en Galdames (Vizcaya), y ha sido señalada posteriormente de otras cavidades de Vizcaya, Santander y País Vasco francés, siendo un endemismo vasco. Hasta el momento no ha sido reportada de cavidades guipuzcoanas, pero es muy probable que su presencia sea descubierta en el futuro, ya que se encuentra en localidades muy próximas, tanto al este como al oeste del territorio.

Podemos concluir que la aracnofauna hipógea de Guipúzcoa se caracteriza por poseer formas troglófilas y troglógenas muy poco modificadas y que también son encontradas en biotopos epigeos. No obstante, las familias *Linyphiidae* y *Erigonidae* contienen 4 especies troglobias. Dos de ellas (*Troglohyphantes allaudi* y *Leptyphantes cavicola*), más el troglófilo *Troglohyphantes furcifer*, constituyen endemismos vascos.

Orden ACARINA.

Los ácaros son arácnidos con abdomen no segmentado y unido directamente al cefalotórax; sus piezas bucales están transformadas para picar, morder o succionar. Constituyen un grupo muy heterogéneo de arácnidos, con muchísimas especies, la mayoría de ellas de tamaño diminuto y parásitas de

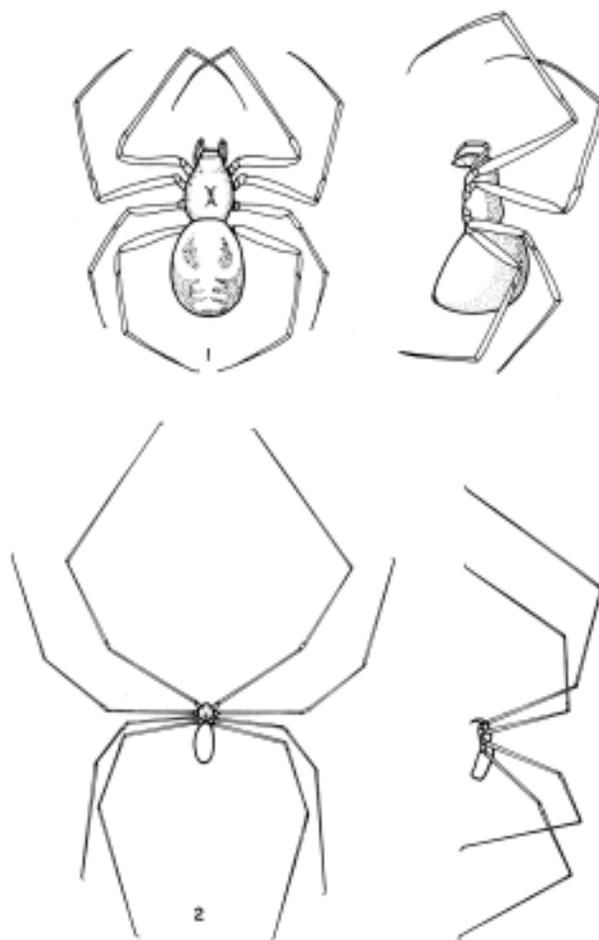


Figura 24. *Meta menardi* (1) y *Pholcus phalangioides* (2), en vista dorsal y lateral (esquemático).

animales o plantas. Existen también formas de vida libre, terrestres o acuáticas.

Los quelíceros suelen estar transformados en un estilete perforador, mientras la base de los pedipalpos forma una especie de vaina envolvente en torno a dicho estilete, conformando un complicado aparato de succión. Los pedipalpos pueden terminar en pinzas, garfios o ser inermes, y pueden llegar a constituir órganos de fijación. Los sexos están separados pero puede haber también partenogénesis. Muchas veces la abertura genital se localiza entre las coxas del último par de patas, pero en otros casos hay un ovopositor y, en ocasiones, puede existir una abertura especial para la cópula. Existen muy diversos tipos de apareamiento según las especies: cópula con aposición directa de los dos orificios genitales; en los hidracarinos las patas del tercer par están transformadas en patas copuladoras en el macho (éste asegura a la hembra con el primero y segundo par, y le introduce los espermatóforos con el tercer par, sirviendo el cuarto de órgano de excitación sexual); en otros casos las piezas bucales introducen el espermatóforo en la vagina de la hembra. En *Ixodes*, el macho es mucho menor que la hembra, asegurándolo ella contra su vientre; en el apareamiento éste introduce su hipostoma en la vulva femenina. En los oribátidos los palpos maxilares hacen el papel de penes. Hay especies vivíparas y otras ovovivíparas. Las especies partenogénicas generan o bien sólo hembras o bien sólo machos. El desarrollo incluye metamorfosis. Las larvas son hexápodos; las ninfas octópodos, pudiendo existir diversas fases ninfales. Hay casos en que la larva es de vida libre y el adulto parásito, o viceversa. Son también innumerables los casos de foresia, en

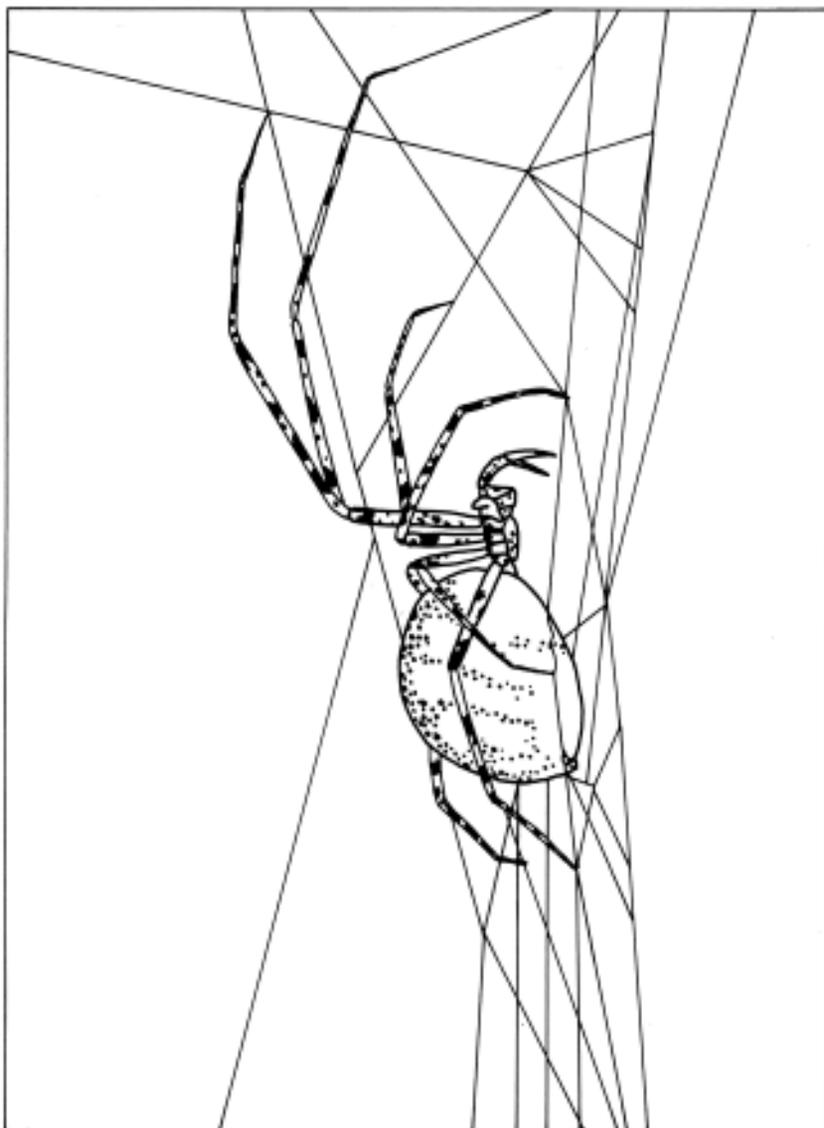


Figura 25. *Nesticus cellulanus*: hembra sobre su tela. (De: BELLES, 1987).

los cuales los ácaros utilizan a otros animales (quirópteros, insectos) como medio de transporte. A muchos gamásidos se los encuentra sobre el cuerpo de insectos, principalmente coleópteros, siendo difícil de establecer donde termina la foresia y comienza el verdadero parasitismo. En todo caso conviene destacar que los ácaros, en general, presentan innumerables caracteres regresivos en su organización corporal (la anoftalmia es común), asociados primariamente al parasitismo.

En las cavernas han sido encontrados diversos tipos de ácaros (Figura 26) que, como a continuación veremos, difícilmente pueden ser catalogados como auténticos cavernícolas. En forma práctica consideraremos tres grupos: terrestres, acuáticos y parásitos.

En el grupo de los ácaros terrestres las formas más comunes halladas en cuevas suelen ser gamásidos, de los cuales algunos son creófagos y se alimentan sobre el cuerpo de los insectos muertos, mientras que otros son guanobios o coprófagos. Los oribátidos son también muy frecuentes entre la materia vegetal en descomposición de las zonas de entrada. Existen también formas errantes, en los sectores interiores, como es el caso de los ragídidos. Por su pequeño tamaño los ácaros han sido poco estudiados y en las cavernas de Guipúzcoa no ha sido reportada la presencia de ninguno de

los grupos anteriores, aunque probablemente deben existir, ya que son comunes en infinidad de cuevas europeas. Cuando una cueva es estudiada en busca de ácaros (generalmente utilizando el método de Berlese para separarlos del guano o sedimento), suelen aparecer, incluso en grandes números; p.ej.: el estudio de la Cueva de Ojo Guareña (Burgos) efectuado por PEREZ IÑIGO (1971) aportó 43 especies de oribátidos sólo en esta cavidad. Es por tanto más que probable que, cuando la microfauna del suelo de las cavidades guipuzcoanas sea estudiada, aparezcan muy diversos representantes de ácaros terrestres.

De los otros dos grupos, sí han sido reportadas algunas especies. Estas son:

Familia LIMNOHALACARIDAE.

- *Soldanellonyx monardi* Walter.
- *Soldanellonyx chappuisi* Walter.
- *Troglohalacarus dentipes* Viets.

Familia "HYDRACHNELLAE".

- *Lebertia tenuistriata* Viets.
- *Wettina podagrica* (Koch).

Familia IXODIDAE.

- *Ixodes vespertilionis* Koch.
- *Haemaphysalis punctata* Canestrini & Fangazo.

Familia SPINTURNICIDAE.

- *Spinturnix myoti* Kolenati.

El grupo de los ácaros acuáticos contiene formas epigeas e intersticiales que pueden ser encontradas en las aguas subterráneas, pero a las cuales es difícil aplicar el término cavernícola. P.Chappuis fué el primer investigador que encontró ácaros acuáticos en el medio subterráneo. Estos fueron descritos por Walter en 1917 bajo el nombre de *Soldanellonyx chappuisi*. Posteriormente a su descubrimiento en Europa, esta especie fué encontrada en una cueva de Indiana, en los Estados Unidos. Más tarde es dragada del fondo de un lago

suizo y encontrada también en manantiales de alta montaña, a 2.000 m de altitud. En Guipúzcoa es encontrada por VIETS (1937) en la Cueva de Aitzbitarte, y también en la Cueva de Santa Isabel en Santander.

Otra especie del mismo género, *S.monardi*, además de ser hallada en cuevas en los Pirineos, País Vasco, Creta y Estados Unidos, ha sido también hallada en lagos de Suiza y marismas de Dinamarca, Holanda y Alemania (VANDEL, 1954). En Guipúzcoa es conocida de las cuevas de Aitzkirri y San Adrián (macizo de Aitzgorri). Estos ácaros no pueden ser considerados cavernícolas, ya que son ubiqüistas y no exclusivos de las cavernas.

VIETS (1937) reseña además una tercera especie de *Limnohalacaridae*, (*Troglohalacarus dentipes*), tan sólo conocida de la localidad típica: la Cueva de Iturmendi, cerca de San Sebastián (Guipúzcoa). El hecho de tener ojos depigmentados hace pensar que pudiera tratarse de una especie hipógea, pero dada la biología del grupo y la falta de otros datos es difícil asegurarlo.

Otro grupo de especies acuáticas son los microscópicos "*Hydrachnellae*", que generalmente habitan en el medio hiporheico. Este grupo contiene formas pálidas o depigmentadas, generalmente con ojos reducidos o ausentes. Aunque han sido encontrados en cuevas, su biotopo es en realidad los

poros o espacios entre los granos de sedimentos en aguas superficiales, y por ello no pueden ser considerados exclusivos de las cuevas. En Guipúzcoa VIETS reportó dos especies de *Hydrachnellae* de la Cueva de Iturmendi: *Lebertia tenuistriata* y *Wettina podagrica*. Su presencia en las aguas de la cueva es considerada accidental.

Los ácaros parásitos o garrapatas son frecuentes en cuevas guanobias o frecuentadas por murciélagos. Ellos se alimentan de la sangre de los quirópteros, a los cuales parasitan. Se trata en consecuencia de ectoparásitos de murciélagos, y no de formas cavernícolas. La familia *Spinturnicidae* contiene numerosas especies parásitas de murciélagos. *Spinturnix myoti* ha sido encontrada en cuevas de Guipúzcoa sobre los quirópteros *Miniopterus schreibersi* y *Myotis nattereri*, especies ambas de amplia distribución en Europa.

La familia *Ixodidae* contiene la muy conocida especie *Ixodes vespertilionis*, ectoparásito de diversas especies de *Microchiroptera* en Europa, Asia e incluso Australia. En Europa parasita particularmente a los *Rhinolophus*. Como todas las especies de *Ixodes*, *I.vespertilionis* carece de ojos y presenta patas largas y estilizadas. Sus larvas, ninfas y las hembras adultas viven sobre los *Rhinolophus*; pero los machos adultos no necesitan alimentarse y deambulan frecuentemente sobre las paredes de las cuevas habitadas por estos murciélagos. VANDEL (1964) considera a esta especie un verdadero troglóbio, lo cual es un contrasentido. Si bien los *Rhinolophus* son los murciélagos de cueva más comunes en Guipúzcoa, al igual que todos los murciélagos se alimentan en el exterior, y son por tanto troglóxenos regulares. El parásito de un troglóxeno no puede ser considerado troglóbio, más aún cuando sus caracteres regresivos son debidos a su modo de vida parásito, y no son una adaptación al ambiente hipógeo.

Por último, FEIDER & MIRONESCU (1970) han citado otra especie de ixódido, *Haemaphysalis punctata*, de la Cueva de Mendikute (Ernio), pero se desconocen otros datos sobre su biología. Probablemente se trate de un ectoparásito de algún micromamífero que visitó la cueva.

Clase CRUSTACEA.

El nombre de crustáceos deriva del latín "crusta" (=costra, coraza resistente), ya que los primeros crustáceos conocidos (decápodos) poseían un exoesqueleto calizo. Este grupo cuenta con un elevado número de especies, que la mayoría de los zoólogos está de acuerdo en agrupar en ocho subclases. Las siete primeras suelen ser reunidas en la división Entomostráceos (*Entomostraca*), para separarlos de la última, que constituye un grupo bien definido: la subclase Malacostráceos (*Malacostraca*) o crustáceos superiores, de organización notoriamente más compleja y cuerpo formado por un número constante de segmentos (20 en todos los órdenes, excepto los Leptostráceos, que tienen 21).

Los crustáceos inferiores o Entomostráceos son un grupo heterogéneo y de compleja clasificación. Cuatro de las siete subclases (*Cephalocarida*, *Mystacocarida*, *Ascothoracia* y *Cirripedia*) son exclusivamente marinos. Las tres restantes (*Branchipoda*, *Ostracoda* y *Copepoda*) tienen representantes en las aguas dulces y albergan especies Cavernícolas.

La subclase *Malacostraca* también posee cavernícolas, probablemente los de mayor interés. La mayoría de ellos son de agua dulce; uno de sus órdenes (*Isopoda*) alberga también formas cavernícolas terrestres.

En la organización de los crustáceos es constante la presencia de dos pares de antenas y tres pares de apéndices cefálicos al servicio de la boca (un par de mandíbulas y dos pares

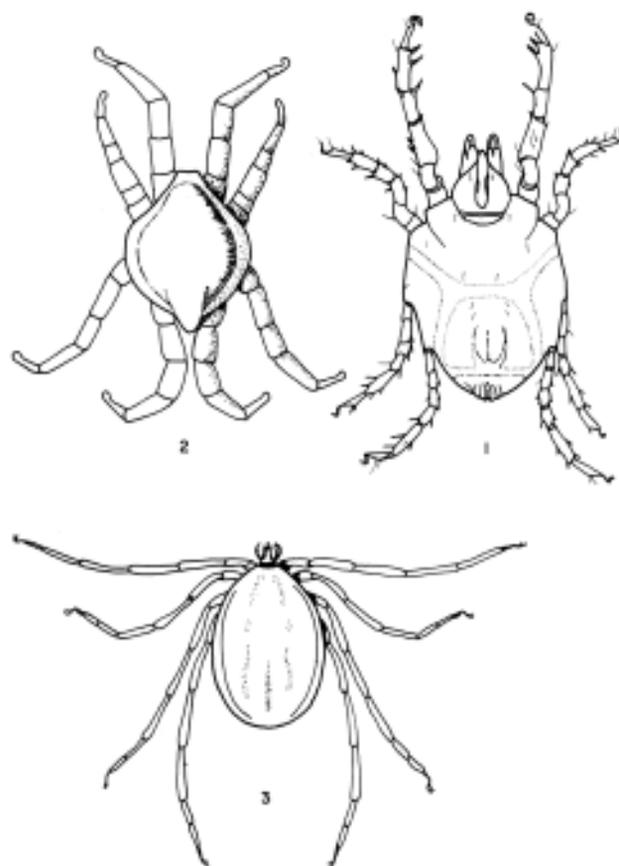


Figura 26. Acaros. 1 = *Soldanellonyx chappuisi* (*Limnohalacaridae*). 2 = *Spinturnix myoti* (*Spinturnicidae*). 3 = *Ixodes vespertilionis* (*Ixodidae*).

de maxilas). A estos apéndices bucales se agregan otros que no corresponden a la cabeza y que se denominan maxilípedos; en muchos grupos su número es de tres pares.

El cuerpo de los crustáceos está dividido en varias regiones. En muchos casos la región cefálica está unida al tórax, siendo difícil establecer los límites entre ambas. Esta región, en conjunto, es denominada pereion, y al abdomen se le aplica el nombre de pleon. El extremo posterior del pleon, de forma variable, recibe el nombre de telson. Los apéndices de las distintas regiones reciben, respectivamente, el nombre de: pereiópodos, pleópodos y urópodos. Los pereiópodos pueden servir para la alimentación, como en el caso de los maxilípedos; para capturar presas, en cuyo caso terminan en forma de pinzas; y más generalmente para caminar o nadar. Los pleópodos suelen estar asociados a funciones reproductoras. Y el telson suele servir como elemento estabilizador o timón durante la natación. La respiración de los crustáceos se realiza por medio de branquias, aunque en los grupos más pequeños puede haber respiración de tipo cutáneo. En los isópodos terrestres la respiración es aérea y se realiza a través de tubos similares a las tráqueas de los insectos. Las branquias generalmente están en relación con los apéndices, de modo que el movimiento de estos últimos genera una corriente continua de agua que facilita la respiración. Originariamente los apéndices de los crustáceos son birrámeos, es decir, bifurcados desde la base en dos ramas: la externa o exopodito y la interna o endopodito. Este tipo de apéndice se encuentra en las larvas, en los crustáceos más primitivos y en algunos de los apéndices de los crustáceos superiores, como antenas, algunas piezas bucales, pleópodos y urópodos.

Los crustáceos generalmente son unisexuales, aunque en algunos grupos marinos hay hermafroditismo. En su gran

mayoría las larvas son nadadoras y llevan un género de vida muy diferente al de los adultos. La larva más sencilla es la denominada nauplio, que sólo tiene tres pares de apéndices, que corresponden a las dos antenas y a las mandíbulas. El nauplio engendra los demás segmentos y apéndices del adulto, pudiendo pasar por otras fases larvarias, que han recibido diferentes nombres: metanauplius, cipris, zoea, misis, megalopa, etc. Las diferencias morfológicas entre larvas y adultos son tan grandes que, en muchas ocasiones, los zoólogos creyeron que se trataba de organismos diferentes.

Subclase BRANCHIOPODA. Orden CLADOCERA.

Los branquiópodos son crustáceos de pequeño tamaño muy típicos de las aguas continentales. Son animales micrófagos o filtradores, y se alimentan de algas, protózoos, rotíferos, bacterias y detritos muy diversos. Los movimientos de algunos de sus apéndices producen corrientes que arrastran este diminuto alimento hasta su boca. El grupo se divide en cuatro órdenes: *Anostraca*, *Notostraca*, *Conchostraca* y *Cladocera*. Sólo los *Cladocera* están representados en las aguas subterráneas.

Los cladóceros se caracterizan por poseer un caparazón bivalvo que deja sin proteger una región cefálica que lleva un par de antenas ramosas que el animal utiliza para la natación. Cuerpo con segmentación no apreciable y 4-6 pares de patas. Talla de 0,2-0,4 mm. A pesar de su corta vida y rápida capacidad de multiplicación, con muchas generaciones por año, los cladóceros hallados en el medio hipógeo son raros y en todos los casos se trata de formas epígeas que han llegado accidentalmente a las cuevas. Su escaso éxito en la colonización del medio hipógeo parece ser debido a que las algas y protózoos (sobre todo, flagelados) de los cuales se alimentan están ausentes de las aguas subterráneas. Datos sobre la biología de los cladóceros son debidos a BANTA (1939) y PACAUD (1939); RAMMES (1933) ha resumido el comportamiento de los cladóceros hallados en cuevas; datos sobre la fauna ibérica de cladóceros son debidos a PARDO (1930), MARGALEF & BASEDAS (1946), y MARGALEF (1953). Las especies reportadas de cavidades guipuzcoanas, todas ellas epígeas y de amplia distribución, son las siguientes (Figura 27):

Familia DAPHNIDAE.

- *Daphnia pulex obtusa* (Kurz).
- *Ceriodaphnia pulchella* (Jurine).

Familia CHYDORIDAE.

- *Alona guttata* Sars.
- *Chydorus sphaericus* (Müller).

Daphnia pulex obtusa ha sido encontrada en sumideros de pequeñas regatas eutróficas en los macizos de Ernio y Aralar; su tamaño oscila entre 1,6 y 2,2 mm; es una especie cosmopolita muy común en las charcas y remansos de pequeños cursos de agua. *C.pulchella* y *A.guttata* han sido encontradas

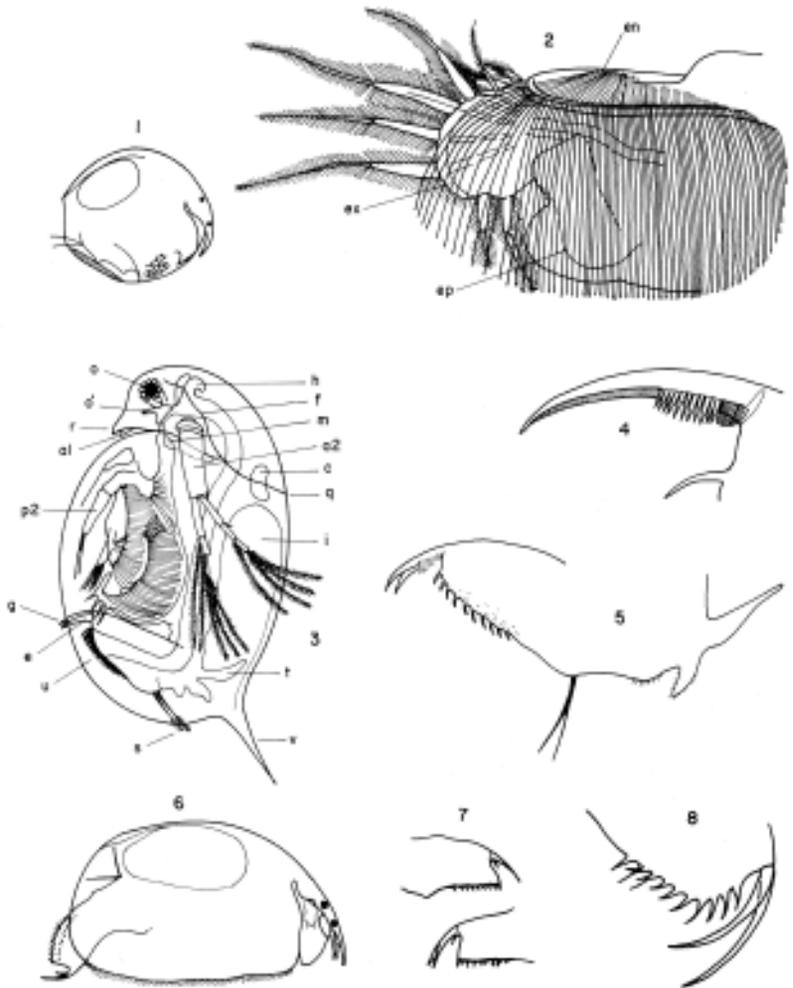


Figura 27. Cladocera 1 = *Chydorus sphaericus* 2 = Detalle del tercer par de patas de *Daphnia* sp. (en = endopodio; ep = epipodio; ex = exopodio). 3 = *Daphnia pulex*, hembra (a1 y a2 = primeras y segundas antenas; c = corazón; e = pecten; g = garras terminales; h = ciegos del intestino anterior; i = cámara incubadora; m = mandíbula; o = ojo compuesto; o' = ojo simple u ocelo; p2 = segunda pata; q = sutura entre las valvas y el escudo cefálico; r = rostro; s = sedas dorsales del postabdomen; t = prolongaciones dorsales del abdomen; u = espinas marginales; v = espina). 4-5 = *Daphnia pulex obtusa* (4 = detalle de garra; 5 = detalle de postabdomen). 6 = Hembra de *Alona* sp. 7 = Postabdomen de dos ejemplares de *Alona guttata*. 8 = Postabdomen de *Ceriodaphnia pulchella*. Las figuras 1,6 y 7 corresponden a hembras partenogenéticas. (De: MARGALEF, 1946; 1953; modificado).

en el macizo de Aitzgorri, la primera en la surgencia y embalse de Jaturabe, y la segunda en cavidades de Aránzazu-Urbía. *C.pulchella* mide 0,4-0,7 mm y se alimenta preferentemente de partículas detriticas, clorofíceas y cianofíceas. *A.guttata* es una especie epígea de 0,3-0,4 mm común en abrevaderos, aljibes y en aguas turbosas en alta montaña; es micrófaga detritívora y consume partículas inferiores a 5 micras. *Chydorus sphaericus* mide 0,2-0,3 mm y es un filtrador de seston cosmopolita y común en casi todos los macizos guipuzcoanos.

Subclase OSTRACODA. Orden PODOCOPIDA.

Los ostrácodos comprenden 4 órdenes; pero sólo unos de ellos, el de los *Podocopida* (= *Podocopa*), tiene representantes en las aguas continentales. Los podocópodos se reconocen por su caparazón bivalvo sin escotadura anterior (cuando están cerradas las valvas, todos los apéndices quedan incluidos), segunda antena con una sola rama y pediforme, palpo mandibular con cuatro artejos, y cuatro pares de apéndices

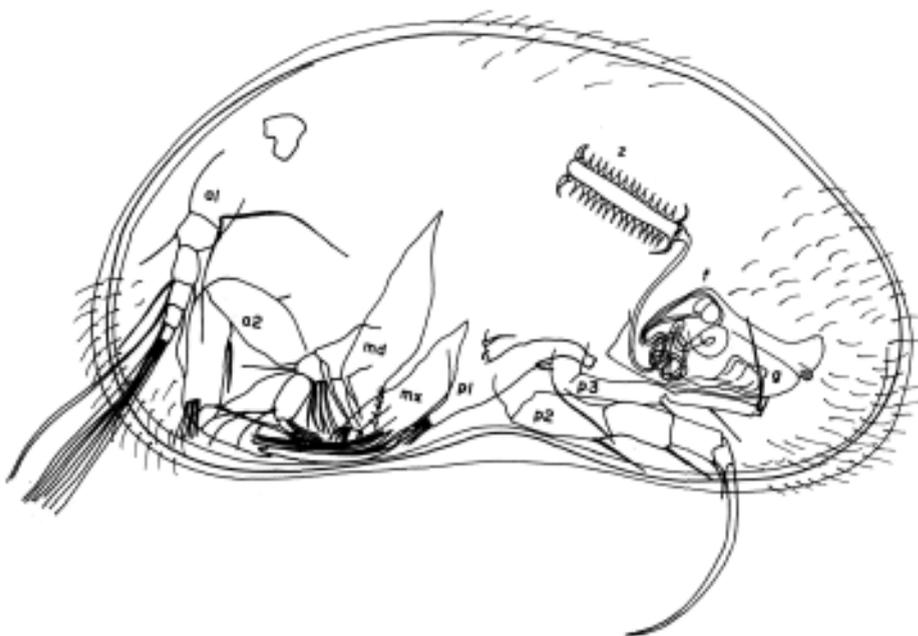


Figura 28. Ostracoda. *Potamocypris wolfi*, macho. a1 y a2 = primeras y segundas antenas. md = mandíbula con su palpo. mx = maxila. p1, p2, p3 = patas. g = penes. f = lugar de la furca (no dibujada, es muy pequeña). z = órgano de Zenker. (De: MARGALEF, 1953).

post-mandibulares. El cuerpo termina en una furca, formada por dos ramas provistas de sedas. Al igual que los cladóceros, son de muy pequeño tamaño.

Los ostrácodos hipógeos son relativamente raros en cuevas, ya que la gran mayoría de ellos son freatobios. Su alimentación es esencialmente micrófaga. Se nutren de algas, bacterias, diatomeas, otros microorganismos y detritos orgánicos; algunas especies atrapan presas mayores o roen organismos muertos. Los sexos son separados y existen casos de partenogénesis. En los unisexuales que se reproducen por fecundación, el macho tiene un par de penes de estructura compleja y la antena tiene una forma peculiar de gancho, perfectamente adaptada para sujetar a la hembra durante la cópula. Los orificios genitales se hallan delante y en la base de la furca. Los espermatozoides son filiformes y 3 á 8 veces más largos que el cuerpo del macho, con una serie de particularidades anatómicas y fisiológicas que hacen de ellos objetos únicos en el reino animal. Los huevos, e incluso los adultos, pueden resistir la desecación. Las larvas (especie de nauplius con caparazón) experimentan 8 mudas antes de llegar a adultos. Su vida media es uno a cinco meses.

Los ostrácodos hipógeos difieren de las formas epígeas por la transparencia de sus valvas, anoftalmia, y mayor desarrollo de los órganos sensoriales de las segundas antenas (KLIE, 1931). La mayoría de los ostrácodos hipógeos pertenecen a la familia Cypridae (Figuras 28 y 29). En Europa han sido señaladas algunas formas stygobias, pertenecientes a los géneros *Mixtacandona* y

Pseudocandona, de la subfamilia *Candoninae*; pero hasta ahora no ha sido reportada ninguna de ellas para el País Vasco. Cabe señalar que la investigación sobre ostrácodos cavernícolas en el país ha sido preliminar y no se han efectuado muestreos detallados. Trabajos sobre este grupo son, entre otros, los de: PARIS (1920), KLIE (1931; 1938), MARGALEF (1946; 1953), y DANIELOPOL (1977; 1978; 1980). Las especies hasta ahora reportadas de cavidades guipuzcoanas son las siguientes:

Familia CYPRIDAE.

- *Candona vasconica* (Margalef).
- *Cypria ophthalmica* (Jurine).
- *Heteocypris incongruens* (Ramdohr).
- *Potamocypris villosa* (Jurine).
- *Potamocypris wolfi wolfi* Brehm.

Candona vasconica es una especie con ojos reducidos y 0,9 mm de talla. Ha sido encontrada en algunas cavidades de Aralar y Ernio, pero también es conocida de localidades epígeas, particularmente manantiales y charcas próximas con agua circulante. Es una forma omnívora y frecuentemente roe hojas muertas hasta dejar el esqueleto. Puede ser considerada una forma troglófila. *Pseudocandona breuili* es una especie troglobia, relativamente próxima, sólo conocida de la Cueva de San Román de Candamo, en Asturias.

Cypria ophthalmica es una especie cosmopolita, con valvas pálidas y 0,6 mm de talla. En Guipúzcoa ha sido encontrada en la cuevas de Gesaltza y Duru (Aitzgorri), pero también en aguas epígeas con muchos detritos y escasas

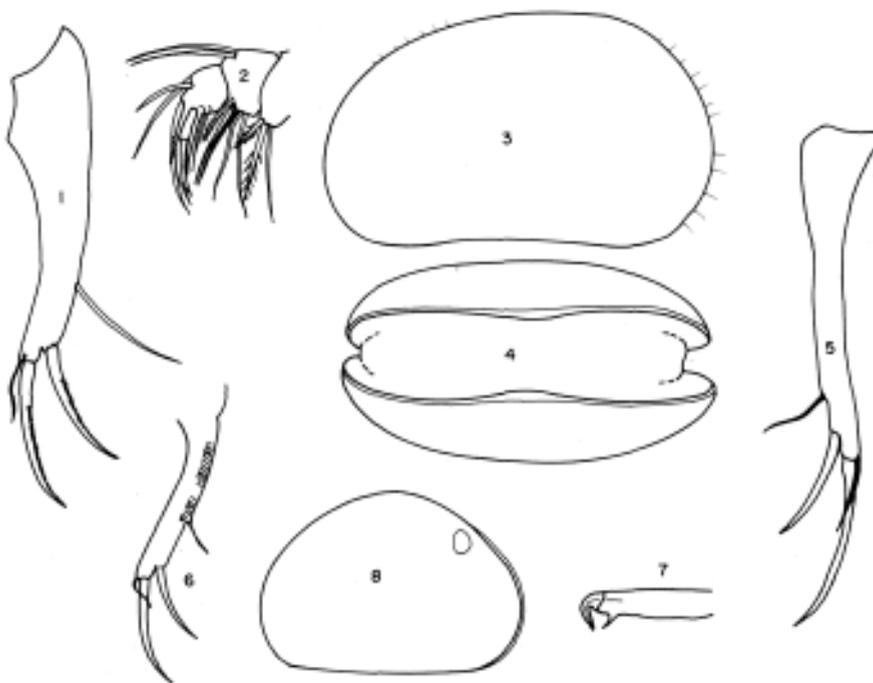


Figura 29. Ostracoda. 1-4 = *Candona vasconica*, hembra (1 = furca; 2 = palpo mandibular; 3 y 4 = caparazón en vista lateral y ventral). 5 = *Heterocypris incongruens*, furca. 6-8 = *Cypria ophthalmica* (6 = furca de la hembra; 7 = palpo prensil izquierdo del macho; 8 = vista lateral de la hembra). (De: MARGALEF, 1946; 1953; modificado).

algas, principalmente en charcas entre hayedos en Aralar y Aitzgorri; los renacuajos de *Alytes obstetricans* predan sobre esta especie (MARGALEF, 1953). DANIELOPOL (1977) considera que se trata de una forma troglófila.

Heterocypris incongruens es una especie cosmopolita, euriterma y extraordinariamente resistente frente a condiciones desfavorables; su talla es de 1,2-1,8 mm. Los siguientes datos sobre su biología son de MARGALEF (1953). Es una especie muy común, típica de abrevaderos y charcas, y compañero habitual de las larvas de culicidos; puede encontrarse en los charcos que se forman por la impresión de las ruedas de los vehículos, en aguas cargadas de materia orgánica y también en aguas salobres. Siempre en aguas alcalinas (pH 8 a 8,8), sin vegetación o con algas de comunidades iniciales (*Cladophorion*). También ha sido hallada en charcas en el interior de cuevas (en Aránzazu). Desde el nivel del mar hasta 1.200 m. Poblaciones bisexuales y partenogenéticas. El desarrollo completo no llega a necesitar un mes. Alimentación: parece omnívoro; se recolectaron centenares de individuos sobre el cadáver de una *Lacerta* caída al agua de una charca. Puede ser considerada una forma troglóxena.

Las dos especies señaladas de *Potamocypris* son troglóxeas y su presencia en cuevas es accidental. Ambas son de amplia distribución y talla de 0,6-0,8 mm. *P. villosa* ha sido encontrada en algunas cavidades de Aitzgorri y también en biotopos epígeos (charcas y manantiales hasta 1.500 m de altitud), a veces asociada a *Cyprina ophthalmica*. Se alimenta de detritos, diatomeas y bacterias. *P. wolffi wolffi* ha sido colectada en Guipúzcoa en las cuevas de Basolo y Aparein (Aralar) y también en aguas epígeas de macizos calizos como Ernio, Aitzgorri y Aralar, donde vive en aguas frías, sobre el limo del fondo.

Subclase COPEPODA.

Los copépodos son un grupo de crustáceos diminutos cuyo nombre deriva del griego kopé (= remo), debido a que nadan utilizando sus patas como microscópicos remos. Probablemente es el grupo zoológico más abundante del planeta en cuanto a número de individuos. Nueve décimas partes son marinos; los restantes de agua dulce. En general consumen extraordinarias cantidades de diatomeas y microplankton, cumpliendo así una importante función biológica, ya que a su vez sirven de alimento básico a numerosas especies de peces de importancia pesquera. Los copépodos hipógeos pertenecen a dos órdenes (para algunos autores subórdenes) dulceacuícolas: *Cyclopoidea* y *Harpacticoida*. No obstante, el origen de estos grupos es marino.

El cuerpo de los copépodos está dividido en dos regiones: el cefalotórax o pereion, en el cual se encuentran implantados los apéndices, y el abdomen, reducido, formado por cuatro segmentos y el telson, sobre el cual se articula una furca caudal típicamente de forma ahorquillada. Los segmentos abdominales no llevan apéndices y en el primero de ellos se encuentra la abertura genital.

La porción cefálica lleva dos pares de antenas, uno de mandíbulas, y dos de maxilas, a los que siguen un par de maxilípedos y 5 pares de patas. Las antenas del primer par son largas, formadas de muchos artejos y provistas de sedas y pelos sensoriales. Los machos de *Cyclopoidea* y *Harpacticoida* tienen sus antenas geniculadas, para sujetar a la hembra durante la reproducción. El movimiento de las antenas produce una corriente de agua que arrastra hasta la boca pequeños organismos, los cuales son retenidos por las cerdas de los apéndices bucales.

Los copépodos pueden nadar de dos formas: utilizando los apéndices cefálicos (en cuyo caso el avance es lento y gradual) o las patas (avance rápido, a sacudidas). Las formas de fondo suelen andar sobre el sustrato.

Generalmente poseen un ojo impar, en forma de mancha coloreada, formado a partir de la unión de tres ojos simples. El nombre de algunos géneros (p.ej. *Cyclops*) hace alusión a este carácter ciclope.

Los sexos son separados. Durante la reproducción los machos sujetan a las hembras valiéndose de sus antenas o de patas sujetoras. Los espermatozoos están contenidos en pequeñas masas o espermatóforos que, durante el apareamiento, el macho deja sobre el orificio genital de la hembra. Las hembras llevan los huevos dentro de uno o comúnmente dos sacos ovígeros transparentes. Los copépodos nacen en forma de nauplios con tres pares de apéndices; una serie de mudas (típicamente seis) conducen a la fase de copepodito, y otras cinco mudas (o más) a la de adulto.

Orden CYCLOPOIDA.

Comprende numerosas formas libres, marinas o de agua dulce. El pereion es generalmente ovoide y notablemente más ancho que el cuerpo posterior. Abdomen con 4 segmentos (1 y 2 fusionados) en las hembras y 5 en los machos. Ramas de la furca generalmente alargadas, con 4 sedas apicales. Patas de los pares primero a cuarto de estructura parecida, con ramas bi o triarticuladas; las del quinto par con una sola rama rudimentaria.

Las partículas alimenticias no son filtradas, sino tomadas con las piezas bucales. En el tubo digestivo se encuentra una pasta fina, con restos de diversos organismos del nano y del microplankton. Algunos son omnívoros y otros acentuadamente carnívoros, predando sobre planarias, oligoquetos y otros crustáceos (MARGALEF, 1953). Incluso atacan a larvas de salamandra. La duración total de su vida oscila entre 3 y 9 meses. Existen formas planctónicas, que nadan a saltos, y otras más bien bentónicas; estas últimas poseen antenas cortas y aspecto harpacticóideo, desplazándose sobre el sustrato del fondo.

Los primeros representantes hipógeos del grupo fueron descubiertos en 1907 por Steinmann y Graeter. Trabajos sobre ellos son debidos a GRAETER (1910), CHAPPUIS (1933), MARGALEF (1953), LINDBERG (1953), KIEFER (1957), LESCHER-MOUTOUÉ (1973; 1986). Las especies halladas en cavidades guipuzcoanas pertenecen a la familia *Cyclopidae* (Figuras 30 y 31) y son las siguientes:

Familia CYCLOPIDAE.

- *Eucyclops semilatus serrulatus* (Fischer).
- *Eucyclops semilatus speratus* (Lilljeborg).
- *Tropocyclops prasinus* (Fischer).
- *Paracyclops fimbriatus* (Fischer).
- *Megacyclops viridis viridis* (Jurine).
- *Acanthocyclops bisetosus* (Rehberg).
- *Acanthocyclops languidus disjunctus* Thallwitz.
- *Graeteriella unisetiger* (Graeter).
- *Speocyclops sebastianus* Kiefer.
- *Speocyclops spelaeus* Kiefer.

En opinión de VANDEL (1964) los ciclopidos hipógeos pueden ser agrupados en tres categorías ecológicas:

(1) Especies ubiquistas, como *Eucyclops serrulatus* y *Tropocyclops prasinus*, las cuales son abundantes tanto en las aguas superficiales como en las subterráneas. Los ejemplares de estas especies encontradas en cuevas no difieren aprecia-

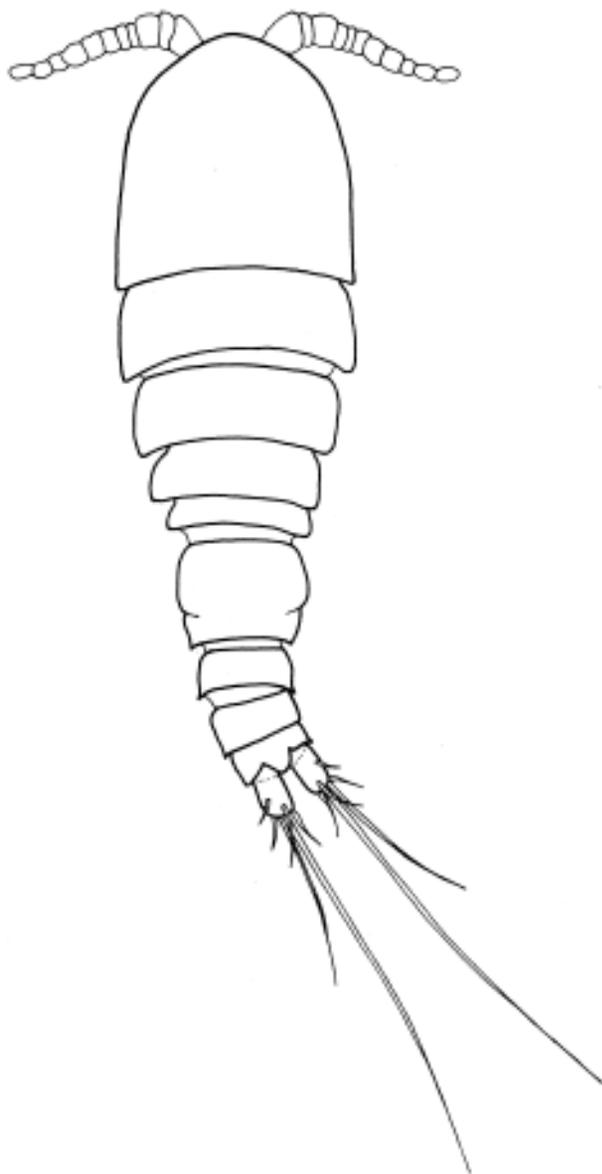


Figura 30. Copepoda, Cyclopoida. Ejemplar hembra de *Speocyclops*. (De: LESCHER MOUTOUE, 1973).

blemente de los epígeos, aunque los ejemplares hipógeos de *E.serrulatus* son más o menos depigmentados (GRAETER, 1910). Pueden ser considerados formas troglógenas.

(2) El segundo grupo comprende formas troglófilas, como *Paracyclops fimbriatus* y *Megacyclops viridis*, los cuales habitan regularmente en el medio hipógeo, aunque a veces son capturados en aguas superficiales. En general se trata de formas intersticiales que también viven en cuevas. El género *Acanthocyclops* incluye formas troglófilas de este tipo y otras que pueden ser catalogadas de troglobias. Las especies hipógeas presentan algunas modificaciones morfológicas y son más o menos depigmentadas; no obstante CHAPPUIS (1920) ha mostrado que especies anoftálmicas de *Eucyclops*, readquieran el aparato ocular al ser cultivadas en un medio iluminado.

(3) El tercer grupo comprende formas diminutas, raramente mayores de 0,5 mm, las cuales muestran modificaciones morfológicas, incluyendo simplificaciones y reducciones estructurales en el número de artejos de los apéndices y en las sedas de los mismos. Son formas estrictamente caverníco-

las, microftalmas, que no nadan sino que se desplazan con un tipo de locomoción similar a la de los harpacticoides. LESCHER-MOUTOUE (1973) agrega que en las especies hipógeas las puestas son reducidas en número, los huevos son más voluminosos, y el desarrollo post-embrionario es más largo. LINDBERG (1953) y VANDEL (1964) sugieren que los ciclópodos troglobios derivan de formas que eran parte de una fauna tropical que poblaba Europa a inicios del Terciario. Al comenzar el Cuaternario las formas tropicales fueron destruidas en Europa por la severidad del cambio climático. Sólo las especies que se adaptaron a vivir en el medio subterráneo sobrevivieron al glaciario, constituyendo de este modo especies relictas de una fauna originariamente tropical.

Eucyclops serrulatus es una especie troglóxena de amplia distribución y talla de 0,8-1,3 mm. Se suelen distinguir dos subespecies que, según LOWNDES (1932) no son interfértiles. *E.serrulatus speratus* es algo mayor que *E.s.serrulatus*, con mayor longitud de las ramas furcales, mayor desarrollo de la seda furcal interna y mayor producción de huevos. Ya que estos caracteres son correlativos de una talla mayor, MARGALEF (1953) considera que buena parte de las diferencias entre *speratus* y *serrulatus* se reducen a las de talla. *E.s.serrulatus* es cosmopolita y en Guipúzcoa ha sido encontrada en el macizo de Ernio y en la Cueva de Iturmendi; *E.serrulatus speratus* es menos frecuente, de distribución europea, y en Guipúzcoa ha sido hallada en el macizo de Aitzgorri. Parece que esta última subespecie habita en aguas más frías o a mayor altitud. Algunos ejemplares cavernícolas muestran depigmentación. Se alimentan de partículas finas, detritos y diatomeas.

Tropocyclops prasinus mide 0,5-0,9 mm y es cosmopolita, troglóxeno, de ojo muy grande. Ampliamente repartida en Guipúzcoa en los distintos macizos. Se alimenta de detritos finos, clorofíceas, diatomeas y rotíferos. Planctónico, como *Eucyclops*.

Paracyclops fimbriatus es una especie de fondo, reptadora, de 0,7-0,9 mm de talla y color rosado. Es cosmopolita y ha sido hallado en la Cueva de Aitzbitarte (Guipúzcoa) y en varias cavidades de Santander. Habita también en pequeños cuerpos de agua epígeos y es francamente rheófilo. Posee la aptitud de salir del agua arrastrándose y llevando con él una delgada película líquida (cita de Schneil, en: MARGALEF, 1953). VANDEL (1964) lo considera troglófilo.

Megacyclops viridis viridis es una especie troglófila de amplia distribución y ha sido encontrada en Aránzazu, Cueva de Gesaltza y Cueva de Iturmendi. Talla de los machos 1,1-1,3 mm; hembras considerablemente mayores, 1,4-2,2 mm. Como alimentación ha sido indicada detritos, arena, polen, diatomeas y entomostráceos. Vive uno a dos meses. En superficie es frecuente en charcas temporales, zanjas con agua circulante, y aguas salobres. Sobrevive a la desecación y tolera hasta 7,5 gr de sales por litro. Muchos de sus biotopos son ricos en hierro.

Las dos especies de *Acanthocyclops* reportadas para Guipúzcoa son troglófilas de amplia distribución. *A.bisetosus* se distribuye en la región holártica y Nueva Zelanda; *A.languidus disjunctus* es centroeuropea y con mayores preferencias cavernícolas. Ambas especies han sido encontradas en cavidades de Santander y Guipúzcoa. *A.bisetosus* mide 0,8-1,1 mm y *A.l.disjunctus* es algo menor, 0,6-0,7 mm. En sus tubos digestivos aparecen detritos, arena y diatomeas. Caminan lentamente sobre el fondo, pero también nadan. *A.bisetosus* se encuentra en aguas kársticas y en aguas estancadas y salinas; es euryhalina y tolera hasta 50 gr de sales por litro.

Graeteriella unisetiger mide 0,3-0,5 mm y se reconoce por su aspecto harpacticóide y por poseer una sola seda apical en cada rama de la furca. Este copépodo no nada, sino

que camina de modo parecido a los harpacticoides. VANDEL (1964) y GINET & JUBERTHIE (1987) lo consideran una forma stygobia, con ojo presente pero reducido. MARGALEF (1953) menciona que su ojo es grande y negro, y que ha sido citada de biotopos epigeos en Gran Bretaña; en tal caso debe ser considerado troglófilo. Ampliamente distribuido en cuevas de Europa, desde el País Vasco y Pirineos franceses hasta Europa central y Georgia. En la península ibérica sólo es conocida de la Cueva de Santa Isabel (Santander) y cavidades de Ernio (Guipúzcoa). Su distribución recuerda a la del género *Niphargus* (*Amphipoda*) en Europa.

El género *Speocyclops* posee formas exclusivamente subterráneas, consideradas stygobias. *S.sebastianus* sólo es conocido de Guipúzcoa (Cueva de Aitzbitarte). *S.spelaeus* es citado únicamente de Guipúzcoa (cuevas de Aizkirri, San Adrián y Aizkoate) y Santander (cuevas de Santa Isabel y Altamira). Se caracterizan porque las patas del quinto par tienen un primer artejo rudimentario, provisto de un apéndice, y un segundo artejo con otros dos apéndices poco desiguales.

Miden en torno a 0,5 mm y son de hábitos harpacticoides. Son las únicas especies endémicas entre los ciclópodos vascos.

Orden HARPACTICOIDA.

Los harpacticoides o harpacticidos (Figura 32) son copépodos con forma del cuerpo alargada y paralela, de muy pequeño tamaño (menores de 0,5 mm o microscópicos), con un sólo saco ovígero. El grupo incluye especies marinas y de agua dulce, libres, con numerosos representantes en aguas intersticiales y subterráneas. Las especies epigeas no intersticiales habitan en pequeños cuerpos de agua, céspedes y musgos húmedos. Los dos primeros segmentos del abdomen más o menos fusionados; el primero con un sexto par de patas rudimentarias; patas del quinto par formadas por dos piezas. Reproducción similar a la de los ciclópodos. Se mueven serpenteando, con ondulaciones del cuerpo y ayudados por las patas. Su morfología elongada los hace especialmente aptos para desplazarse por los intersticios entre granos de sedimento. Las antenas, cortas, no intervienen en la locomoción; en ellas se encuentran órganos sensoriales, especialmente en el cuarto artejo de las mismas. El tubo digestivo aparece lleno de partículas muy pequeñas, con detritos y algas microscópicas. Las especies subterráneas pierden el pigmento con facilidad, especialmente el del ojo.

Gran número de trabajos sobre harpacticidos hipógeos son debidos a CHAPPUIS (1928; 1933; 1937; 1944; 1958; 1959). Otros muchos autores han aportado datos, entre ellos, ROY (1932), LANG (1948), KLIE (1943), MARGALEF (1953), y ROUCH (1968; 1980; 1985; 1986). Los harpacticidos se dividen en varias familias, de las cuales *Ameiridae*, *Canthocamptidae* y *Parastenocaridae* (Figuras 33 y 34) están representadas en la fauna hipógea de Guipúzcoa:

Familia AMEIRIDAE.

- *Stygonitocrella dubia* (Chappuis).
- *Nitocrella vasconica* Chappuis.

Familia CANTHOCAMPTIDAE.

- *Atteyella crassa* (Sars).
- *Moraria poppei* (Mrázek).
- *Moraria varica* (Graeter).
- *Bryocamptus dentatus* Chappuis.
- *Bryocamptus pygmaeus* (Sars).
- *Bryocamptus pyrenaicus* Chappuis.
- *Bryocamptus weberi* (Kessler).
- *Bryocamptus zschokkei balcanicus* (Schmeil).
- *Epactophanes richardi* Mrázek.
- *Paracamptus* (= *Canthocamptus*) *schmeili* (Mrázek).

Familia PARASTENOCARIDAE.

- *Parastenocaris cantabrica* Chappuis.
- *Parastenocaris stammeri* Chappuis.

Conviene destacar que a pesar de los numerosos trabajos sobre harpacticidos hipógeos, el conocimiento sobre su ecología es fragmentario. Muchos de ellos son representantes de la fauna intersticial y, cuando son hallados en cuevas, es difícil separar las formas estrictamente subterráneas de las epigeas, sobretudo porque ambas son frecuentemente anoftálmicas. Igualmente existen formas muscícolas anoftálmicas, que pueden ser arrastradas desde biotopos húmedos próximos a

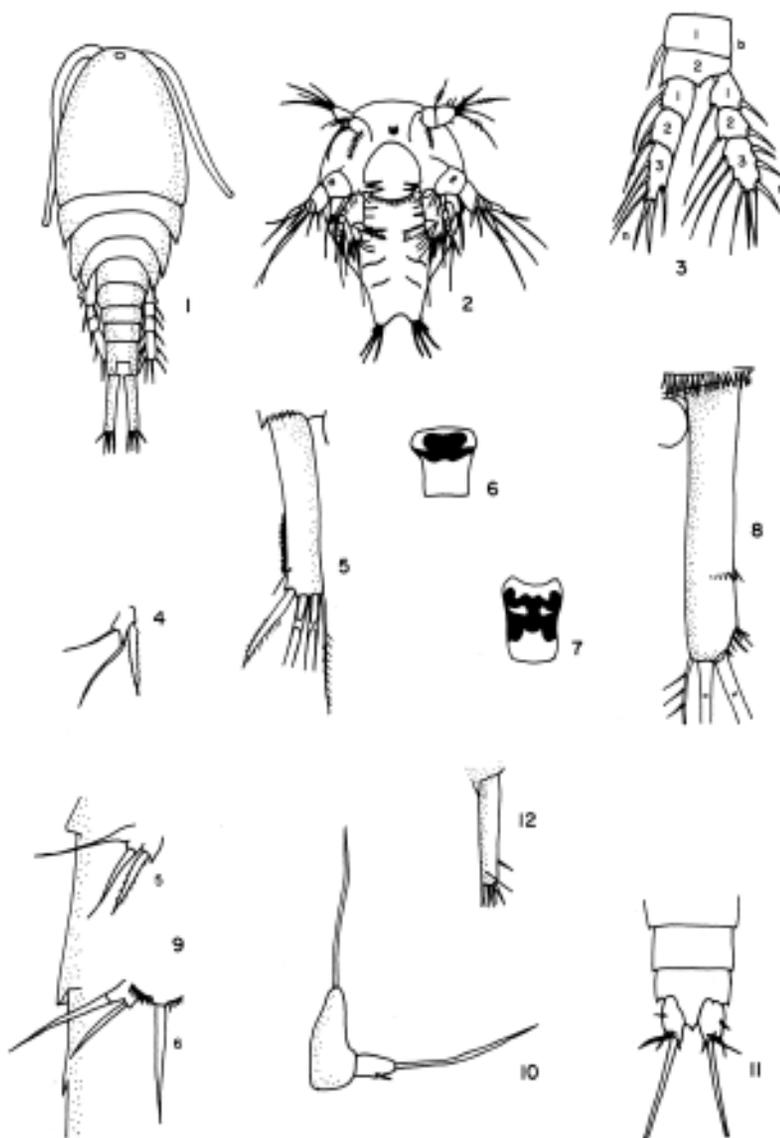


Figura 31. Copepoda, Cyclopoida. 1 = *Eucyclops* sp. 2-6 = *Eucyclops serrulatus* (2 = nauplio, 4º estadio; 3 = pata del tercer par; 4 = pata del quinto par; 5 = rama de la furca; 6 = receptáculo seminal). 7 = *Tropocyclops prasinus* (receptáculo seminal). 8-9 = *Paracyclops fimbriatus* (8 = rama de la furca; 9 = patas 5a y 6a del macho). 10 = *Megacyclops viridis* (5a pata). 11 = *Graeteriella unisetiger* (extremo del abdomen). 12 = *Acanthocyclops bisetosus* (rama de la furca). (De: MARGALEF, 1953).

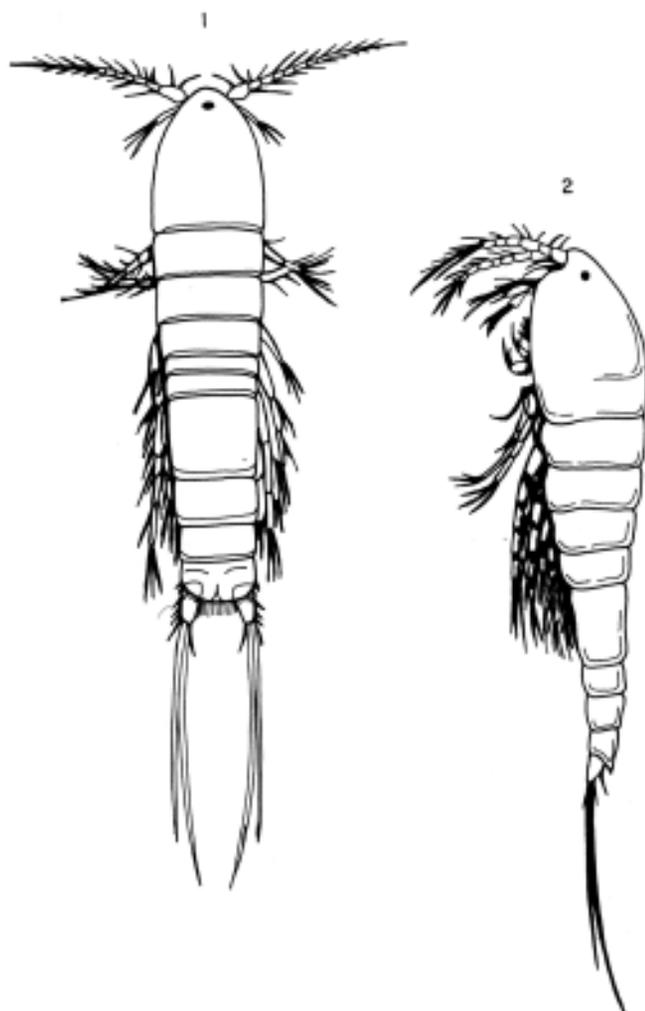


Figura 32. Copepoda, Harpacticoida. Vista dorsal (1) y lateral (2) de un harpacticoido.

las cuevas hacia el endokarst. Los trabajos efectuados en el Sistema subterráneo de Baguet (Ariège, Francia) por los investigadores del Laboratoire Souterrain de Moulis (ROUCH, 1980; ROUCH & CARLIER, 1985) han mostrado un dinamismo muy particular de las poblaciones hipógeas. Mediante el filtrado continuo de las emergencias kársticas ha sido puesto de relieve la exportación de numerosas especies e individuos arrastrados periódicamente fuera del karst por las crecidas subterráneas (fueron estudiados 84.000 individuos de 21 especies, 8 de ellas troglóbios). Así, no sólo hay un arrastre desde poblaciones epígeas de superficie hacia el endokarst, sino también desde éste hacia el exterior a través de las surgencias. Probablemente existirán casos comparables en otros grupos de organismos dulceacuícolas freáticos e intersticiales. A pesar de las entradas y salidas al sistema, las poblaciones hipógeas se mantienen estacionarias (en equilibrio dinámico) gracias a su capacidad de multiplicación. En el caso de los harpacticoides, junto a poblaciones epígeas que atraviesan el karst, existen otras que se mantienen indefinidamente en el medio hipógeo, pero que también pueden ser exportadas en grandes números a través de las emergencias.

Sobre los orígenes de los harpacticoides hipógeos han sido esbozadas diversas ideas. Para VANDEL (1964) es claro que las formas hipógeas han derivado a partir de distintas líneas filéticas: los Ameiridae (*Nitocra* y *Nitocrella*) han colonizado el medio subterráneo directamente a partir del mar; *Bryocamptus* está relacionado con formas muscícolas;

Moraria contiene especies que viven en la arcilla de los lagos, en musgos y sobre madera en descomposición y hojas muertas; *Atheyella* y *Elaphoidella* son los más primitivos representantes de los *Canthocamptidae* y derivan de formas primariamente cosmopolitas, que siguen habitando en biotopos epígeos en las regiones tropicales, mientras que en la zona templada han buscado refugio en las cavernas, siendo algunos de ellos relictos de una fauna tropical del Terciario; *Parastenocaris* tiene especies típicamente intersticiales, de cuerpo alargado y vermiforme, muy adecuado para desplazarse entre las partículas de arena, y probablemente han pasado a través del medio intersticial marino a aguas salobres, y luego a aguas dulces y cuevas. El parentesco de los harpacticoides hipógeos con formas intersticiales y muscícolas es evidente en muchos casos. La anoftalmia y reducciones estructurales son también comunes en las formas intersticiales.

La familia Ameiridae está representada en Guipúzcoa por dos formas troglóbias, endémicas, y sólo conocidas de charcos estalagmíticos en la Cueva de Aizkoate (Ernio). Son éstas: *Stygonitocrella* (= *Nitocrella*) *dubia* y *Nitocrella* *vasconica*, ambas anoftalmas, de 0,3-0,4 mm de talla y cuerpo elongado. Una especie próxima, *Nitocra* *typica* Boeck, ha sido hallada en aguas salobres epígeas en San Sebastián.

Otras formas de harpacticoides de aguas salobres han sido citadas por MARGALEF & BALCELLS (1951) de una charca (antiguo meandro) en Amara (San Sebastián) (Figura 33). Son éstas *Mesochra* *lilljeborgi* Boeck, *Cletocamptus* *confluens* (Schmeil), y *Horsiella* *brevicornis* (Van Douwe), pertenecientes respectivamente a las familias *Canthocamptidae*, *Cletodidae* y *Darcythompsoniidae*. *Horsiella* *brevicornis* no era conocida previamente de la península ibérica. Estas citas de harpacticoides en aguas salobres guipuzcoanas muestran la procedencia marina de algunas líneas filéticas en diversas familias.

La familia *Canthocamptidae* incluye el mayor número de representantes hipógeos (Figura 33). *Atheyella* *crassa*, *Epactophanes* *richardi* y *Paracamptus* (= *Canthocamptus*) *schmeili*, son formas muscícolas comunes en hayedos en país calizo; y se presentan en aguas subterráneas, accidentalmente (*Epactophanes*), o regularmente (*Atheyella* y *Paracamptus*); las últimas citadas también habitan en la zona profunda de grandes lagos de montaña. Las tres especies han sido citadas de sumideros y cavidades en Aralar y Aitzgorri. MARGALEF (1953) señala la presencia de *A. crassa* en manantiales y charcas en Igaratza, Koai y Urbía. Pueden ser consideradas formas troglógenas o subtroglófilas.

El género *Moraria* tiene especies de cuerpo cilíndrico y alargado, con preferencia por aguas oligotróficas, en musgos húmedos y aguas subterráneas. En Guipúzcoa se presentan dos especies de amplia distribución, con talla de 0,4-0,6 mm. *Moraria* *poppei* ha sido colectada en las cuevas de Aitzkirri y San Adrián (Aitzgorri). *Moraria* *varica* en la Cueva de Aitzbitarte (Guipúzcoa) y Cueva de Santián (Santander). Ambas especies son troglófilas.

El género *Bryocamptus* cuenta en Guipúzcoa con 5 especies que se diferencian en el número y disposición de las sedas en los diferentes artejos de las patas y en el número de dientes del opérculo. *Bryocamptus* *pygmaeus* y *B. weberi* son formas troglófilas de amplia distribución y han sido colectadas en cavidades del macizo de Aitzgorri. Las otras tres especies son formas stygobias (troglóbias). *B. dentatus* fué descrita de la Cueva de Aitzbitarte y encontrada posteriormente en una cueva del País Vasco francés y en otra cueva en Italia. *B. pyrenaicus* ha sido encontrada en cavidades de la vertiente pirenaica francesa y de Aralar. *B. zschokkei balcanicus* es una subespecie conocida de diversas cavidades de Guipúzcoa y Santander.

La familia *Parastenocaridae* cuenta con dos especies troglóbias de *Parastenocaris* caracterizadas por su cuerpo extremadamente alargado, aunque su longitud es de sólo 0,3 mm (Figura 34). *Parastenocaris cantabrica* y *P. stammeri* fueron descritas de la Cueva de Santían y de la Cueva de Santa Isabel (Santander), respectivamente, y encontradas posteriormente en cavidades de Aitzbitarte y Ernio. El grupo de especies estrictamente cavernícolas de *Parastenocaris* se distribuye en los Pirineos occidentales, País Vasco y Cantabria, con una sólo excepción: *P. proserpina*, del sur de Italia. En opinión de VANDEL (1964) se trata de formas derivadas del medio intersticial.

Adicionalmente deben existir otras especies de harpactídeos hipógeos, pero su estudio requiere técnicas de recolección adecuadas al pequeño tamaño de estos organismos, que sólo han sido estudiados de modo superficial en Guipúzcoa. En años recientes, NOTENBOOM & MEIERS (1985) han efectuado campañas de recolección de fauna intersticial e hipógea en la península ibérica, incluyendo algunas localidades del País Vasco. Los *Cyclopoida* aparecen frecuentemente entre sus capturas, no así los *Harpacticoida* (sólo algunos datos de la cuenca del Bidasoa); el material colectado está en estudio y los resultados sobre estos grupos aún no han sido publicados, por lo que desconocemos cuáles son las especies halladas en Guipúzcoa por estos autores.

Subclase MALACOSTRACA.

Los crustáceos superiores o malacostráceos se caracterizan por la constancia en el número de segmentos del cuerpo (20) y de los apéndices, lo que contrasta con la enorme variabilidad de las subclases anteriores. La porción cefálica posee 5 pares de apéndices (dos de antenas, uno de mandíbulas, dos de maxilas). Los torácicos son siempre 8, algunos anteriores modificados en maxilípedos y los restantes, pereiópodos, con función locomotora. A ellos siguen 6 abdominales (pleópodos) relacionados con la reproducción. En el extremo del abdomen, detrás del ano, existe aún una parte no segmentada del cuerpo (telson). Los pleópodos del último par, llamados urópodos, forman con el telson una especie de nadadera o timón caudal, muy aparente p.ej. en los camarones.

Los malacostráceos comprenden 15 órdenes, 7 de los cuales poseen especies cavernícolas. Estos pertenecen a tres superórdenes: (1) *Syncarida*: orden *Bathynellacea*. (2) *Peracarida*: órdenes *Thermosbaenacea*, *Spelaeogriffacea*, *Mysidacea*, *Isopoda* y *Amphipoda*. (3) *Eucarida*: orden *Decapoda*. El orden *Spelaeogriffacea* sólo es conocido de cuevas en Sud Africa, mientras que los 6 órdenes restantes poseen representantes en Europa. En Guipúzcoa los malacostráceos hipógeos se limitan a los órdenes *Bathynellacea*, *Isopoda* y *Amphipoda*.

Los representantes europeos de *Thermosbaenacea* y *Mysidacea* tienen distribuciones perimediterráneas muy localizadas y son de origen marino. Puede decirse casi lo mismo de los *Decapoda* hipógeos, que sólo posee algunos representantes de agua dulce en las familias *Atyidae* y *Astacidae*. El cangrejo común de río, *Astacus* (*Astacidae*), ha sido encontrado en ríos subterráneos en diversas ocasiones, pero su pre-

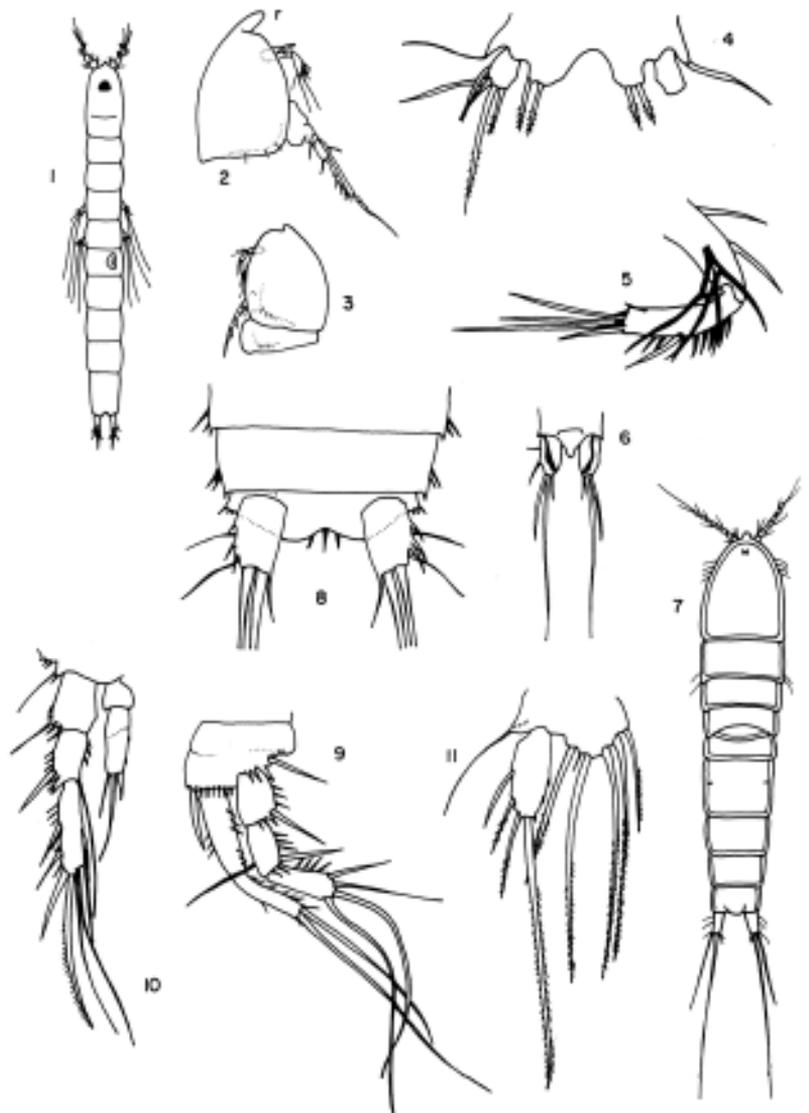


Figura 33. Copepoda, Harpacticoida. 1 = *Horsielia brevicornis*. 2 = *Mesochra lilljeborgi*, cefalotórax visto de lado (r = rostro). 3-5 = *Atheyella crassa* (3 = cefalotórax visto de lado; 4 = patas del 5º par del macho; 5 = 2a antena, mostrando el exopodio). 6 = *Moraria poppei*, furca. 7 = Vista dorsal de un ejemplar de *Moraria* sp. 8-10 = *Bryocamptus pyrenaicus* (8 = extremo del abdomen y furca; 9 = la pata de la hembra; 10 = 4a pata de la hembra). 11 = *Paracamptus* sp., 5a pata de la hembra. (De: MARGALEF, 1953; modificado),

sencia es accidental y no difiere de los ejemplares epígeos. En cambio, en la familia *Atyidae*, el género *Troglocaris* posee varias especies cavernícolas, pero hasta ahora su distribución se circunscribe a cavidades de Yugoslavia, Italia y Sur de Francia.

Superorden SYNCARIDA. Orden BATHYNELLACEA.

Los primeros sincáridos conocidos son descritos de formas fósiles. En 1886 Packard les dá el nombre de *Syncarida*. Los sincáridos del Carbonífero Inferior eran marinos; durante el Carbonífero Superior y el Pérmico colonizan las aguas dulces y se extienden a través de Europa, Norteamérica y Brasil. El primer representante viviente del grupo es descubierto en un pozo de Praga por Vejovsky y será descrito en 1882 bajo el nombre de *Bathynella natans*.

El grupo comprende tres órdenes: *Gamposonychidae* (los cuales son exclusivamente fósiles), *Anaspidacea* y *Bathynellacea* (los dos últimos con representantes vivientes). Los *Anaspidacea* son conocidos de Tasmania y Australia, y poseen formas endógeas que excavan galerías en el suelo y son depigmentadas y anoftálmicas. Los *Bathynellacea*, a pesar de que muestran simplificaciones y reducciones en muchas partes de su cuerpo, son más primitivos que los *Anaspidacea*, principalmente por poseer un primer segmento torácico libre y por los caracteres de su furca (NICHOLS, 1946). La historia de los *Syncairida* muestra que el grupo estaba ampliamente diversificado durante el Carbonífero - Devónico. Los *Bathynellacea* representan relictos extremadamente antiguos de una fauna de agua dulce del Carbonífero.

Los bathyneláceos son especies muy pequeñas (0,7-3 mm), de cuerpo elongado y algo vermiforme. El tórax está formado por 7-8 segmentos libres, cada uno de ellos con un par de patas de estructura que corresponde a la típica y más primitiva de los crustáceos. Poseen toda una serie de reducciones estructurales y caracteres troglomorfo: tegumentos depigmentados, anoftalmia, reducción de los flagelos antenales y de los exopodios de los pereiópodos. Su desarrollo es directo (CHAPPUIS, 1948).

Los bathyneláceos sólo raramente son hallados en cuevas. Ellos son habitantes característicos de las aguas freáticas en el medio intersticial (NICHOLLS, 1946; SPOONER, 1961). Su distribución es cosmopolita. Trabajos sobre el grupo son debidos a CALMAN (1899), NICHOLS (1946), CHAPPUIS (1939; 1948), DELAMARE DEBOUTTEVILLE & ANGELIER (1950), MARGALEF (1951; 1953), SPOONER (1961), SCHMINKE (1973; 1981), SERBAN (1972), SERBAN & COMAS (1978). Su clasificación actual distingue dos familias: *Bathynellidae* y *Parabathynellidae*, ambas representadas en nuestra fauna:

Familia BATHYNELLIDAE.

- *Bathynella* sp.

Familia PARABATHYNELLIDAE.

- *Iberobathynella* (= *Parabathynella*) *fagei* (Delamare & Angelier).

CHAPPUIS (1939) señala la presencia de *Bathynella* en Guipúzcoa en su mapa de distribución del género. Probablemente se trate de la especie *Bathynella natans* Vojtovsky (Figura 35), encontrada también en los Pirineos franceses. En conjunto, la distribución del género es paralela a la del anfípodo *Niphargus* en Europa (MARGALEF, 1953).

Iberobathynella fagei (originalmente descrito como *Parabathynella fagei* (Delamare & Angelier) mide 1,2-1,5 mm (Figura 36) y es de cuerpo cilíndrico, elongado, depigmentado y sin ojos; el octavo par de patas reducido. Recientemente ha sido colectado en diversas localidades freáticas e intersticiales de la península ibérica, incluyendo algunas cuevas y surgencias. BELLES (1987) lo cita para el País Vasco; NOTENBOOM & MEIJER (1985) citan *Bathynellacea*, sin especificar, de una cueva alavesa. Es más que probable su presencia en Guipúzcoa. De todos modos, como ha sido señalado, el grupo es básicamente intersticial y no exclusivamente cavernícola.

Superorden PERACARIDA. Orden ISOPODA.

Los isópodos son uno de los grupos de crustáceos mejor representados en el medio hipógeo. En el karst guipuzcoano están presentes 6 familias (y probablemente una séptima) pertenecientes a tres subórdenes distintos. Los dos primeros

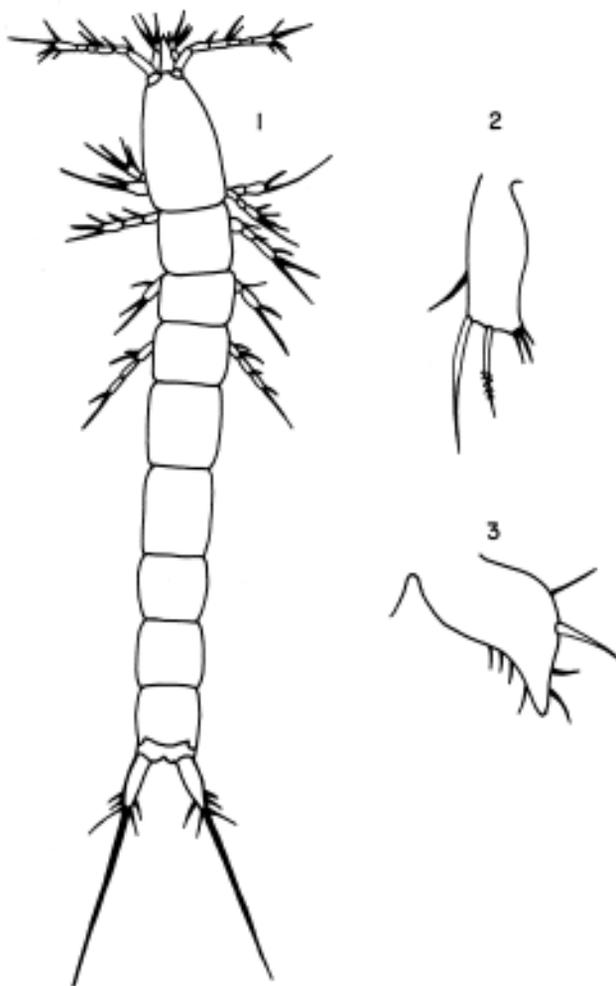


Figura 34. Copepoda, Harpacticoida. 1 = Aspecto general de un *Parastenocaris*. 2 = *Parastenocaris stammeri*, 5a pata del macho. 3 = *Parastenocaris cantabrica*, 5a pata del macho. (1 de: ROUCH, 1968; 2-3 de: MARGALEF, 1953).

comprenden especies acuáticas, mientras que el último grupo es fundamentalmente terrestre.

Los isópodos tienen un cuerpo deprimido y relativamente ancho. Se caracterizan por poseer casi siempre siete segmentos torácicos libres, con sus apéndices locomotores muy semejantes entre sí, de donde deriva el nombre del grupo (isos = igual; podos = piés o patas). Los segmentos del abdomen tienen tendencia a fusionarse, mientras que el telson engloba algunos segmentos anteriores, recibiendo entonces la denominación de pleotelson. Los pleópodos o apéndices abdominales, en número de 5 pares, tienen forma de lámina; los dos primeros están asociados a la reproducción; los restantes a la función respiratoria; el último par constituye los urópodos, generalmente largos y sobresalientes. Ojos sentados, reducidos en casi todas las formas de agua dulce, y ausentes en los cavernícolas e intersticiales. El tubo digestivo es lineal y la excreción se realiza principalmente a través de las glándulas maxilares.

Los machos suelen ser mayores que las hembras, con dos penes en las aberturas genitales del último segmento torácico. No obstante, la inseminación de la hembra se efectúa con unos pleópodos modificados en apéndice copulador. La hembra posee una cámara incubadora limitada por láminas pertenecientes a las patas torácicas; es probable que en muchos casos los huevos sean fecundados cuando ya están en la cámara. El desarrollo de los embriones se produce dentro de

la cámara incubadora, y cuando salen a la vida libre los isópodos ya presentan su forma definitiva. Existen casos de partenogénesis y en algunas especies los machos son muy raros o incluso nunca han sido observados.

La mayoría de los isópodos son formas marinas, y en las de agua dulce muchas estirpes han evolucionado adaptándose a la vida hipógea. En su mayor parte se alimentan de detritos vegetales y cadáveres de animales.

Numerosos investigadores han aportado trabajos sobre isópodos cavernícolas. Algunos de los que guardan mayor relación con la fauna guipuzcoana o su biología son, entre otros, RACOVITZA (1925; 1950), VANDEL (1948; 1953; 1965; 1967); MARGALEF (1946; 1952; 1953; 1969), MARGALEF & BALCELLS (1951), CHAPPUIS (1949), KARAMAN (1959), CHAPPUIS & DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960), DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960), MAGNIEZ (1966; 1974-75-76; 1978; 1983), SCHMOLZER (1971), ESCOLA (en: ESPAÑOL et al., 1980), HENRY (1981; 1983), HENRY & MAGNIEZ (1983), HENRY et al. (1986), NOTENBOOM & MEIJERS (1985). Las especies hasta ahora citadas de nuestra fauna hipógea son:

Suborden SPHAEROMIDEA.

Familia SPHAEROMATIDAE.

- *Sphaeroma hookeri* Leach.

Suborden ASELOTA.

Familia JAERIDAE.

- *Jaëra ortizi* Margalef.

Familia STENASELLIDAE.

- *Stenasellus breuili* Racovitza.

- *Stenasellus virei* Dollfus.

Familia ASELLIDAE.

- *Proasellus* "grupo" *spelaeus* Henry & Magniez.

Familia MICROPARASELLIDAE.

- Probable.

Suborden ONISCOIDEA.

Familia TRICHONISCIDAE.

- *Trichoniscoides cavemicola* Budde-Lund.

- *Trichoniscoides dubius* Arcangeli.

- *Trichoniscoides pseudomixtus* Arcangeli.

- *Escualdoniscus coiffaiti* Vandel.

Familia ONISCIDAE.

- *Oniscus asellus* Linné.

El suborden *Sphaeromidea* está compuesto principalmente por animales marinos. Los cuerpos de estos isópodos son convexos y tienen la capacidad de volución, es decir, pueden enrollarse sobre sí mismos formando una bola, por lo cual han recibido el nombre de "esferómidos". La familia *Sphaeromatidae* tiene algunos representantes troglóbios en Europa (*Caecosphaeroma*, *Monolistra*, *Microlistra*) que ilustran el pasaje de ancestros marinos, progresivamente adaptados a ambientes salobres, y luego a aguas dulces subterráneas. *Sphaeroma hookeri* (Figura 37) es una especie de 8 mm de talla típica de aguas salobres (tolera desde salinidades próximas a la del mar hasta aguas prácticamente dulces). Fue citada por MARGALEF & BALCELLS (1951) de un meandro de agua salobre en San Sebastián y posteriormente encontrada en la Cueva de Unanue, cuyo río subterráneo es alimentado por el Sumidero de Matxitxu (a escasos 4 Km de Ondarreta, San Sebastián). Es conocida de lagunas salobres del litoral mediterráneo occidental y del atlántico europeo. Puede ser considerada una forma troglófila. Se alimenta principalmente de detritos vegetales.

El suborden *Asellota* está integrado por animales acuáticos y contiene una gran variedad de especies hipógeas de gran interés. En la fauna guipuzcoana están representadas, desigualmente, 4 familias. El grupo se caracteriza por poseer el

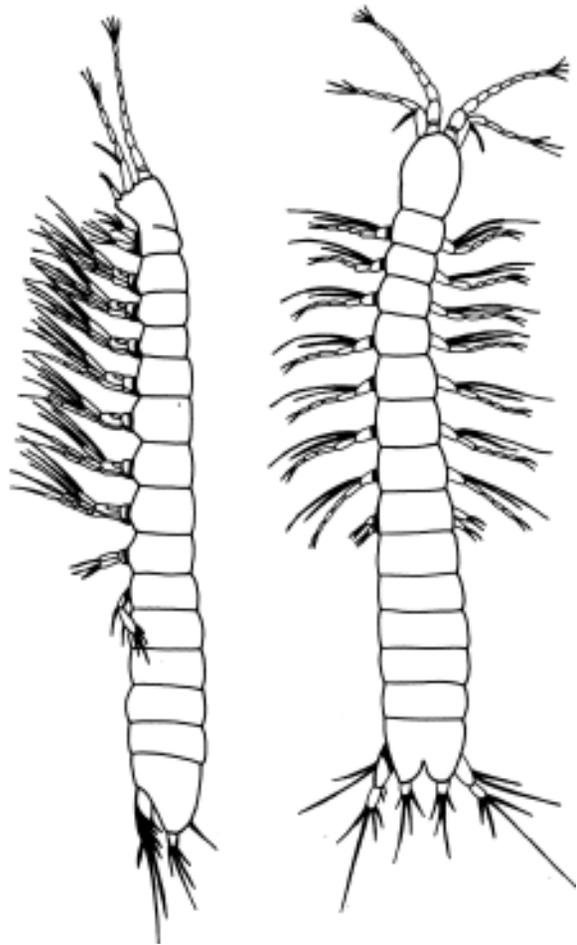


Figura 35. *Syncarida. Bathynella natans.* (De: CHAPPUIS, 1939; modificado).

cuerpo deprimido dorso-ventralmente y por presentar segmentos abdominales fusionados. Las formas cavernícolas poseen caracteres altamente modificados, especialmente en el pleon y pleópodos.

La familia *Jaeridae* (para otros autores *Janiridae*) (Figura 37) posee la especie troglófila *Jaëra ortizi*, descrita por MARGALEF (1953) de un riachuelo sobre sustrato calizo en un pequeño macizo kárstico próximo a Pasajes. En el mismo también estaba presente el anfípodo *Gammarus berilloni*. En opinión de MARGALEF las especies de *Jaëra* observadas en la península ibérica (*J.ortizi* y *J.balearica*, esta última de Mallorca) se pueden considerar derivadas de la especie marina *J.nordmanni* (Rathke), de la cual difieren muy poco. No obstante son fisiológicamente diferentes, porque en otro caso la invasión de las aguas dulces sería general y no limitada a localidades aisladas. *J.ortizi* es una forma oculada, de 3 mm, que difiere de *J.balearica* en los caracteres de las patas del macho y en que posee un menor número de artejos en el flagelo de la segunda antena. Ambas especies habitan en país calizo. Su alimentación es una pasta fina de detritos, partículas minerales y raeduras. HENRY (1981) colecta una especie indeterminada de *Jaëra*, afín a *J.nordmanni*, oculada y pigmentada, en la Cueva de las Brujas (Zugarramurdi, Navarra). Creemos muy probable que se trate de la misma especie (*J.ortizi*). En todo caso, estos pequeños *Jaeridae* ilustran muy bien el proceso de colonización del medio kárstico a partir de elementos marinos. *J.ortizi* constituye un endemismo vasco, sólo conocida de las localidades citadas.

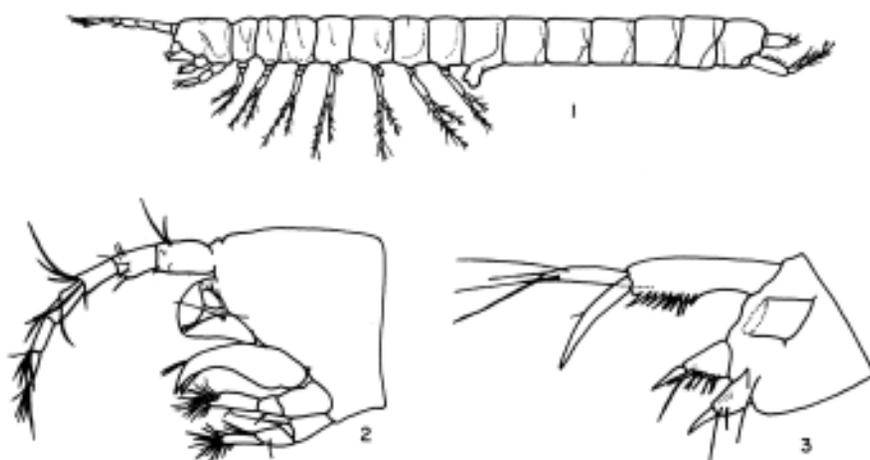


Figura 36. *Syncarida*. *Ibero bathynella fagei*. 1 = aspecto general. 2 = cabeza. 3 = últimos segmentos con los urópodos y el telson. (De: DELAMARE & ANGELIER, 1950; MARGALEF, 1953; modificado).

Los *Stenasellidae*, anteriormente considerados una subfamilia de *Asellidae*, se caracterizan por su morfología primitiva, particularmente por el desarrollo de los dos primeros segmentos del pleon, cuya estructura es normal, mientras que en el resto de los *Asellota* estos segmentos han experimentado una fuerte reducción. Todas las especies de esta familia son estrictamente hipógeas y de gran interés. El área de distribución de los *Stenasellus* incluye diversas regiones cálidas de Eurasia y gran parte de África (Angola, Costa de Ivory, Congo). Su vasta distribución geográfica, junto con su consistente hábitat hipógeo, sugieren para este género un antiguo origen. *Stenasellus* es un relicto, y más exactamente, un relicto termófilo. El análisis hecho por MAGNIEZ (1978) de las localidades europeas de *Stenasellus*, muestra que se trata de una distribución biogeográfica de tipo "tyrrénica". Este término designa una fauna de origen marino antiguo, que se instaló sobre el continente mediterráneo del Paleógeno; los representantes de esta fauna siguieron los fragmentos de este continente tras su partición durante el Terciario. Los ancestros más termófilos de los *Stenasellus* fueron diezados por las glaciaciones del Cuaternario. Su área biogeográfica actual es interpretada como una recolonización reciente, a partir de

las poblaciones hipógeas que sobrevivieron, y que han seguido una vía subfluvial a través del medio intersticial (GINET & JUBERTHIE, 1987). La población de la Sima de Padirac (Francia) p.ej., es interpretada como una recolonización del medio kárstico desde abajo hacia arriba a través de las aguas intersticiales del valle (MAGNIEZ, 1978).

Stenasellus virei, la más antigua especie conocida, habita en cuevas y en el medio hypotelminorreico, y como todas las especies del grupo posee una morfología elongada, especialmente apta para desplazarse entre granos de arena (Figura 38). A través de este hábitat encuentra una vía adecuada para seguir a través de los ríos subterráneos hasta alcanzar los gours, que es su biotopo preferido en el interior de las cuevas. MAGNIEZ (1974-75-76) ha destacado

la enorme duración de todas las fases de su ciclo vital y una longevidad extraordinaria (12-15 años), la mayor entre todos los *Asellota*, incluyendo las formas hipógeas.

La familia *Stenasellidae* está representada en Guipúzcoa por dos especies estrictamente stygobias, cavernícolas-freáticas, de 6 a 13 mm de talla, ciegas y depigmentadas (coloración rosa pálido). Son de hábitos micrófagos y se la encuentra preferentemente en gours con fondo arcilloso. *Stenasellus breuili* es una especie endémica del País Vasco, sólo conocida de las cuevas de Astiz o Akelar (sinclinal central de Aralar) y de Aitzkirri (macizo de Aitzgorri). *Stenasellus virei* era conocida de cuevas pirenaicas y de la Sima de Padirac y otras cavidades del Sur de Francia; en la década del 60 fué colectada por nosotros en la Cueva de los Longinos (Estella, Navarra) y en la Cueva de Altxerri (Orio, Guipúzcoa). Ver: ESCOLA (en: ESPAÑOL et al., 1980).

La familia *Asellidae* está representada por el género *Proasellus*, de características parecidas al grupo anterior, es decir, son formas stygobias (sin ojos y depigmentadas), de pequeña talla (5-7 mm), y de hábitos Cavernícolas-freáticos, encontrándose en cuevas, surgencias y medio intersticial. Los *Proasellus* guipuzcoanos pertenecen al "grupo" *spelaeus*, de distribución Ibero-aquitana. Este "grupo" está representado por un conjunto de 7 especies estrechamente relacionadas: 4 de ellas son endémicas de Portugal, *P.cantabricus* de Santander, y las dos restantes del País Vasco. Estas últimas son *Proasellus chappuisi* Henry & Magniez y *Proasellus spelaeus aquae-calidae* (Racovitza). *P.chappuisi* es una forma troglobia endémica de cavidades alavesas (macizo del Gorbea), mientras que *P.spelaeus aquae-calidae* (subespecie que algunos autores elevan al rango de especie = *P.aquae-calidae*) es propia del País Vasco francés (macizo de Arbailles, Cueva de Oxibar, Cueva de Eaux Chaudes en Laruns). *Proasellus* del "grupo" *spelaeus* han sido colectados en años recientes en Guipúzcoa y macizos limítrofes con Alava y Navarra (NOTENBOOM & MEIJERS, 1985). Las localidades de captura son: el

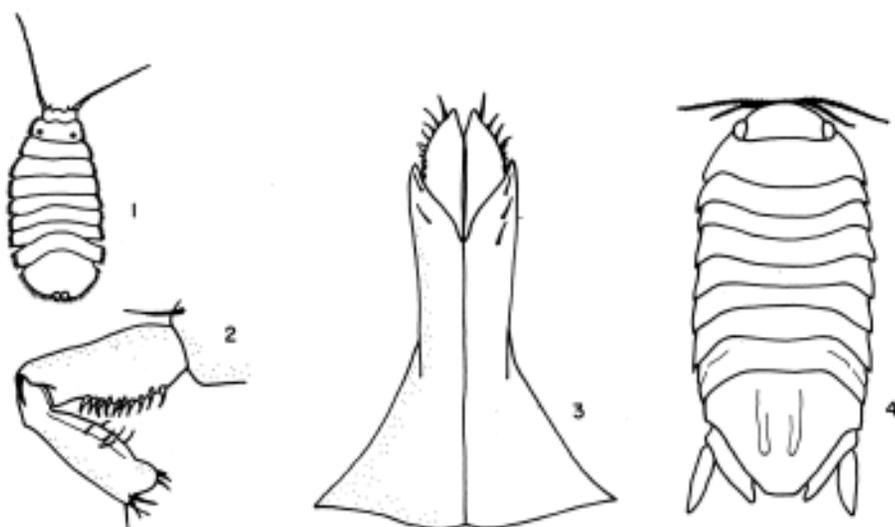


Figura 37. *Isopoda*. 1-3 = *Jaera balearica* (1 = vista dorsal; 2 = 4a pata; 3 = primer pleópodo). 4 = *Sphareroma hookeri*. (De: MARGALEF, 1953).

Nacedero del Larraun y la Cueva de Alli (sinclinal central de Aralar); la Surgencia de Ubao y otras localidades próximas a Oñate (macizo de Aitzgorri); y surgencias alavesas en el flanco sur de la Sierra de Aitzgorri (Iturrioz) y San Millán, la primera de las cuales drena la zona de Urbía (Guipúzcoa). Probablemente todos estos ejemplares pertenezcan a la especie *P. chappuisi*. Adicionalmente hay otras localidades de captura de *Proasellus* en las cuencas del Ugarana y Bidasoa (en Navarra), que probablemente pertenezcan a *P. spelaeus aquae-calidae*, aunque la determinación específica requiere confirmación. En todo caso preferimos incluir los ejemplares guipuzcoanos en el "grupo" *spelaeus*, sin especificar, en espera de su identificación definitiva. Se trata de una forma troglobia y endémica del País Vasco.

diámetro del cuerpo en torno a 80 micras. Son típicos habitantes del medio intersticial, depigmentados, anoftálmicos, y tienen la habilidad de desplazarse entre los granos de arena hacia adelante y hacia atrás con igual facilidad (CHAPPUIS & DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960). Todas estas características indican que su adaptación al medio intersticial es de larga data (VANDEL, 1964). Las formas conocidas de *Microparasellidae* habitualmente son halladas en playas arenosas marinas o en aguas freáticas en los aluviones de valles próximos al mar, y ésta es sin duda la vía seguida para la colonización de las cavernas. NOTENBOOM & MEIJERS (1985) reportan la captura de *Microparaellidae* no determinados de una surgencia en Yanci, cuenca baja del Bidasoa (Navarra), a 15 Kms del litoral cantábrico. Por su proximidad

a Guipúzcoa pensamos que también debe encontrarse en territorio guipuzcoano, tanto en el Bidasoa como en otros afloramientos próximos al mar. No obstante, este grupo debe ser considerado intersticial y no propiamente cavernícola.

Los isópodos terrestres cavernícolas pertenecen al suborden *Oniscoidea*, representado en nuestra fauna por la familia *Trichoniscidae*. Una buena parte del conocimiento sobre este grupo es debida a los trabajos de VANDEL (1960-62; 1964). Un resumen de las especies presentes en Guipúzcoa- fué elaborado por ESCOLA (en: ESPAÑOL et al., 1980).

Los oniscoideos cavernícolas son relictos de antiguas faunas anteriormente extendidas en la superficie del suelo; al cambiar las condiciones climáticas encontraron refugio en el medio subterráneo y en él han subsistido hasta el presente. En general se trata de especies muy higrófilas, con régimen alimenticio saprófago o detritívoro. Frecuentes en las cuevas, se los encuentra con relativa facilidad sobre las paredes y suelos arcillosos, sobre detritos leñosos (madera muerta), y en zonas tapizadas por recubrimientos estalagmíticos. Muchas especies de isópodos terrestres son formas troglófilas que además de vivir en las cuevas pueden también habitar en el medio endógeo y humícola. La distinción entre cavernícolas, endógeos y humícolas no tiene límites muy precisos, ya que en los tres medios pueden encontrarse formas depigmentadas y con diversos grados de regresión ocular. No obstante, las formas más modificadas son los cavernícolas troglóbios, y en ellos la regresión ocular alcanza un grado mayor

que en las formas endógeas. Durante el Cuaternario la región Holarctica fué sometida a numerosos períodos de frío intenso, durante los cuales fué parcialmente cubierta por glaciares. Esta es la razón por la cual la gran mayoría de los oniscoideos cavernícolas (90% de las especies conocidas) se presentan en Europa y Norteamérica: ellos constituyen relictos de una época preglaciar (VANDEL, 1960).

En las zonas de Europa pobladas durante el Terciario por especies termófilas, los períodos de frío intenso y el avance de los glaciares determinaron la destrucción casi total de la fauna de tipo "cálido" preexistente; sólo algunas líneas filéticas lograron encontrar refugio y sobrevivir en el medio subterráneo. Una parte de la fauna kárstica actual está constitui-

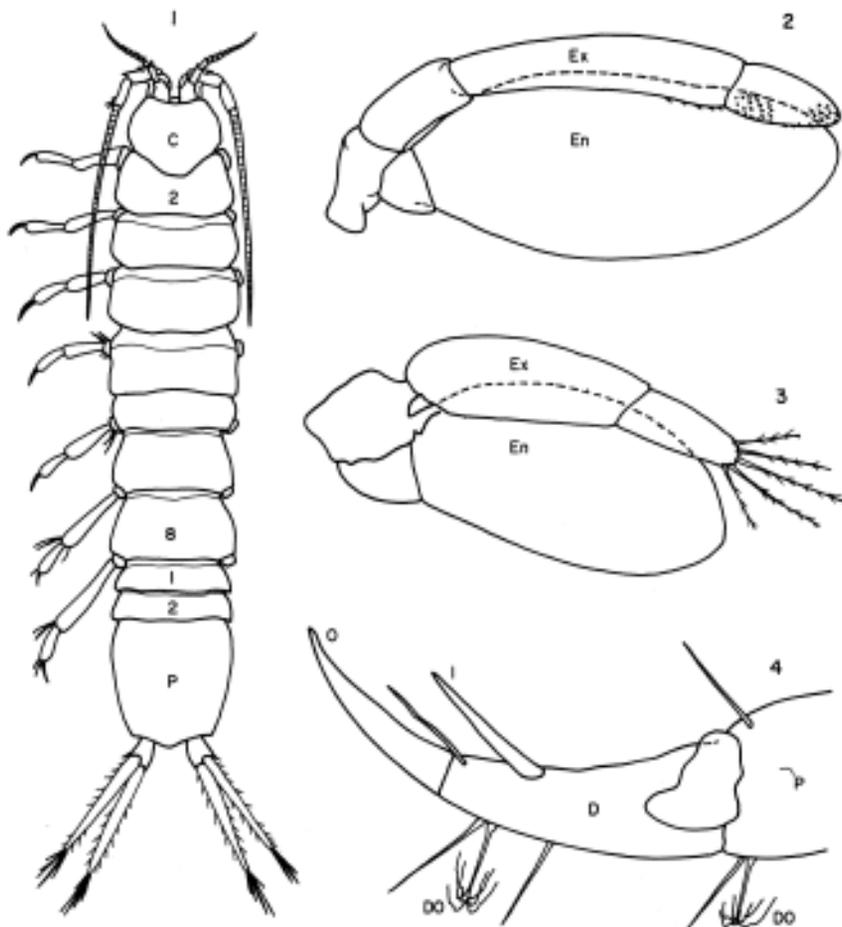


Figura 38. *Isopoda. Stenasellus virei*. 1 = Vista dorsal. 2 = Pleópodo 5 (D = dactylopodio; DO = órgano dactiliano; P = propodio; 0 = uña o espina externa número 0; 1 = espina externa 1; En = endopodio; Ex = Exopodio). (1 de: RACOVITZA, 1925; modificado).

La familia *Microparasellidae* es creada por KARAMAN (1959) e incluye isópodos típicamente marinos. Anteriormente era considerada una subfamilia dentro de los *Parasellidae*. El grupo está predominantemente compuesto por formas marinas, particularmente abundantes en las regiones profundas abisales entre 1000 y 3000 m de profundidad; algunos de ellos colonizaron el medio intersticial litoral y las aguas dulces subterráneas. Los *Parasellidae* son considerados en su conjunto un grupo relicto de gran antigüedad. Los primeros representantes cavernícolas comienzan a encontrarse a partir de 1933, por Karaman, en Yugoslavia, y están estrechamente relacionados con formas marinas. La morfología de los *Microparasellidae* es de cuerpo alargado, extremadamente elongado, con longitud total próxima al milímetro y

da por elementos zoológicos antiguos de este tipo; entre los isópodos terrestres este es el caso del género *Escualdoniscus*, en el País Vasco, y de *Spelaeonethes*, *Alpioniscus* y *Carlioniscus*, en Francia y Europa central; las especies de estos grupos son consideradas relictos termófilos (GINET & JUBERTHIE, 1988).

En otros casos, como es común en la cadena pirenaica, durante los períodos glaciares cuaternarios se desarrollaron glaciares de valle. En tomo a ellos algunas líneas filéticas dieron origen a una fauna nivícola que se instaló en la periferia de estos glaciares, de modo parecido a como lo hace la fauna de alta montaña actual. Cuando los glaciares se retiraron, esta fauna nivícola de baja altitud ha debido entonces buscar refugio en el karst para hacer frente a un clima progresivamente más cálido y demasiado seco para ellos. Esta segunda serie de isópodos cavernícolas corresponde a relictos nivícolas o glaciares; en los Pirineos está muy bien representada por los *Scotoniscus* troglobios. La distribución geográfica actual de este género indica que estos isópodos vivían en la vecindad inmediata del frente de los glaciares de valle (VANDEL, 1960) (Ver, más adelante, Figura 95).

El género *Trichoniscoides*, que es el que posee mayor número de especies cavernícolas en el País Vasco, probablemente representa un caso diferente a los dos anteriores, ya que posee una distribución a lo largo del litoral atlántico de Francia, País Vasco, España y Portugal. Constituido por especies muy higrófilas, probablemente colonizó el medio hipógeo más progresiva y pausadamente, escapando del clima seco tanto de los interglaciares cálidos como de los momentos álgidos de los episodios fríos.

En la península ibérica el género *Trichoniscoides* está representado por 12 especies troglobias: 4 de ellas de Portugal, 2 de Asturias, 4 del País Vasco, y otras 2 del piri-neo catalán. *Trichoniscoides breuili* Vandel es endémica de cavidades de Vizcaya y Alava. *Trichoniscoides cavernicola* es conocida de Santander, Vizcaya y Guipúzcoa, más algunas localidades de los macizos de Altzania y Orobe, limítrofes con Alava y Navarra. En Guipúzcoa tiene el mayor número de localidades hipógeas: macizos próximos a San Sebastián, Hernani, Leaburu, Ernio-Gazume, Uzturre, Otxabio, Izarraitz, Vergara, Udalaiz y Aitzgorri. *Trichoniscoides dubius* sólo es conocida de su localidad tipo, en la Cueva de Aizkoate (Ernio). *Trichoniscoides pseudomixtus* es endémica y exclusiva de Aralar. Los *Trichoniscoides* vascos son formas troglobias y endémicas del país; de ellas sólo *T. cavernicola* posee una distribución un poco más extensa.

La familia *Trichoniscidae* contiene otros dos géneros, que son considerados muy primitivos: *Escualdoniscus* y *Cantabroniscus*. *Escualdoniscus* es un género muy aislado, que no se acerca a ningún otro género conocido, y es exclusivo del País Vasco. La ausencia de apéndice ciliado en el endopodito del primer pleópodo del macho representa una estructura hasta ahora única en los *Trichoniscidae*. Este género, con caracteres sexuales poco evolucionados, sólo posee dos especies, cuya distribución enlaza con la de los *Scotoniscus* del Pirineo-País Vasco, ya que éstos no sobrepasan hacia el oeste el macizo de Arbailles. *Escualdoniscus triocellatus* es una forma troglófila-endógea del País Vasco francés. *Escualdoniscus coiffaiti*, en cambio, es una forma troglobia, estrictamente cavernícola. Su talla es de 5-6 mm, totalmente depigmentada y anoftalma. Fué descrita de la Grande Grotte de Sara (Laburdi) en 1953; posteriormente fué estudiado el material recogido en 1917 por Breuil en la Cueva de Aitzbitarte (Guipúzcoa), perteneciente a la misma especie. Estas son las únicas localidades conocidas de este interesante y primitivo isópodo.

Merece también una corta mención, aunque no esté representado en Guipúzcoa, el género *Cantabroniscus*, el cual

posee una única especie, troglobia: *Cantabroniscus primitivus* Vandel. Este isópodo terrestre lleva una vida acuática y tiene los pleópodos (que cumplen una función respiratoria en los oniscoideos) mucho más desarrollados que otras especies de triconiscidos. Presenta además afinidades con los géneros *Typhlotricholigioides* y *Mexiconiscus* (ambos cavernícolas acuáticos de cuevas de México), lo cual evidencia un origen laurásico para este grupo. En opinión de VANDEL (1967), *C. primitivus* constituye el más antiguo oniscoideo conocido sobre el globo terrestre. *C. primitivus* fué primero conocido de varias cuevas en la región de Arredondo-Ramales (Santander) y posteriormente encontrado en otras cavidades de los valles de Soba y Asón (Santander), Torca de Jornos II (Vizcaya), y algunas localidades próximas del Norte de Burgos, incluyendo una sima en Berberana (Sierra Salvada) y la Cueva del Puente (en Llorenoz), por lo que es también muy probable que habite en localidades alavesas próximas. La presencia de esta especie en Santander y vecinos relieves del País Vasco y Burgos, además de su interés intrínseco, pone de manifiesto el origen polifilético de los triconiscidos hipógeos.

Otros oniscoideos terrestres, comunes en habitats epígeos, constituyen linajes de reciente evolución, cuyas especies se han adaptado bien a la vida en superficie en el mundo de hoy. Por esta razón poseen escasos representantes hipógeos. Este es el caso de las familias *Armadillidiidae*, *Porcellionidae* y *Oniscidae*. Algunos de sus representantes son encontrados en cuevas de modo accidental. Y en realidad se trata de formas endógeas más que de verdaderas cavernícolas. Por su constancia y regularidad en numerosas cuevas guipuzcoanas merece citarse la especie *Oniscus asellus*, de la familia *Oniscidae*. Se trata de un troglóxeno habitual en las bocas y zonas de entrada de muchas cuevas, sobre todo en invierno. Se conocen citas de esta especie en todo el País Vasco.

Orden AMPHIPODA.

El orden *Amphipoda* es, entre los crustáceos, uno de los grupos que posee algunos de los representantes más típicos de la fauna acuática hipógea. La mayoría de los anfípodos son formas marinas. Todas las formas que habitan en las aguas continentales pertenecen al suborden *Gammaroidea*, que es el único representado en las aguas subterráneas de Guipúzcoa (Figura 39). Los anfípodos son muy conocidos por los espeleólogos y de hecho el género *Niphargus* es el símbolo emblemático de las aguas kársticas europeas. Estos animales tienen la apariencia de pequeños camarones, de 4 a 17 mm de talla, con cuerpo comprimido lateralmente, por lo cual suelen desplazarse recostados sobre uno de sus lados.

La organización del cuerpo en los anfípodos se caracteriza por poseer un primer segmento torácico unido a la parte cefálica. El abdomen posee dos regiones distintas: metasoma y urosoma. La cabeza posee un par de ojos compuestos, generalmente reducidos o atrofiados en las especies intersticiales y cavernícolas. En las antenas se distingue una parte basal más gruesa, el pedúnculo, formado por varios artejos, y un largo flagelo delgado y multiarticulado. Las primeras antenas son grandes y bifurcadas, con dos flagelos. Los primeros artejos de la segunda antena son muy cortos; en el segundo artejo de las mismas se encuentra el orificio excretor de la glándula antenal; el flagelo de la segunda antena es único y en los machos puede llevar unos órganos sensoriales llamados calceolos. De los 8 pares de apéndices torácicos, los del primer par están al servicio de la boca, la cual está rodeada por el labio superior, mandíbulas, dos pares de maxilas, maxilípedos y labio posterior. A los siete segmentos restantes

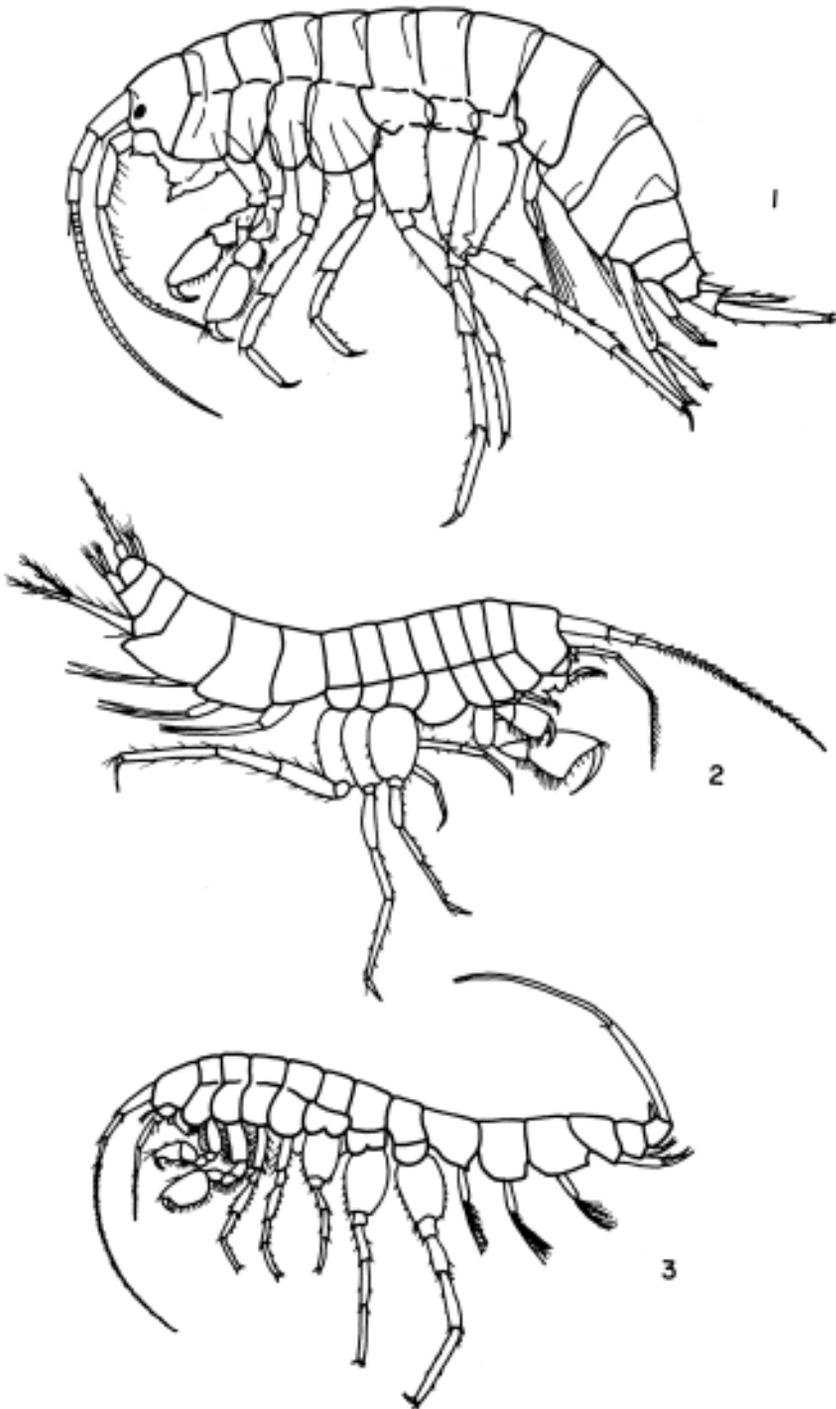


Figura 39. Amphipoda. 1 = *Echinogammarus berilloni*. 2 = *Niphargus ciliatus*. 3 = *Pseudoniphargus vasconiensis*.

del tórax se les sueldan lateralmente las placas coxales, que representan el primer artejo de los correspondientes pereiópodos. De éstos, los dos primeros son llamados gnatópodos y tienen funciones prensoras, ya que terminan en una especie de mano ganchuda formada por el repliegue del dactilo sobre el propodio, y que es particularmente robusta en los machos. El resto de los pereiópodos tiene funciones locomotoras, y también están relacionados con la respiración, ya que en su base se encuentran las branquias. En las hembras existen láminas en la base de algunos pereiópodos que forman una cámara incubadora en la cual se desarrollan los huevos.

La posición de las branquias en el tórax o pereion y no en el abdomen como en los isópodos, es una diferencia con estos últimos. A ello se agrega que el abdomen o pleon es muy grande, en ocasiones tanto como el pereion. Los tres primeros segmentos forman el metasoma; sus costados constituyen las placas epimerales y cada uno lleva un par de pleópodos, dirigidos hacia adelante; éstos son bifurcados y dispuestos para nadar; sus basipodios funcionan de manera solidaria gracias a unos ganchitos que los enlazan. Los tres últimos segmentos constituyen el urosoma; sus apéndices o urópodos están dirigidos hacia atrás y están formados, cada uno de ellos, por un basipodio y dos ramas espinosas, que generalmente les sirven para saltar. A esto obedece el nombre de anfípodos, que significa que tienen dos clases de patas en el abdomen, los pleópodos y los urópodos. El abdomen termina con el telson, lámina más o menos hendida y provista de espinas marginales y distales. Las branquias, en número de 4 a 6 pares, están fijas a las placas coxales segunda o quinta (-séptima); el agua que las baña se renueva continuamente gracias al movimiento de los pleópodos.

Los machos suelen ser algo mayores que las hembras. Las gónadas terminan en tubos que desembocan en los últimos segmentos del tórax (en el séptimo en los machos y quinto en las hembras). Los machos sujetan a las hembras por las placas coxales, utilizando para ello sus gnatópodos; así pueden andar unidos mucho tiempo (varios días). No obstante la inseminación es más breve y se realiza volviéndose la hembra y colocándose el macho perpendicularmente, de modo que pueda recibir el líquido seminal en la cámara incubadora, a la que luego van a parar los huevos. Los jóvenes abandonan el huevo cuando han adquirido su forma definitiva. Al cabo de unas 10 mudas alcanzan la madurez sexual. Los anfípodos en general son omnívoros y muy voraces. Acaban con los restos orgánicos de todo tipo. Aunque no suelen atrapar presas vivas, algunas formas son muy carnívoras, mientras que otras consumen restos vegetales y detritos. Los cavernícolas alternan muy diferentes tipos de alimento, incluyendo arcilla.

Numerosos zoólogos y bioespeleólogos han dedicado su atención a los anfípodos. Algunos trabajos sobre ellos son debidos a: STEBBING (1906), CHEVREUX (1920), CHREVREUX & FAGE (1925), VANDEL (1926), SCHELLENBERG (1933), MARGALEF (1944; 1949), RUFFO (1953; 1982), BREHM (1955), BALAZUJ (1957), DRESCO-DEROUET (1959), DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1960), GINET (1971; 1983), MORAND-CHEVAT (1972), GINET & DECOU (1977), STOCK (1977), BOUSFIELD (1977; 1982), KARAMAN (1982), BARNARD & BAR-

NARD (1983), GIBERT (1986), BOTOSANEANU (1986), HOLSINGER (1986), KARAMAN & RUFFO (1986).

Trabajos más relacionados con la fauna de Guipúzcoa son debidos a: MARGALEF (1946; 1952; 1953; 1963; 1970), GALAN & VILLOTA (1970), ESCOLA (en: ESPAÑOL et al., 1980), GINET (1980), STOCK (1980), NOTENBOOM & MEIJERS (1985), NOTENBOOM (1986; 1987; 1990).

Para la ordenación sistemática de los anfípodos hipógeos a nivel supragenérico hemos seguido la moderna clasificación de BOUSFIELD (1983), seguida por SCHRAM (1986) y NOTENBOOM (1991). Los taxones presentes en las aguas subterráneas de Guipúzcoa son:

Suborden GAMMAROIDEA.

Superfamilia CRANGONYCTOIDEA.

Familia NIPHARGIDAE.

- *Niphargus ciliatus cismontanus* Margalef.
- *Niphargus* (*Supraniphargus*) *longicaudatus* (Costa).

Superfamilia HADZIOIDEA.

Familia HADZIIDAE.

- *Pseudoniphargus incantatus* Notenboom.
- *Pseudoniphargus unisexualis* Stock.
- *Pseudoniphargus vasconiensis* Notenboom.

Superfamilia GAMMAROIDEA.

Familia GAMMARIDAE.

- *Echinogammarus berilloni* Catta.
- *Echinogammarus berilloni calvus* Margalef.

La familia *Niphargidae* es establecida por Karaman en 1962 y contiene especies exclusivamente troglóbias y paleárticas. La discusión acerca del origen y filogenia de *Niphargus* sigue actualmente dos hipótesis alternativas. La primera, postulada por CHEVREUX (1920), SCHELLENBERG (1933) y BARNARD & BARNARD (1983), supone un parentesco de *Niphargus* con los géneros marinos *Eriopisa* y *Eriopisella*, y sería por tanto un linaje de los *Hadzioidea*. No obstante, RUFFO (1953) ha señalado que la similitud morfológica entre estos géneros puede ser debida a convergencia de caracteres arcaicos (= symplesiomorfismo) y que de hecho *Niphargus* representa un linaje independiente. La segunda hipótesis supone un parentesco con los *Crangonyctoidea* y es sustentada por BOUSFIELD (1977; 1983), quien los incluye en esta superfamilia junto con las familias *Crangonyctidae*, *Paramelittidae* y *Neoniphargidae*. De acuerdo con KARAMAN & RUFFO (1986) los *Niphargidae* están especialmente relacionados con los *Neoniphargidae* de Australia, India y Madagascar, un grupo de agua dulce con representantes epígeos e hipógeos. Por el momento las evidencias son insuficientes para inclinarse por una de estas dos hipótesis. Las afinidades con los *Neoniphargidae* pueden sugerir un antiguo origen dulceacuícola. En cambio, si BARNARD & BARNARD (1983) están en lo correcto, es más probable un origen marino directo.

Entre los autores que han postulado un origen marino para *Niphargus* se encuentran CHEVREUX (1920), SCHELLENBERG (1933) y VANDEL (1964). Estos autores han destacado que los *Niphargus* son muy próximos a *Eriopisa*, un género representado por una especie marina, *E. elongata*, remarcable por su anoftalmia y distribuida en las regiones costeras. Conviene a la vez destacar que no todos los *Niphargus* son cavernícolas, y el género incluye otras especies hypotelmiorheicas, intersticiales y habitantes de los fondos de grandes lagos alpinos y subalpinos.

La distribución de los *Niphargidae* ocupa el centro de Europa, coincidiendo su límite norte aproximadamente con la línea de máxima extensión de las áreas glaciadas cuaternarias, y faltando en el sur (península ibérica, Sicilia y Peloponeso). En la península ibérica sólo ocurre en dos áreas muy restringidas: el País Vasco y la extremidad Este de los

Pirineos catalanes. Los *Niphargus* viven principalmente en aguas continentales y ocasionalmente en aguas salobres costeras. No obstante, DRESCO DEROUET (1959) ha demostrado experimentalmente que *Niphargus virei*, de agua dulce, tolera bien hasta 25% de agua de mar diluida. La distribución de *Niphargus* no muestra correspondencia con paleo-costas, como es común entre los *Hadzioidea*.

Las diferencias en tamaño entre las distintas especies del género soportan la idea de que la evolución de los *Niphargus* ha sido el resultado de un proceso de neotenia parcial o paedomorfosis (BREHM, 1955), en la cual ciertas estructuras han sido mantenidas en los adultos de algunas especies, mientras que en otras los caracteres son juveniles. Las formas stygobias son las que alcanzan mayor tamaño.

El género está representado en las aguas subterráneas de Guipúzcoa por dos especies exclusivamente stygobias. *Niphargus ciliatus cismontanus*, descrita por MARGALEF (1952) de la Cueva de Gesaltza, y sólo conocida de esta cavidad y de Goenagako leizia (Deva, macizo de Izarraitz). Su talla es de 17 mm y en el tubo digestivo aparecen partículas de tierra y raeduras de cortezas. La otra especie, *Niphargus longicaudatus*, pertenece al subgénero *Supraniphargus*. Ha sido colectada en la Cueva de Ubaran (Andoain), Aitzbitarte (Oyarzun), Kontrolako koba, Goikoerota, Arrikruz (Aitzgorri), Basaura (Urbasa, Navarra) y otras cavidades de Vizcaya. Su talla es de 7 a 12 mm.

La familia *Hadziidae* está representada en nuestra fauna por el género *Pseudoniphargus*. El grupo es exclusivamente stygobio y es agrupado en la superfamilia *Hadzioidea* junto con las familias marinas *Melittidae* y *Carangoliopsidae*. Los *Hadzioidea* son un grupo polifilético, extensamente distribuido a través de las regiones tropicales y templadas del mundo. Los *Melittidae* comprenden muchas especies marinas bentónicas e intersticiales, frecuentemente microftálmicas. Los *Hadziidae* presentan caracteres troglomorfo y reducciones estructurales, y son hallados en cuevas, habitats freáticos costeros oligohalinos o mixohalinos, cuevas anchialinas, y sedimentos macroporosos litorales y sublitorales marinos. El origen de los *Hadziidae* cavernícolas es directamente marino. Refuerza esta idea su gran afinidad con los *Melittidae* marinos y la completa ausencia de *Hadzioidea* en las aguas dulces superficiales. Algunos géneros de la familia tienen una distribución costera en aguas oligo o mixohalinas; otras, como *Pseudoniphargus*, han poblado las aguas subterráneas continentales (kársticas e intersticiales) en áreas que durante el pasado (Cretáceo o Terciario temprano) estaban cubiertas por mares epicontinentales. Las especies stygobias de *Pseudoniphargus* tienen un alto grado de endemismo, con distribuciones restringidas y fuerte tendencia a limitarse a una cuenca hidrográfica.

El género *Pseudoniphargus* se distribuye en el norte de Africa, península ibérica, sur de Francia, Córcega, Dalmacia y Madeira. Anteriormente, todos los representantes cavernícolas eran referidos a una única especie: *Pseudoniphargus africanus* Chevreux (MARGALEF, 1953; 1970; GINET, 1977). Trabajos recientes de STOCK (1980) y NOTENBOOM (1986; 1987) han revisado la sistemática del complejo grupo *africanus*, lo han subdividido, y han descrito toda una serie de especies nuevas. Algunas de las propuestas por NOTENBOOM están basadas en detalles morfológicos poco significativos y, por tanto, son muy discutibles. En el norte de la península ibérica el género *Pseudoniphargus* comprende -según esta versión- 14 especies, que se extienden desde Oviedo hasta Navarra. Siete de ellas están presentes en el País Vasco y 3 en Guipúzcoa. La mayoría de las especies del País Vasco son exclusivamente cavernícolas; las restantes pueden ser tanto cavernícolas como intersticiales y, en el caso de Asturias, predominantemente intersticiales y habitan-

tes del hyporheico y napas parafluviales de ríos epígeos. NOTENBOOM (1986) ha señalado que los *Pseudoniphargus* del País Vasco co-ocurren con *Niphargus* y *Proasellus* frecuentemente, y con *Stenasellus* y *Microparasellidae* más raramente; todas las especies del país son endémicas. Habitan preferentemente en gours y pequeños ríos subterráneos, sobre todo con fondo limo-arcilloso, probablemente debido a que estos sedimentos constituyen un medio orgánicamente enriquecido. Corren con bastante agilidad sobre el fondo, gracias a las patas de los pares tercero y cuarto. Aunque viven en aguas dulces, experimentalmente se ha demostrado que toleran cierto grado de salinidad. Todas las especies del país son ciegas y depigmentadas.

Pseudoniphargus incantatus sólo es conocida de cuevas y surgencias en Aitzbitarte (Guipúzcoa) y en Zugarramurdi, Urdax y Yanci (cuencas del Ugarana y del Bidasoa, Navarra). Su talla es pequeña: 3,5 a 4 mm en los adultos de mayor tamaño. *Pseudoniphargus unisexualis* es de mayor tamaño: 7 a 8,5 mm y sólo es conocida de la Cueva de San Adrián (Aitzgorri) y del río subterráneo de la Sima de Ormazarreta 2 (Aralar); su distribución parece muy localizada y restringida a cavidades en zonas altas, de aguas frías. En los mismos macizos y a menor altitud es sustituida por *P. vasconiensis*, especie que posee una distribución más extensa, encontrándose en numerosas cavidades y surgencias de Aralar, Otxabio, Aitzgorri y Ernio, incluyendo regiones limítrofes con Navarra y Alava. La talla de esta última especie oscila entre 5 y 6 mm en los adultos más grandes.

Conviene destacar que esta síntesis incluye la información de NOTENBOOM (1986) y la existente en las colecciones de la S.C. Aranzadi. La primera de ellas se ha basado en material colectado en Guipúzcoa o zonas próximas en 10 localidades, la mayoría de ellas surgencias o manantiales. Mientras que la segunda incluye principalmente material colectado en cuevas y contiene 256 ejemplares de 41 localidades distintas; este material fué determinado por el Dr. A. GALAN -especialista en anfípodos- en 1984, previamente a la descripción de *P. vasconiensis* por NOTENBOOM (1986) y con posterioridad a los trabajos de STOCK (1980). Probablemente subsisten algunos interrogantes en la sistemática del grupo y sería deseable una revisión más detallada y de conjunto de todos los materiales existentes en las diferentes colecciones.

La familia *Gammaridae* está representada por el género *Gammarus*, que incluye principalmente formas epígeas de aguas dulces y salobres continentales, pero también algunas formas troglóbias en cuevas de Transcaucasia y Yugoslavia. En Guipúzcoa sólo está presente la especie epígea común *Echinogammarus berilloni*, ampliamente distribuida por todo el NE de la península ibérica, SW de Francia, isla de Jersey, Bélgica y Westfalia; no llega a Inglaterra ni a las Baleares. VANDEL (1926) considera que el centro de su área es el Garona. Para centroeuropa representa un inmigrante postglaciar. Es una especie termófila, oculada, de 11 a 16 mm de talla, común en las aguas corrientes lentas, donde se esconde entre las piedras o entre plantas y hojas muertas. En el País Vasco es también frecuente en cuevas, principalmente si son sumideros de ríos epígeos. Puede ser considerada una especie troglóxena, aunque en algunas cavidades completa su ciclo vital en las mismas. En Guipúzcoa ha sido colectada en cavidades y ríos epígeos en todo el territorio, prefiriendo aguas duras (carbonatadas). Su alimentación incluye restos de epidermis vegetales, bacterias, cianofíceas y partículas detríticas muy pequeñas. En algunas cavidades de Aralar se encuentra la subespecie *E. berilloni calvus*, con características intermedias entre *E. berilloni* y *E. lusitanus*, pero más próxima a la primera de ellas (MARGALEF, 1970).

NOTENBOOM (1991) ha llamado la atención sobre algunos aspectos de la evolución de los anfípodos stygobios a

partir de antepasados marinos. Dichos aspectos son particularmente aplicables en el caso de *Pseudoniphargus*, pero también pueden ocurrir en otros grupos de crustáceos, como p.ej. isópodos, ostrácodos y copépodos (ver al respecto: DANIELOPOL, 1980; DANIELOPOL & BONADUCE, 1990; STOCK, 1985; STOCK et al., 1986; VALENTINE & JABLONSKI, 1983; WAGELE, 1985; WILKENS, 1986). La mayor parte de los anfípodos stygobios se originan directamente de ancestros marinos, y no a partir de formas dulceacuícolas. El origen thalassoideo es postulado principalmente sobre la base del parentesco con otros taxa marinos y en la observación de que las distribuciones actuales de las formas stygobias muestran una fuerte correspondencia con antiguas configuraciones de las tierras y mares. Incluso en los casos inciertos, el origen marino directo es la hipótesis más aceptada y más plausible, principalmente porque los anfípodos han alcanzado su mayor diversidad taxonómica en el mar.

La colonización directa de las aguas subterráneas continentales por poblaciones marinas es vista como un proceso evolutivo en dos etapas. En la primera de ellas, las poblaciones marinas se adaptan a habitats creviculares o intersticiales (fisuras, grietas o intersticios) generando poblaciones que NOTENBOOM denomina thalassostygobias; en la segunda etapa se produce la colonización de las aguas subterráneas costeras y subsecuentemente interiores, a través de una migración activa o de un aislamiento pasivo, o a través de una combinación de ambos. Esta segunda etapa puede estar asociada a fluctuaciones en el nivel del mar (regresiones marinas) o al levantamiento y emergencia de macizos sumergidos en cuencas o mares epicontinentales.

Generalmente se ha visto en estos levantamientos del terreno (o retiradas del mar) el factor principal como fuerza conductora del proceso. Sin embargo, estos cambios geológicos raramente provocarán la tensión ecológica necesaria para iniciar el proceso, aunque sí deben intervenir en el aislamiento posterior de las poblaciones thalassostygobias.

Las variaciones en el nivel del mar o el levantamiento tectónico pueden ocurrir a una tasa de unos pocos a diez metros por milenio, y geológicamente son considerados eventos rápidos; no obstante pueden ser seguidos por los animales marinos costeros desplazándose en el mismo sentido en que avanza o retrocede la línea de costa. Salvo en el caso de que se trate de animales estrechamente restringidos a un habitat particular y con valencia ecológica estrecha.

La primera etapa del proceso debe tener mayor impacto, ya que en ella las poblaciones marinas tienen que adaptarse a un ambiente crevicular-intersticial, y para ello deben tener éxito en moverse y reproducirse en dicho medio, hacer frente a recursos alimenticios distintos (en general en un medio oscuro y oligotrófico), y a enfrentarse con decrecientes concentraciones de oxígeno disuelto. Con las poblaciones thalassostygobias ya establecidas, en la segunda etapa se produce la adaptación fisiológica a cambios osmóticos en un medio progresivamente menos salino o sujeto a fluctuaciones y mezclas de agua de distinta salinidad.

Probablemente por ello, las poblaciones stygobias de origen marino no deben ser vistas simplemente como relictos pasivos de cambios forzados por la historia paleogeográfica de una región, sino sujetos activos de un proceso de colonización cuya fase inicial es comandada por las habilidades biológicas y de adaptación ecológica activa de las poblaciones marinas que se deciden a iniciar el proceso. Ver al respecto ROUCH & DANIELOPOL (1987).

Ya que los anfípodos son el último grupo importante de invertebrados acuáticos que consideraremos en esta sinopsis, creemos oportuno destacar en este apartado que, como acabamos de ver, el concepto de relicto y de las cuevas como medio de refugio de antiguas estirpes, no es en modo alguno

contradictorio con la idea de una colonización activa del habitat hipógeo. Y probablemente el concepto de relicto tiene escaso significado como explicación del origen de las poblaciones subterráneas, debiéndose buscar las causas iniciales en factores biológicos y ecológicos. Similar razonamiento puede ser aplicado a la fauna hipógea terrestre; en el sentido de que los cambios climáticos, por sí solos, no constituyen una explicación sobre las primeras fases de la colonización de las cavernas por los invertebrados terrestres. Volveremos sobre estos puntos en los apartados sobre biogeografía y evolución.

Clase DIPLOPODA.

Los diplópodos o milpiés son artrópodos terrestres cuyos segmentos aparentes dan la impresión de poseer dos pares de patas en cada uno de ellos, de donde deriva el nombre del grupo. El cuerpo es alargado y de sección cilíndrica, siempre con más de 11 terguitos o segmentos corporales y 13 o más pares de patas, usualmente muchos más (Figura 40). La cabeza generalmente se destaca del resto del cuerpo y posee un par de antenas cortas, multiarticuladas (generalmente 7 artejos), que le sirven al animal como aparato táctil, con el cual examina continuamente el suelo durante sus movimientos. Los segmentos corporales poseen dos pares de patas, excepto en los 3 ó 4 primeros y los 1 ó 2 últimos, los cuales poseen sólo un par. Cada pata con 6 ó 7 artejos, terminando la misma en una uña apical. La cabeza y el cuerpo están fuertemente quitinizados dorsal y ventralmente, y mucho menos látero-ventralmente, donde se insertan las patas. En la cabeza poseen un par de ojos laterales, formados por un grupo de ocelos; en las formas cavernícolas y endógeas los ojos pueden faltar totalmente, o bien sólo existir las denominadas manchas ocelares, que ocupan el lugar de los ojos y son zonas más claras con un delgado revestimiento quitinoso. Un par de mandíbulas y otras piezas bucales forman en tomo a la boca una estructura llamada gnathochilarium. Además de los ojos poseen órganos olfatorios en las antenas y alrededor de la boca.

Los diplópodos respiran por tráqueas que terminan en estigmas respiratorios (dos pares por segmento) localizados debajo de las coxas de las patas. En los lados de los terguitos poseen los poros de salida de glándulas cutáneas generalmente de olor desagradable. Los sexos están separados. Los poros genitales se abren en el tercer segmento, detrás del segundo par de patas. En los machos las patas del séptimo segmento están modificadas en apéndices copuladores o gonópodos, que sirven para el acoplamiento. Las hembras suelen depositar los huevos debajo de la tierra o de hojas, vegetales, etc. Los jóvenes nacen con pocos segmentos y sólo tres pares de patas. Los diplópodos son animales de movimientos lentos, y viven debajo de las piedras, de las raíces de las plantas, en el suelo o en las cavernas. En general son vegetarianos, mientras que muchos endógeos y cavernícolas tienen un régimen detritívoro. Los diplópodos son un grupo en su mayoría extremadamente higrofilos y son particularmente abundantes en las zonas tropicales.

Los diplópodos cavernícolas presentan caracteres troglomorfo, como: una talla y esbeltez mayores, mayor número de segmentos corporales, mayor número de mudas y de estadios larvales, por lo que alcanzan más tarde la madurez sexual y su longevidad es mayor que en los epigeos. Los ojos generalmente son reducidos o ausentes y su cuerpo depigmentado, aunque estos caracteres también los pueden presentar los endógeos. El número de artejos en las antenas es constante en todos los diplópodos, pero en las formas cavernícolas adquieren las mismas un aspecto elongado, particularmente en los

tres últimos artejos, y generalmente hay también un notable incremento en el número de sedas o pelos táctiles.

Los principales trabajos sobre diplópodos cavernícolas de los grupos relacionados con la fauna hipógea guipuzcoana son debidos a: BRÖLEMAN (1913), VERHOEFF (1938), CONDE & DEMANGE (1961), HAACKER (1961), MAURIES (1966; 1967; 1971; 1974; 1975), CEUCA (1967), TABARACU (1970), MAURIES & VICENTE (1977), VICENTE (en: ESPAÑOL et al., 1980), VICENTE & MAURIES (1980). El País Vasco posee una gran variedad de formas cavernícolas, la mayoría de ellas troglófilas y troglobias, agrupadas en 6 familias de 4 órdenes distintos:

Orden GLOMERIDA.

Familia GLOMERIDAE.

- *Trachysphaera drescoi* Conde & Demange.
- *Trachysphaera ribauti* Conde & Demange.
- *Spelaeoglomeris doderoi* Silvestri.
- *Loboglomeris rugifera* Verhoeff.

Orden CRASPEDOSOMIDA.

Familia ANTHOGONIDAE.

- *Cranogona spagnoli* Vivente & Mauries.

Familia VANDELEUMIDAE.

- *Guipuzcosoma comasi* Vicente & Mauries.
- *Vandeleuma hispanica* Ceuca.
- *Vandeleuma vasconicum* Mauries.

Orden POLYDESMIDA.

Familia POLYDESMIDAE.

- *Polydesmus coriaceuscoriaceus* Porat.

Orden IULIDA.

Familia IULIDAE.

- *Mesoiulus cavernarum* Verhoeff.
- *Mesoiulus henroti* Mauries.
- *Mesoiulus stammeri* stammeri Verhoeff.

Familia BLANIULIDAE.

- *Blaniulus dollfusi* Bröleman.

Es interesante destacar que, aunque el número de especies hasta ahora conocidas no es elevado, en muchos casos se trata de formas endémicas y, en la mayoría de los casos, la localidad típica, de la cual son descritas estas especies, es del País Vasco.

El orden *Glomerida* está representado en las cavernas de Guipúzcoa por tres géneros de la familia *Glomeridae*. *Trachysphaera* (= *Gervaisia*) es un género que comprende especies endógeas y cavernícolas en Europa, extendiéndose su distribución desde la región vasco-cantábrica hasta el Cáucaso y Asia Menor. En la península ibérica sólo son conocidas tres especies cavernícolas: una de ellas de Santander-Asturias y las otras dos de Guipúzcoa. *Trachysphaera drescoi* fué descrita de las cuevas de Aitzbitarte en 1961 y fué encontrada posteriormente en los macizos de Aitzgorri y Orobe. Es una forma troglófila endémica del País Vasco. *Trachysphaera ribauti*, al igual que la especie anterior, sólo es conocida del País Vasco. Su localidad tipo es una cueva de Mondragón; posteriormente fué encontrada en la misma región en Galarrako koba (macizo de Udalaiz). TABARACU (1970) la considera una forma troglobia.

El género *Spelaeoglomeris* comprende antiguos cavernícolas que representan los relictos de una fauna terciaria sin representantes epigeos. En la península ibérica sólo son conocidas dos especies, estrictamente troglobias, de *Spelaeoglomeris*: *S. hispanica*, sólo conocida de una cueva en el valle de Añislo (Huesca), y *S. doderoi*, que fué el primer diplópodo cavernícola citado para el País Vasco, en 1938, por VERHOEFF. Este autor lo cita de la Cueva de Aitzbitarte (Guipúzcoa) como *Spelaeoglomeris racovitzae* Silvestri; pero

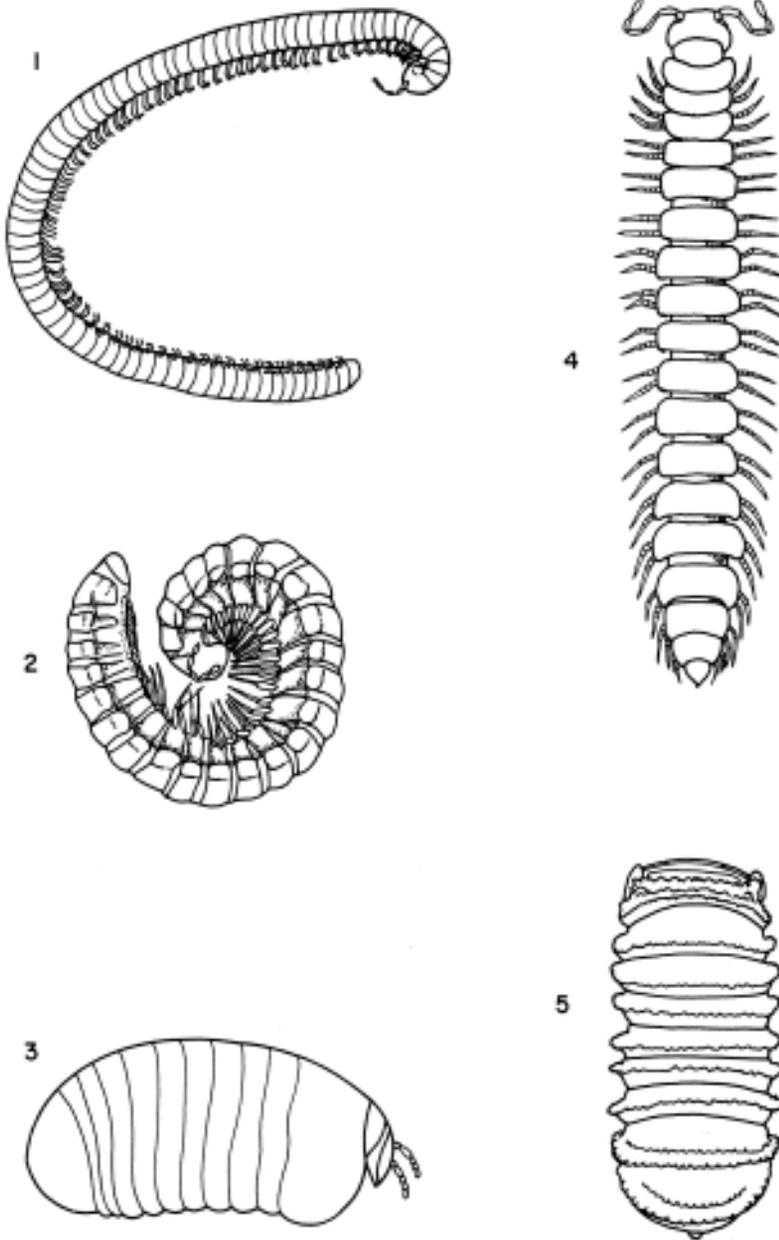


Figura 40. Diplopoda. 1 = *Mesoiulus*. 2 = *Craspedosomida*. 3 = *Glomeridae*. 4 = *Polydesmus*. 5 = *Trachysphaera*. (5 según: DEMANGE, 1959).

una revisión posterior de MAURIES (1971) considera que se trata de la especie *S.doderoi*, conocida también de otras cavidades del País Vasco francés y del Pirineo francés. El área total de la especie es pues vasco-pirenaica.

El género *Loboglomeris* contiene especies principalmente lapidícolas o endógeas, pero en el País Vasco sólo es conocido de dos cavidades guipuzcoanas: Aitzbeltz (macizo de Izarraitz) y Desamalkor (Sierra de Aralar). Se trata de una población intermedia entre *Loboglomeris rugifera rugifera* y *L.r.mauriesi* (HAACKER, 1961), que probablemente constituya una subespecie diferente. Es considerada una forma troglófila.

El orden *Craspedosomida* es un grupo muy diversificado que contiene tanto especies humícolas como otras estrictamente cavernícolas. Su ordenación taxonómica a nivel supragenérico es provisional. En Guipúzcoa están representadas dos familias.

La familia *Anthogonidae* contiene el género *Cranogona*,

que en la península ibérica sólo es conocido por dos especies troglóbias. *Cranogona spagnoli* sólo es conocida de la Cueva de San Valerio o Galarrako koba (Udalaitz), que es su localidad tipo. Se trata por tanto de un endemismo vasco. La otra especie del género, *C.cornutum* Ribaut, ha sido encontrada en una cueva de Lleida.

Vale la pena destacar que, aunque no presentes en Guipúzcoa, la familia *Anthogonidae* posee en territorios vecinos dos géneros troglóbios monoespecíficos y endémicos del País Vasco: *Alavosoma muniesi* Mauries & Vicente (de la Cueva de Mairuelegorreta, Gorbea, Alava) y *Vascosoma coiffaiti* Mauries (descrita del País Vasco francés y encontrada posteriormente en la Cueva del Puente, Orbaiceta, Navarra).

La familia *Vandeleumidae* recibe su nombre del género *Vandeleuma*, descrito inicialmente para la especie troglobia *V.vasconicum*, descubierta en una cueva del País Vasco francés y encontrada posteriormente en la Cueva de Austokieta (Lizarza, macizo de Otxabio). La segunda especie del género, *V.hispanica*, también troglobia, es conocida únicamente de las cuevas de Astiz y Alli (sinclinal central de Aralar). Son las dos únicas especies que posee este género, endémico del País Vasco.

Igualmente interesante es el género *Guipuzcosoma*, incluido en la misma familia que el género anterior. Sólo posee una especie: *Guipuzcosoma comasi*, descrita en 1980 del macizo de Ernio y más concretamente de Leize aundia III, cavidad perteneciente al sistema Sabesaia - Leize aundia. Sólo es conocida de esta cavidad, que es su localidad tipo. Es por tanto otro género endémico y hasta ahora exclusivo de Guipúzcoa. Se trata de una forma troglobia.

El orden *Polydesmida* está representado en Guipúzcoa por la especie *Polydesmus coriaceus*, conocida de diversas cavidades en los macizos de Ernio y Orobe. Se trata de una especie de distribución atlántica que puede ser considerada troglófila; habita tanto en cuevas como en medios epígeos muy húmedos. Normalmente esta

especie se comporta como endógeo en la zona de entrada de las cuevas, donde hay abundantes restos vegetales y madera en descomposición.

El orden *Iulida* es particularmente rico en especies cavernícolas. En las cavernas guipuzcoanas está representado por dos familias: *Blaniulidae* e *Iulidae*. Los *Blaniulidae* europeos están muy relacionados con los *Paraiulidae* de América del Norte. La distribución de los *Iulida* cavernícolas sugiere la existencia de una antigua fauna atlántica, que se extendió por Europa y el Nuevo Mundo antes de la apertura del Océano Atlántico.

La familia *Blaniulidae* posee numerosas formas troglóbias de antiguo origen, particularmente bien representadas por el género *Typhloblaniulus*, que domina por su abundancia entre los diplópodos de los karsts pirenaicos. El género no alcanza a Guipúzcoa, pero sí llega a la parte más oriental del País Vasco. *Typhloblaniulus troglodytes* ha sido descrita del País Vasco francés y ha sido encontrada posteriormente en una

cueva de la región de Orbaiceta (Navarra). Afín al género anterior es la interesante especie *Vascoblaniulus cabidochei*, endémica de la Sima de San Martín (Navarra-Zuberoa). En Guipúzcoa la familia está representada por la especie troglófila *Bianiulus dollfusi*, hallada en el macizo de Aitzbitarte y también en la región navarra de Orbaiceta. Ello sugiere la posibilidad de que futuras investigaciones descubran la presencia de algún *Typhloblaniulus* en Guipúzcoa, al menos en su parte más oriental, que de todos modos sería el límite occidental del área de distribución del género.

Y es que, en efecto, los blianiúlidos troglóbios, típicamente pirenaicos, son sustituidos hacia el oeste (en la región vasco-cantábrica) por otras formas de iúlidos pertenecientes al género *Mesoiulus*. Este último, muy diversificado, sólo ocupa en la península ibérica una estrecha franja, vasco-cántabra, donde está representado por 5 especies cavernícolas, dos de ellas de Santander y tres del País Vasco. Estas últimas son: *Mesoiulus cavernarum*, *M. henroti*, y *M. s. stammeri*.

Mesoiulus cavernarum es una forma endémica guipuzcoana, descrita de las cuevas de Aitzbitarte, que es su localidad tipo. Posteriormente ha sido encontrada en otras muchas cavidades en los macizos de Izarraitz (Cueva de Aitzbeltz), Aitzgorri (Azkonar zulueta), Ernio (Aizkoate) y Aralar (Cueva de Alli, sinclinal central, limítrofe con Navarra).

Mesoiulus henroti hasta ahora sólo es conocida de su localidad tipo en la Cueva de Astiz (sinclinal central de Aralar) y es por tanto otro endemismo.

Mesoiulus s. stammeri es conocida de cavidades de Vizcaya y Guipúzcoa. En esta última en los macizos de Izarraitz (Ekaingo leizea), Aitzgorri (Aitzkirri), y Udalaiz (Galarra). Otra subespecie de la misma, *Mesoiulus stammeri san-cipriani*, es conocida de varias cuevas en la región de Carranza (Vizcaya).

El género *Mesoiulus* presenta además un notable interés biogeográfico. No sólo por estar circunscrito a la región vasco-cantábrica (donde todas sus especies son endémicas), sino también por sus grandes afinidades con el género *Apfelbeckiella*, el cual posee numerosas especies cavernícolas en Bulgaria y Rumania; tal coincidencia sugiere un origen paleomediterráneo para este grupo (MAURIES, 1974). Otras especies del género *Mesoiulus* son conocidas de los Balcanes y Mediterráneo Oriental, donde son preferentemente endógeas. Las especies del País Vasco, en cambio, sólo han sido encontradas en cuevas, aunque se trata de formas poco modificadas, por lo cual han sido consideradas troglófilas (VICENTE, en: ESPAÑOL et al., 1980). En nuestra opinión los *Mesoiulus* vasco-cantábricos constituyen un linaje que si bien es de antiguo origen, sólo ha colonizado las cavernas en épocas relativamente tardías, por lo que constituirían troglóbios de origen reciente. Su adscripción a esta categoría debería ser mantenida en tanto no se descubra la presencia de estas especies en biotopos epígeos o endógeos.

En resumen, del conjunto de especies que integran la fauna diplopodológica de los karsts guipuzcoanos, destaca que una gran mayoría (9 especies) son formas troglóbias, y el resto (4 especies) troglófilas. El porcentaje de endemismos es considerablemente elevado (64%).

Clase CHILOPODA.

Los quilópodos o cienpiés son artrópodos de cuerpo alargado y deprimido dorso-ventralmente; dan la impresión de poseer un par de patas por segmento. Su cuerpo tiene como mínimo 19 segmentos corporales y al menos 15 de ellos poseen un par de patas, insertadas en los lados del cuerpo y ampliamente separadas por placas esternas. Las patas tie-

nen 6-7 artejos y terminan generalmente en una uña apical. La cabeza posee un par de largas antenas, con 14 o más artejos. Ojos compuestos por grupos de ocelos, algunas veces agrupados dando la impresión de ojos facetados. Poseen un par de mandíbulas y dos pares de maxilas. Los apéndices del primer segmento están modificados en dos grandes forcípulas o patas masticadoras, que terminan en garras muy agudas perforadas por un canal inoculador de veneno. Los dos últimos pares de patas frecuentemente modificados y dirigidos hacia atrás. Respiran a través de tráqueas terminadas en espiráculos (estigmas respiratorios) localizados sólo en algunos segmentos (en los segmentos 3, 5, 8, 10, 12 y 14 en los *Lithobiomorpha*). Las aberturas de los orificios genitales se sitúan en el penúltimo segmento del cuerpo.

En la fauna hipógea guipuzcoana sólo está representado el orden *Lithobiomorpha*, caracterizado por poseer 15 pares de patas (Figura 41). Los segmentos corporales son de un tamaño variable, alternativamente, lo que se aprecia fácilmente en las placas dorsales; éstas, en los segmentos 2,4,6,9, 11 y 13, son de menor tamaño que en los restantes segmentos. Los ojos pueden faltar por completo o bien estar formados por 2, 4, o más ocelos simples o grupos de ocelos. Los jóvenes al nacer tienen sólo 7 pares de patas.

Como casi todos los quilópodos, los Litobiomorfos son animales de costumbres nocturnas y muchos de ellos cavernícolas. Las formas epígeas se esconden de día debajo de piedras, en agujeros o lugares oscuros. Son activos depredadores de insectos y otros artrópodos, a los que atrapan con facilidad y dan muerte inoculando la ponzoña con sus agudas forcípulas. Es poco lo conocido sobre el tipo de veneno de estos animales, que de todas formas es inofensivo para el hombre, aunque muy eficaz en animales pequeños.

El género más importante de este orden es *Lithobius*, el cual contiene tanto formas troglófilas como otras troglóbias. Las especies troglóbias de *Lithobius* se distribuyen principalmente en la región vasco-cantábrica, Pirineos, y en el karst Adriático.

Estas formas cavernícolas difieren de las de superficie por una serie de caracteres: depigmentación más o menos acusada; reducción en el número y tamaño de los ocelos (que puede incluir la desaparición total del aparato ocular); notable desarrollo del órgano de Tömösvary (el cual parece tener funciones higró y mecanoreceptoras); alargamiento de los apéndices y de los segmentos corporales; antenas elongadas, con mayor número de artejos. En la mayoría de las especies de *Lithobius* el número de artejos antenales oscila entre 20 y 50; en muchos troglóbios supera esta cifra y en las formas más modificadas puede llegar a alcanzar un número incluso mayor de 100. Simultáneamente, la elongación del cuerpo y de las patas les puede dar un aspecto similar a *Scutigera* (género extremadamente grácil de quilópodo del orden *Scutigeraomorpha*).

Los principales trabajos sobre quilópodos cavernícolas de nuestra región son debidos a: DEMANGE (1955; 1957; 1959; 1962) y MATIC (1957; 1958; 1959); y más recientemente a DEMANGE & SERRA (1978) y SERRA (en: ESPAÑOL et al., 1980; 1981; 1983). El material faunístico colectado por la S.C. Aranzadi ha sido estudiado por este último autor.

Las especies de litobidos cavernícolas de Guipúzcoa pertenecen todas ellas al género *Lithobius*, de amplia distribución holártica. Excepto una especie, perteneciente al subgénero *Monotarsobius*, todas las demás se incluyen en el subgénero *Lithobius* s.str. Ambos subgéneros se diferencian porque en el primero (*Monotarsobius*) la articulación de los tarsos es indistinta y no funcional en los trece primeros pares de patas, mientras que el segundo (*Lithobius*) presenta la articulación del primer tarso con el segundo visible y funcional en

los quince pares de patas. Los *Lithobius* guipuzcoanos presentan todos los tipos intermedios entre formas troglófilas muy poco modificadas y otras estrictamente cavernícolas con diversos grados de modificación. Numerosas formas son endémicas del País Vasco. A continuación la lista de especies y subespecies presentes:

Familia LITHOBIDAE.

- *Lithobius* (*Monotarsobius*) *reisseri* Verhoeff.
- *Lithobius anophthalmus* Matic.
- *Lithobius san-valeri* Matic.
- *Lithobius navarricus* Matic.
- *Lithobius crypticola* alavicus Matic.
- *Lithobius romanus* *inopinatus* Matic.
- *Lithobius validus* *vasconicus* Chalande.
- *Lithobius derouetae* Demange.
- *Lithobius derouetae* *quadridens* Demange.
- *Lithobius derouetae* *sexsubispiniger* Demange & Serra.
- *Lithobius tricuspis* *multidens* Demange.
- *Lithobius tricuspis* *mononyx* Latzel.
- *Lithobius schubarti* Demange.
- *Lithobius troglodytes* *rupicola* Bröleman.
- *Lithobius melanops* Newport.
- *Lithobius piceus* *gracilitarsis* Bröleman.
- *Lithobius pilicornis* *doriae* Pocock.

Lithobius (*Monotarsobius*) *reisseri* sólo es conocido en la península ibérica de la Cueva de Aizkoate (Ernio). Es una forma poco modificada, con 7-8 mm de longitud y antenas formadas por 32-38 artejos. No obstante es notable la falta total de ocelos en esta especie, por lo cual, mientras no sea encontrada en habitats epigeos, debe ser considerada una forma troglobia.

Lithobius anophthalmus es una especie troglobia típica, sólo conocida de Guipúzcoa y Vizcaya. Posee una talla de 12-16 mm, antenas con 52-63 artejos, faltan totalmente los ocelos y el órgano de Tömösvary es de grandes dimensiones. En Guipúzcoa es conocida de cavidades en los macizos de Ernio-Pagoeta (Mendikute, Errialde, Arrobieta, Askoteaisa) e Izarraitz (Ekain).

Lithobius san-valerii es una especie muy próxima a la anterior, con 46-48 artejos antenares y con la uña apical del último par de patas doble. Es conocida de los macizos de Udalaiz (Cueva de Galarra o San Valerio) y Aitzgorri (Cueva de Aitzkirri). Algunos ejemplares presentan unos abombamientos que pueden ser considerados como restos de ocelos no funcionales.

Lithobius navarricus es igualmente muy próxima a *L.anophthalmus* y a *L.san-valerii*. El número de artejos antenares es de 38-45 y posee pequeños ocelos, en número de 4 a 6, por lo que se trata de un troglbio menos modificado. Sólo es conocida del macizo de Orobe, limítrofe entre Guipúzcoa y Navarra.

Lithobius crypticola alavicus es una subespecie poco modificada, pero sólo conocida de cuevas en el País Vasco (Alava, Vizcaya y Guipúzcoa). La forma nominal *L.crypticola* Ribaut habita en cuevas en el País Vasco francés. Posee 48-59 artejos antenares y 9-14 ocelos. No obstante, no es conocida de localidades epigeas; se la considera un troglbio poco modificado. En Guipúzcoa sólo habita en cavidades de Ernio.

Lithobius romanus inopinatus sólo es

conocida de cavidades guipuzcoanas: Aitzkirri y Azkonar zulueta (Aitzgorri), Irurixo (Bergara), Potaitz (Izarraitz), Kobeta (Arno); y de Trampatxoko malda, en Leiza (Navarra, macizo limítrofe con Guipúzcoa). Es una especie poco modificada, con 43-53 artejos. Hasta ahora sólo conocida de habitats hipógeos; se comporta como endógeo en la zona de entrada de las cuevas. Troglbio poco modificado.

Lithobius derouetae es una especie troglobia descrita de cuevas de Santander y Asturias, y ha sido encontrada posteriormente en Gesaltza-Arrikruz (Aitzgorri) y Kobeta (Arno). 34-48 artejos antenares. Posee varias subespecies de difícil interpretación. *L.d.quadridens* es conocida de una cueva de Oviedo y de Aitzkirri (Aitzgorri) y Ugarte berri (Izarraitz), en Guipúzcoa. *L.d.sexsubispiniger* es conocida de Ojo Guareña (Burgos) y de Guardetxe aurreko leizea (estribación norte de Pagoeta, Guipúzcoa).

Lithobius validus vasconicus es considerada una forma troglófila, frecuente en numerosas cavidades del norte de la península ibérica. En Guipúzcoa es conocida de cuevas en los macizos de Aitzbitarte, Ernio, Unanue y Udalaiz.

Lithobius tricuspis Meinert es una especie propia de los Pirineos. La subespecie *L.t.multidens* posee 40-59 artejos y caracteres intermedios entre *L.tricuspis* y *L.derouetae quadridens*. Fué descrita de la Cueva de Aitzbitarte y encontrada posteriormente en muchas otras cavidades de Guipúzcoa (en S.Sebastián, Usurbil, Urnieta, Ernio, Gazume, Pagoeta, Udalaiz, Aitzgorri) y Navarra (Orobe, Andía y Urbasa). *L.t.mononyx* se diferencia de la forma típica por presentar la uña apical del último par de patas simple; sólo es conocida de los macizos de Unanue y Usurbil. Ambas subespecies pueden ser consideradas formas troglófilas.

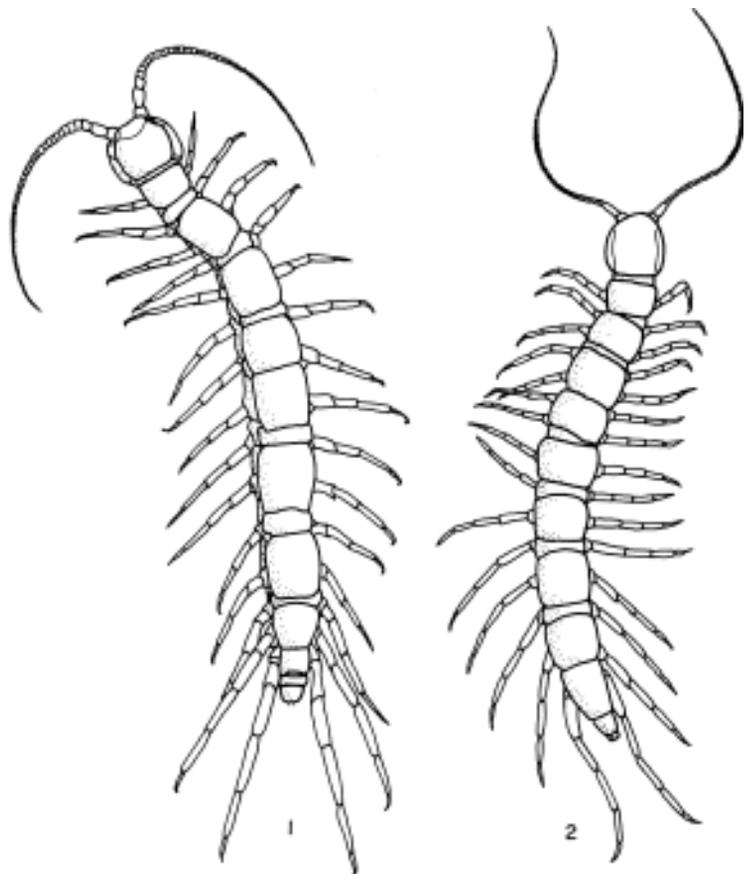


Figura 41. Chilopoda. 1 = *Lithobius anophthalmus*. 2 = *Lithobius piceus*. (1 según: SERRA, 1983).

Lithobius schubarti fué descrita de una cueva de Santander y posteriormente fué encontrada en otras localidades epígeas de la región cantábrica; troglófilo. En Guipúzcoa sólo es conocida de la Cueva de Unanue.

Lithobius troglodytes rupicola es también troglófila. En Guipúzcoa ha sido encontrada en la Cueva de San Adrián (Cegama, Aitzgorri) y Cueva de Ernio txiki (Ernio); pero también es conocida de otras cavidades pirenaicas.

Lithobius melanops es frecuente en cuevas de los Alpes marítimos y del Doubs. Su encuentro en la Sima de Burutzain (macizo de Otxabio, Navarra-Guipúzcoa) es la primera cita de una cueva en los Pirineos atlánticos.

Lithobius piceus gracilitarsis habita en cavidades de Guipúzcoa y Vizcaya. Es característico en ella el gran desarrollo de los tarsos de sus patas terminales. Troglobio. En Guipúzcoa es conocida de cavidades en Aitzgorri, Ernio y Uzturre.

Lithobius pilicornis doriae es frecuente en habitats epígeos de los Pirineos y región vasco-cantábrica, encontrándose algunas veces en cuevas. Troglófilo. En Guipúzcoa es conocida de cuevas en Ernio, Usurbil y sinclinal central de Aralar.

En resumen, el género *Lithobius* está representado en Guipúzcoa por 17 taxones, 7 de ellos troglófilos y 10 troglobios, aunque con diversos grados de troglomorfismo. 13 especies y subespecies son exclusivas de la región vasco-cantábrica y 9 de ellas constituyen endemismos vascos. Los *Lithobius* son activos depredadores muy frecuentes en nuestras cuevas, y habitualmente se concentran donde el alimento es abundante. Por ello son frecuentes en la zona de entrada, visitada por numerosos artrópodos troglógenos, y en la proximidad de acumulaciones de materia orgánica en el interior de las galerías, puntos éstos que actúan como centros de atracción de fauna. Como se trata de formas muy higrófilas y lucífugas, ante la presencia de espeleólogos generalmente se esconden bajo piedras, entre éstas y el sedimento del suelo, y en pequeños agujeros, grietas o anfructuosidades de las paredes de roca.

Clase INSECTA o HEXAPODA.

Los hexápodos o insectos tienen su origen en una línea filética estrechamente relacionada con los *Chilopoda* y *Symphyla*. Su evolución como clase independiente es considerada el resultado de un proceso de paedomorfismo, en el cual el carácter hexápodo de la fase larvaria es conservado en el estado adulto. La clase *Insecta* se subdivide en dos subclases: *Apterygota* y *Pterygota*. Los *Pterygota* se caracterizan por la presencia de alas en el estado adulto, aunque algunas formas muy modificadas, aberrantes o parásitas pueden poseer alas vestigiales o estar ausentes; de todos modos, el apterismo es un carácter secundario en ellos. Los *Apterygota*, en cambio, son primariamente ápteros en estado adulto. Si los *Apterygota* y *Pterygota* tienen un origen común, éste es muy antiguo, probablemente anterior al Devónico.

Los *Apterygota* constituyen un grupo monofilético muy antiguo, con caracteres primitivos. Usualmente es dividido en 4 órdenes: *Collembola*, *Protura*, *Diplura* y *Thysanura*. Los *Protura* son típicos representantes de la fauna del suelo. Los otros tres órdenes poseen representantes cavernícolas.

Los *Pterygota* constituyen el grupo animal mejor representado en el mundo de hoy, ya que ellos sólo contienen más de un millón de especies distintas. E igualmente son extraordinariamente abundantes en cuanto a número de individuos. A diferencia de lo que ocurre en otros grupos de artrópodos (*Arachnida*, *Crustacea*, *Diplopoda*, *Chilopoda*, *Apterygota*), los *Pterygota* contienen formas cavernícolas en

muy pocos órdenes. Los troglobios verdaderos básicamente pertenecen sólo a dos subfamilias del orden *Coleoptera*; los 29 órdenes restantes no poseen troglobios. Aunque el número de especies e individuos de coleópteros cavernícolas es elevado, el hecho más general -contra lo que habitualmente se cree- es que los insectos son muy refractarios a vivir en el medio hipógeo. Esta sorprendente conclusión es bien explicada por VANDEL (1964) con dos argumentos:

(1) El primero, de tipo trófico: las especies estrictamente fitófagas son excluidas de las cuevas, por la falta en ellas de plantas verdes. Y la mayoría de los *Pterygota* son especies fitófagas. Sólo las formas omnívoras y carnívoras pueden vivir en las cuevas; y este es el caso precisamente de las dos subfamilias más conocidas de coleópteros troglobios: los *Bathysciinae* (*Catopidae*) son de hábitos omnívoros, y los *Trechinae* (*Carabidae*) son de hábitos carnívoros.

(2) El segundo argumento, más discutible, es de tipo evolutivo. Los cavernícolas pertenecen esencialmente a grupos relictos que han buscado refugio en las cavernas y no están adaptados para sobrevivir en las condiciones que reinan hoy en superficie. Este no es el caso de los *Pterygota*, los cuales constituyen un grupo en expansión, perfectamente acorde con las condiciones de superficie del mundo actual. Expansión, y refugio en el medio subterráneo, son condiciones incompatibles. Esta es la razón -en opinión de VANDEL- que mejor explica por qué los grupos de *Pterygota* que contienen troglobios son excepcionales.

La visión preponderante entre los biospeleólogos de hoy considera la colonización del medio hipógeo como un proceso adaptativo y el paso a la vida hipógea puede obedecer a muy diversas razones. Pero, no es menos cierto o menos sorprendente que sólo escasos grupos de *Pterygota* (para ser más precisos, extraordinariamente escasos) se hayan aventurado a colonizar este medio.

Entre los *Pterygota* son conocidos al menos 10 órdenes extintos, muchos de ellos datando del Pérmico y del Carbonífero Superior, pero a la vez la mayoría de los grupos de *Pterygota* muestran un estado activo de evolución y diferenciación, con innumerables ejemplos de co-evolución entre insectos y plantas. La diferenciación y expansión de estas últimas está ligada a la presencia de luz sobre la superficie del planeta.

Las investigaciones de la última década, y particularmente el descubrimiento del Compartimiento Subterráneo Subsuperficial (JUBERTHIE et al., 1981), han puesto de relieve que diversos *Bathysciinae* y *Trechinae*, considerados antes exclusivamente troglobios, pueblan también este medio transicional entre las capas profundas del suelo y las cavernas. Por ello, su carácter de cavernícolas exclusivos debe ser reconsiderado.

Estos hechos refuerzan la idea de que el poblamiento troglobio del karst, al menos para la fauna terrestre, no está comandado por la profundidad ni por la estabilidad de las condiciones ambientales, sino sobretudo por la abundancia y localización del alimento potencial (GINET & JUBERTHIE, 1988). Los factores biológicos y ecológicos ocupan así un lugar destacado y probablemente el argumento trófico, en relación con las habilidades biológicas de los *Pterygota*, sea el factor explicativo principal de su escasa presencia en las cavernas.

En la fauna hipógea guipuzcoana la subclase *Pterygota* está representada por el orden *Coleoptera* (el cual incluye formas troglobias) y los órdenes *Lepidoptera*, *Trichoptera* y *Diptera* (con diversas formas troglógenas y troglófilas). Otros órdenes (como *Dermoptera*, *Heteroptera*, *Ephemeroptera* y *Siphonaptera*) sólo incluyen especies cuya presencia es accidental.

Orden COLLEMBOLA.

Los colémbolos son insectos muy higrófilos y muy numerosos en las cavernas. Se pueden presentar en muy diversos biotopos, pero son particularmente abundantes sobre todo tipo de restos orgánicos en descomposición. En las zonas profundas de las cuevas suelen pulular por cientos sobre restos aislados de madera muerta o pequeñas deyecciones de guano de quirópteros. La abundancia de colémbolos en el medio hipógeo está relacionada con su adaptación a un tipo de nutrición polífaga u omnívora, que les permite utilizar todo tipo de restos orgánicos. A su vez los colémbolos constituyen una importante fuente de alimento para las formas carnívoras que predan sobre ellos, y muy especialmente para los carábidos (*Coleoptera*) troglóbios.

Los colémbolos son insectos diminutos, de muy pequeño tamaño; normalmente su talla oscila entre 0,5 y 2-3 mm (Figura 42). Su abdomen está formado por sólo 6 segmentos, el número más bajo entre los *Tracheata*. Este carácter es considerado paedomórfico. Muchas especies poseen en el extremo del abdomen un aparato muy particular, la furca, que les permite efectuar grandes saltos, en comparación con la talla de su cuerpo; muchas veces estos colémbolos saltadores son atrapados sobre la superficie calma de los gours por la tensión superficial de las aguas.

Los colémbolos son igualmente abundantes entre la fauna edáfica de los suelos. Tanto las formas endógeas como los troglóbios poseen caracteres regresivos, por lo cual su morfología no permite discernir su grado de adaptación al ambiente hipógeo. Así que normalmente se recurre a considerar como troglóbios a aquellas especies halladas exclusivamente en cuevas, considerándose troglófilas las que, además de en cuevas, también han sido halladas en el exterior de las mismas. La mayoría de los colémbolos (edáficos y cavernícolas) exhiben

caracteres troglomorfos y reducciones estructurales. Además de la depigmentación y pérdida de los ojos, los cavernícolas poseen un mayor desarrollo de órganos sensoriales antenales y post-antenales que los edáficos. El aparato post-antenal parece comprender receptores higroscópicos. Probablemente su mayor desarrollo en cavernícolas es debido a que muchas especies de cuevas han perdido la habilidad para controlar la pérdida corporal de agua (VANNIER & THIBAUD, 1978). Las uñas terminales de las patas son también más elongadas y desarrolladas en los cavernícolas que en los epígeos. Los *Entomobryidae* cavernícolas son remarcables por la gran longitud de sus antenas, patas y furca; no obstante, estos alargamientos parecen ser un carácter exclusivo de esta familia, y no se presentan en otras familias de colémbolos. Por el contrario, en la mayoría de los colémbolos, sean epígeos o hipógeos, hay una clara tendencia a la reducción en la furca, en el complejo terminal de las patas (unguiculus, pelos de sostén y uñas), pelos y sedas sensoriales, y en la longitud de los apéndices. CHRISTIANSEN (1985) ha demostrado que diferentes géneros de colémbolos muestran diferentes tipos de reducciones según habiten en el suelo o en cuevas. Generalmente los caracteres regresivos estructurales están correlacionados entre sí, pero de modo muy diferente en los cavernícolas y en los edáficos, lo que sugiere tipos de evolución separados para cavernícolas y edáficos, y una respuesta diferente en ambos grupos a análogas fuerzas selectivas.

Trabajos sobre la biología de los colémbolos cavernícolas son debidos, entre otros, a: CHRISTIANSEN (1961; 1964; 1965), THIBAUD (1970; 1976), THIBAUD & MASSAUD (1973), VANNIER (1977), VANNIER & THIBAUD (1978), y DA GAMA (1984). Trabajos más relacionados con la fauna hipógea guipuzcoana son debidos a: BONET (1929; 1931), SELGA (1971), GISIN & DA GAMA (1972), MASSOUD & THIBAUD (1973), THIBAUD (1980), JORDANA

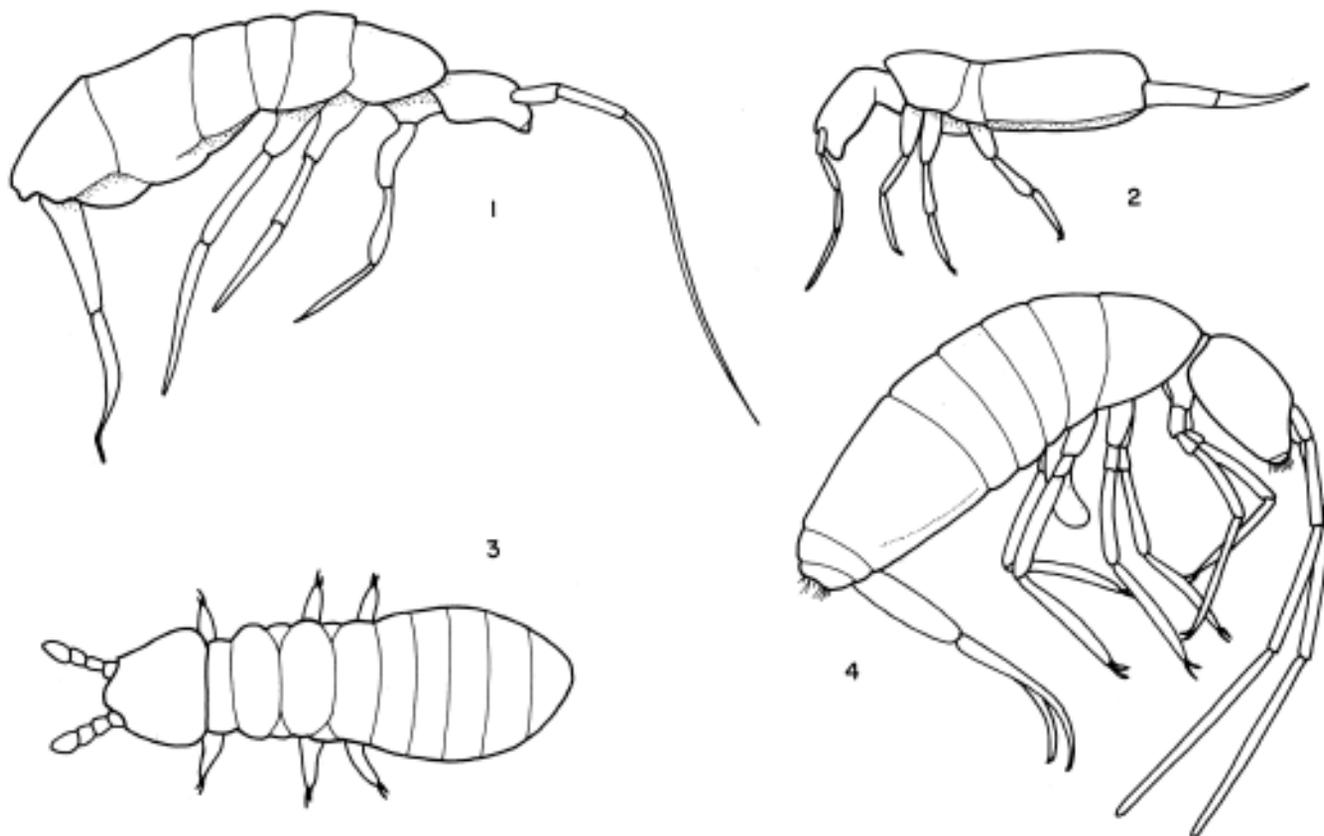


Figura 42. *Collembola*. 1 = *Tomocerus* sp. 2 = *Isotomidae*. 3 = *Onychiurus akelaris*. 4 = *Pseudosinella antennata*. (3 según: JORDANA & BERUETE, 1983; 4 según: BONET, 1931; modificado).

& BERUETE (1983), DA GAMA (1984; 1985), THIBAUD & MASSOUD (1986). En la fauna hipógea guipuzcoana, cuyo estudio sólo es parcial, han sido reportados representantes de 5 familias de colémbolos:

Familia ONYCHIURIDAE.

- *Onychiurus boneti* Gisin.
- *Onychiurus akelaris* Jordana & Beruete.
- *Onychiurus cancellatus* Gisin.
- *Tullbergia krausbaueri* (Borner).

Familia HYPOGASTRURIDAE.

- *Typhlogastrura mendizabali* (Bonet).
- *Protachorutes pyreneus* Cassagnau.

Familia ISOTOMIDAE.

- *Folsomia candida* Willem.
- *Isotoma notabilis* Schaeffer.
- *Isotomiella minor* Schaeffer.
- Ind.

Familia ENTOMOBRYIDAE.

- *Pseudosinella antennata* Bonet.
- *Pseudosinella duodecimoculata* Bonet.
- *Pseudosinella picta* Borner.
- *Pseudosinella pieltani* Bonet.
- *Pseudosinella stygia* Bonet.
- *Pseudosinella subinflata* Gisin & Da Gama.
- *Pseudosinella suboculata* Bonet.
- *Pseudosinella subterranea* Bonet.
- *Tomocerus vasconicus* Bonet.
- *Tomocerus minor* Lubbock.

Familia SMINTHURIDAE.

- *Arrhopalites boneti* Stach.
- *Arrhopalites furcatus* Stach.
- *Neelus murinus* Folsom.

La familia *Onychiuridae* está representada por 4 especies que habitan en diversas cavidades de la Sierra de Aralar. Todos ellos son depigmentados y anoftalmos, no obstante la anoftalmia es típica en todos los representantes de la familia, sean epigeos o hipogeos. Poseen además pseudo-ocelos y papilas protectoras sobre el órgano sensorial del tercer segmento antenal. Los *Onychiuridae* son considerados más guañobios o detritícolas que verdaderos cavernícolas. Muchas especies son halladas tanto en superficie como en cuevas, y se consideran cavernícolas de origen reciente, derivados de formas humícolas que llevan en la superficie del suelo el modo de vida característico de los primitivos colémbolos. *Tullbergia krausbaueri* es considerado troglófilo, ya que también ha sido encontrado en biotopos epigeos. Mientras que *Onychiurus boneti* y *Onychiurus akelaris* sólo son conocidos de cuevas, por lo que son considerados troglóbios. Ambos son endémicos de Aralar. *O. akelaris* ha sido descrito de las cuevas de Akelar y Muguiro, de donde recibe el nombre específico. *O. cancellatus*, en cambio, es troglófilo.

La familia *Hypogastruridae* está representada por la especie ciega y depigmentada *Typhlogastrura mendizabali*, descrita por Bonet de una cueva de Aralar y encontrada posteriormente en otras cavidades de la misma sierra. Es considerada una forma troglobia. *Protachorutes pyreneus*, también de Aralar, es una forma troglófila. Los *Hypogastruridae*, al igual que la familia anterior, se consideran derivados de antepasados humícolas.

Los *Isotomidae*, depigmentados y con diversos grados de reducción ocular, son habitantes del humus y no poseen cavernícolas estrictos. Algunos son encontrados accidentalmente en cuevas, y son considerados troglófilos. Generalmente habitan un biotopo similar al humícola, pero en la zona de entrada de cuevas que reciben abundantes aportes exógenos. En cavidades guipuzcoanas han sido colectados algunos *Isotomidae* que permanecen sin identificar y las especies *Folsomia candida*, *Isotoma notabilis*, e

Isotomiella minor, las tres últimas troglófilas de la Sierra de Aralar.

La familia *Entomobryidae* posee el mayor número de formas troglóbias en el género *Pseudosinella*. Los representantes cavernícolas de esta familia se caracterizan por el gran desarrollo de la furca (el órgano del salto) y de órganos sensoriales localizados en el tercer segmento antenal. Son especies muy ágiles y frecuentemente son halladas en la zona profunda de las cuevas, sobre concreciones y paredes estalagmíticas. De las 8 especies de *Pseudosinella* ampliamente distribuidas en cavidades guipuzcoanas, sólo *P. duodecimoculata* y *P. picta* han sido halladas en biotopos epigeos, por lo que se las considera troglófilas. Las otras 6 especies son troglóbias.

P. duodecimoculata y *P. picta* poseen, respectivamente, 5-6 y 4 ojos reducidos. *P. antennata*, *P. pieltani*, *P. stygia*, *P. subinflata* y *P. subterranea*, no poseen ojos; mientras que *P. suboculata* los posee en número de 6. Existen diversos grados de adaptación morfológica de los *Pseudosinella* al medio hipógeo, lo que ha llevado a DA GAMA (1984) a postular diversos grados de adaptación evolutiva o de posiciones filogenéticas relativas entre las diferentes especies europeas del género.

La familia *Entomobryidae* incluye también al género *Tomocerus*, que para algunos autores constituye una familia independiente (= *Tomoceridae*), con numerosos representantes en cavidades del Japón. En Francia los *Tomocerus* son relativamente frecuentes en cuevas y el género incluye especies de "gran" tamaño (2-3 mm). En la península ibérica los *Tomocerus* están representados sólo por dos especies troglóbias: *T. catalanus* Denis, del Pirineo y Pre-pirineo catalán, y *T. vasconicus*, sólo conocida de la Cueva de Arrobieta (Tolosa, Guipúzcoa). Adicionalmente es conocida la forma troglófila *T. minor*, habitante frecuente de cavidades en Aralar y Urbasa.

La familia *Sminthuridae* está representada por los minúsculos *Arrhopalites* (de talla = 1 mm), cuya forma globulosa es característica. Son de hábitos muy acuáticos y frecuentes en las superficies húmedas de estalactitas y en el agua de los gours. En algunas ocasiones han sido encontrados andando bajo el agua en el fondo de gours (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1952), por lo que se los considera formas terrestres adaptadas a la vida anfibia. En la península ibérica el género sólo posee dos especies troglóbias endémicas del País Vasco: *Arrhopalites boneti*, conocido de numerosas cavidades de la mitad Este de Guipúzcoa y zonas limítrofes de Navarra (Aralar); y *Arrhopalites furcatus*, únicamente conocido de las cuevas de Aitzbitarte (Oyarzun, Guipúzcoa). Una última especie troglófila de esta familia es *Neelus murinus*, encontrada en cavidades del sinclinal central de Aralar.

Orden DIPLURA.

Los dipluros contienen formas cavernícolas en dos familias: *Campodeidae* y *Japygidae*. Los *Japygidae* son relativamente escasos en cuevas y están distribuidos en Europa en la región mediterránea, por lo que faltan en el País Vasco. En la fauna hipógea guipuzcoana sólo está representada la familia *Campodeidae* (Figura 43).

Este es un grupo de primitivos insectos apterygotos, de talla en tomo al centímetro, y cuerpo grácil, blancuzco, muy fácil de reconocer por tener hacia adelante dos largas antenas y hacia atrás dos largos cercos simétricos de las antenas. La mayor parte de nuestro conocimiento sobre los *Campodeidae* es debido a los trabajos de CONDE (1956; 1982; 1984). Todos los campodeidos llevan un modo de vida subterráneo, bien sea en el suelo, en grietas de la roca o bajo piedras, o

bien en cavernas. El género *Campodea* contiene principalmente especies endógeas, raramente cavernícolas. *Plusiocampa*, *Podocampa* y *Litocampa* contienen la inmensa mayoría de las formas cavernícolas.

Los campodeidos cavernícolas son muy similares a los endógeos; todos ellos son blancos, depigmentados y anoftálmicos, independientemente de su habitat. Los cavernícolas difieren de los endógeos sobre todo en su tamaño algo mayor; antenas y cercos más largos, con mayor número de artejos; uñas de las patas más desarrolladas, estriadas y guarnecidas con crestas laterotergales.

La anoftalmia y depigmentación de los campodeidos, sean cavernícolas o endógeos, ha llevado a pensar que el origen de estos caracteres no está relacionado con el modo de vida cavernícola (ya que estos caracteres son adquiridos antes de entrar en las cavernas), sino que es producto de ortogénesis. Del mismo modo, el alargamiento de los apéndices y el gigantismo están correlacionados por un fenómeno de alometría o crecimiento diferencial, que es visto como el resultado de una gran antigüedad o senilidad filética (CONDE, 1956).

Los *Campodeidae* hipógeos guipuzcoanos sólo han sido superficialmente estudiados, habiéndose reportado las siguientes especies:

Familia CAMPODEIDAE.

- Campodeasp.
- Podocampa simonini Condé.
- Litocampa espanoli Condé.

Del género *Campodea* han sido colectados algunos ejemplares indeterminados en cuevas guipuzcoanas; probablemente pertenecen a la especie *Campodea pieltani* Silvestri, conocida de diversas cavidades de Santander y Castellón, pero que también ha sido capturada en habitats endógeos de superficie, por lo que sería un troglófilo. Los *Campodea* en general son elementos poco modificados y, aunque algunas especies son exclusivas de cuevas, en lo mayor parte de los casos se trata de formas endógeas.

El género *Plusiocampa* presenta numerosas especies

cavernícolas en los Pirineos, Causses, Cataluña y Baleares, pero falta en Guipúzcoa. En cambio, *Podocampa*, sólo es conocido por tres especies troglóbias: una de los Pirineos, otra de Portugal, y *P. simonini*, endémica de Guipúzcoa y sólo conocida de las cuevas de Mendikute y Aizkoate (macizo de Ernio).

Litocampa, género muy próximo a *Plusiocampa*, posee 4 especies troglóbias en la península ibérica. Tres de ellas (*L. coiffaiti*, *L. drescoi*, *L. vandelli*) fueron descritas de cuevas en los Pirineos franceses y encontradas posteriormente en cavidades de Huesca y, una de ellas, en Castellón (BARETH & CONDE, 1981; SENDRA, 1985). *Litocampa espanoli* fué descrita de una cueva alavesa y encontrada posteriormente en otras cavidades del País Vasco y Cantabria, incluyendo Guipúzcoa.

Orden THYSANURA.

Los tisanuros son también un grupo primitivo de insectos apterygotos, generalmente conocidos con el nombre de pececitos de plata. Tienen un cierto parecido con los dípteros, por poseer dos largas antenas, pero se diferencian fácilmente de ellos porque en el extremo posterior del cuerpo poseen tres cercos en vez de dos. Las formas cosmopolitas, como *Lepisma saccharina*, frecuentes en casas y bibliotecas, son ampliamente conocidas. En general prefieren lugares secos y oscuros, y son frecuentes bajo cortezas de árboles, en los tallos de muchas plantas y en la hojarasca amontonada en lugares secos del suelo. Por ello, es un grupo pobremente representado en la fauna hipógea.

La mayoría de los tisanuros encontrados en cuevas son troglógenos, especies que viven en la hojarasca de las bocas y que raramente profundizan más allá de la zona de entrada. Normalmente se alimentan de materias vegetales y madera muerta. TERCAFS (1960) ha señalado que muchos de los tisanuros europeos son especies que se refugian en las cuevas durante el invierno.

Los representantes guipuzcoanos son formas troglógenas pertenecientes a la familia *Machilidae* (Figura 43):

Familia MACHILIDAE.

- Lepismachilis sp.
- Machiloides sp.

Este grupo ha sido estudiado por BACH (1976) en el Noreste de la península ibérica, de donde reporta diversos ejemplares cavernícolas accidentales. Los escasos ejemplares colectados en cavidades guipuzcoanas pertenecen a los géneros *Lepismachilis* y *Machiloides*, pero la fragilidad de estos animales y su pobre estado de conservación en las colecciones no ha permitido llegar a determinaciones específicas.

El orden *Thysanura* posee en cambio especies anoftálmicas y depigmentadas en la familia *Nicoletiidae*. La mayo-

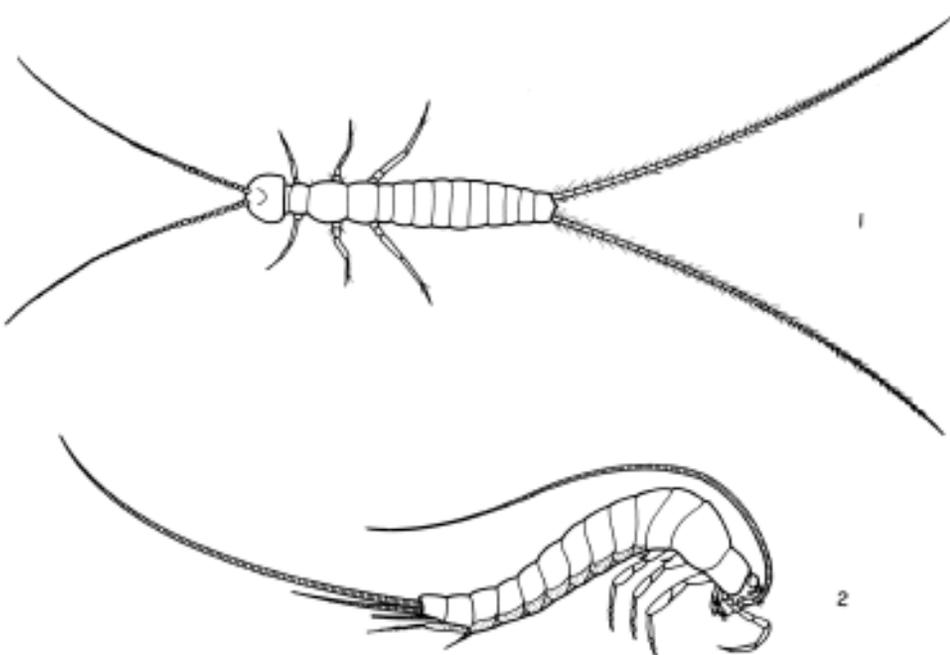


Figura 43. 1 = *Campodea* sp. (*Diplura*). 2 = *Lepismachilis* sp. (*Thysanura*). (1según: CONDE, 1956; modificado).

ría de sus especies son habitantes de termiteros y hormigueros, pero algunas son cavernícolas. No obstante la distribución de los *Nicoletiidae* cavernícolas de Europa parece circunscribirse a las regiones mediterráneas y hasta el momento no ha sido reportada esta familia en la región vasco-cantábrica.

Orden DERMAPTERA.

Los dermápteros o tijeretas son insectos pterygotos de hábitos terrestres, fácilmente reconocibles por su cuerpo alargado, alas reducidas (con aspecto semejante a los coleópteros estafilínidos), y abdomen terminado en la parte posterior en una fuerte pinza o forceps con la que pueden producir fuertes picaduras. Estos insectos viven generalmente entre la hojarasca seca, son de hábitos nocturnos, y se alimentan de otros insectos, generalmente muertos. Su presencia en cuevas puede considerarse accidental y habitualmente se limita a la zona de entrada, donde es abundante la hojarasca.

Algunos dermápteros de zonas tropicales de la región Indo-Malaya y de Guinea son formas troglófilas, pero las encontradas en Europa, son troglóxenos y poco frecuentes. Estos animales han sido estudiados particularmente por CHOPARD (1940) y HERNIAUX & VILLIERS (1955). En cavidades guipuzcoanas sólo ha sido colectada una única especie, epígea, ampliamente distribuida en Europa: *Forficula auricularia* L., de la familia *Forficulidae*.

Orden HETEROPTERA.

Este grupo no contiene verdaderos cavernícolas, aunque algunas especies se encuentran accidentalmente en cavidades subterráneas. Este es el caso de *Velia* sp., de la familia *Veliidae*, colectado en diversas cavidades guipuzcoanas. Se trata de un heteróptero acuático, arrastrado por las aguas hacia cuevas que actúan como sumideros de regatas epígeas. RIBES (1977) reporta algunos otros casos de heterópteros acuáticos en cuevas ibero-baleares, pertenecientes a las familias *Veliidae* y *Corixidae*. En todos los casos son elementos comunes de las aguas superficiales.

Orden EPHEMEROPTERA.

Este orden está representado por insectos delicados, con cortas antenas filiformes, piezas bucales vestigiales, alas anteriores semitransparentes y mucho más grandes que las posteriores, y abdomen terminado en unos largos filamentos caudales. Los adultos tienen una vida efímera y no comen. Las ninfas son acuáticas y se alimentan de diatomeas y de la materia orgánica contenida en los sedimentos del fondo de ríos y lagos; para respirar poseen branquias en el abdomen, el cual termina en tres largos cercos o filamentos caudales, carácter éste que sirve para reconocerlos con facilidad. El grupo no contiene formas cavernícolas. No obstante, es relativamente común el hallazgo de ninfas acuáticas de efemerópteros en cuevas-sumideros de Guipúzcoa. Aunque se trata de troglóxenos accidentales, pueden servir de alimento a otros animales acuáticos.

Orden SIPHONAPTERA.

Las pulgas no pueden ser consideradas como formas cavernícolas, pero algunas especies son ectoparásitos de murciélagos. Los datos sobre estas especies en Europa han sido revisados por HOPKINS & ROTHSCHILD (1956) y AELLEN (1960). En su mayor parte pertenecen a la familia *Ischnopsyllidae*, y existe cierta especificidad entre hospedador y ectoparásito. Las especies del género *Rhinolophopsylla* son ectoparásitos de los murciélagos de herradura *Rhinolophidae*, mientras que *Ischnopsyllus* parasita a Vespertilionidos. Las especies encontradas sobre quirópteros en cavidades guipuzcoanas son las siguientes:

Familia ISCHNOPSYLLIDAE.

- *Ischnopsyllus intermedius* (Rothschild).
- *Ischnopsyllus simplex* Rothschild.
- *Rhinolophopsylla unipectinata* (Taschenberg).

La distribución de estas especies sigue a la de sus hospedadores. *I.intermedius* ha sido encontrado sobre *Myotis myotis* y *Myotis nattereri*. *I.simplex* sobre *Myotis nattereri*. *R.unipectinata* sobre *Rhinolophus ferrum-equinum*. GIL et al. (1983) citan a esta última especie también sobre *Myotis myotis*.

Las larvas de *I.intermedius* viven en el guano, y éste es igualmente probable para las otras especies. No obstante en Guipúzcoa son escasas las cuevas guanobias. Sobre la especie más gregaria de quirópteros de nuestra fauna (*Miniopterus schreibersii*), que es la que produce mayores acumulaciones de guano, no han sido encontrados *Ischnopsyllidae* ectoparásitos. De modo parecido cabe destacar que los *Rhinolophus* y *Myotis* colectados generalmente poseen como ectoparásitos pupíparos Nycteríbios, siendo muy rara la presencia de sifonápteros.

Orden DIPTERA.

Los dípteros cuentan con muy pocas especies que puedan considerarse cavernícolas, a pesar de que se trata de uno de los órdenes más numerosos de insectos. Los dípteros hallados en cuevas generalmente comprenden algunos troglóxenos de la asociación parietal (invernantes o veraneantes), algunas formas coprófagas o saprófagas (que se acercan a las deyecciones de guano, cadáveres de vertebrados y restos orgánicos diversos), y los dípteros ápteros del grupo *Pupipara* (que son ectoparásitos de murciélagos). Para nuestra fauna, sólo parcialmente estudiada, han sido reportadas las siguientes especies:

Suborden NEMATOCERA.

Familia SCIARIDAE.

- *Lycoria* sp.

Familia MYCETOPHILIDAE.

- *Rhymosia fenestralis* Meigen.
- *Messala saundersi* Curtis.

Familia LIMNOBIIDAE.

- *Limnobia nubeculosa* (Meigen).

Familia TIPULIDAE.

- *Tipula* sp.

Familia CULICIDAE.

- *Culex pipiens pipiens* L.

Suborden BRACHYCERA.

Serie ASCHYZA.

Familia PHORIDAE.

- *Phora aptina* L.
- *Phora pusilla* Meigen.
- *Hypocera flavimana* (Meigen).

Serie SCHIZOPHORA.

Sección MYODARIA.

Familia HELOMYZIDAE.

- *Thelida atricornis* (Meigen).

Sección PUIPARA.

Familia NYCTERIBIIDAE.

- *Nycteribia biarticulata* Hermann.
- *Nycteribia schmidli* Schiner.
- *Nycteribia latreillei* (Leach).
- *Nycteribia vexata* Westwood.
- *Penicillidia conspicua* Speiser.
- *Penicillidia dufouri* (Westwood).
- *Basilia nana* Theodor.
- *Basilia nattereri* (Kolenati).

Los porches y zonas de entrada de las cuevas son frecuentados por diversos dípteros, al menos durante algunos períodos del año, y éstos se localizan sobre las paredes y bóvedas formando, junto con otros artrópodos, la denominada asociación parietal. Estas especies, en nuestra fauna, pertenecen a 5 familias de nematóceros: *Sciaridae*, *Mycetophilidae*, *Limnobiidae*, *Tipulidae* y *Culicidae*.

La familia *Sciaridae* (= *Lycoridae*) está representada por troglóxenos regulares de varias especies pertenecientes al género *Lycoria*. Generalmente viven a expensas de materia orgánica en descomposición; algunos ejemplares que utilizan restos vegetales y madera muerta pueden penetrar ocasionalmente a mayor profundidad.

De la familia *Mycetophilidae* (= *Fungivoridae*) están representadas en cavidades guipuzcoanas dos especies consideradas troglóxenos regulares o subtroglófilos (BURGHELE BALACESCO, 1966): *Rhymosia fenestralis* y *Messala saundersi*. Las larvas de estos mycetofílidos tejen telas rudimentarias sobre las paredes o a ras del suelo, y con ellas capturan ácaros y colémbolos, de los cuales se alimentan. MATILE (1970) ha indicado que las larvas de algunas especies pueden alimentarse de organismos de la asociación hygropétrica, es decir, de diminutos animales que viven en las finas películas

de agua que deslizan sobre las paredes. *Rhymosia fenestralis* es una especie estival o veraneante.

Algunas especies del género *Tipula* (*Tipulidae*), en general de tamaño grande, también se presentan en cavidades guipuzcoanas. Son formas troglóxenas, generalmente invernantes (Figura 44). Los *Culicidae* están representados por el mosquito común *Culex pipiens*, invernante típico de la asociación parietal; algunas veces son encontrados en grandes números en la entrada de las cuevas. ROUBAUD (1933) ha aclarado la razón de estas concentraciones. En estos casos los ejemplares son sólo hembras y pertenecen a la subespecie *Culex pipiens pipiens*. Esta es una subespecie o raza primitiva en la cual la hibernación es espontánea (no está motivada por el descenso de la temperatura). El período de descanso permite a las hembras aumentar su contenido graso, sin alimentarse, y prepararse para un nuevo período de reproducción. La transformación metabólica interna ocurre sólo cuando el mosquito está en un medio húmedo a relativamente baja temperatura, condiciones éstas que encuentra con facilidad en las cuevas.

Otra buena parte de los dípteros presentes en nuestras cuevas son especies guanófagas o guanófilas, asociadas al guano de quirópteros, sobre el cual viven o se alimentan. Una de las especies más típicas es el helomyzido *Thelida* (= *Heteromyiella*) *atricornis*, el cual es llamado en Francia "mouche du guano". Esta especie se localiza en las masas de guano fresco, donde completa todo su ciclo biológico. En consecuencia, su presencia es dependiente de los quirópteros que proveen su medio de vida, y por tanto no puede ser catalogado como cavernícola, sino como guanobio.

Los *Phoridae* son menos dependientes de la presencia de quirópteros, ya que en ausencia del guano de los mismos (o cuando el suministro es pequeño e interrumpido) pueden alimentarse de otros materiales orgánicos en descomposición. En cavidades guipuzcoanas ha sido señalada la presencia de tres especies: *Phora aptina* (Figura 44), *Phora pusilla*, e *Hypocera flavimana*, todas ellas de costumbres parecidas. Su presencia en cuevas es ocasional y pueden ser catalogadas como formas coprófagas o guanófilas.

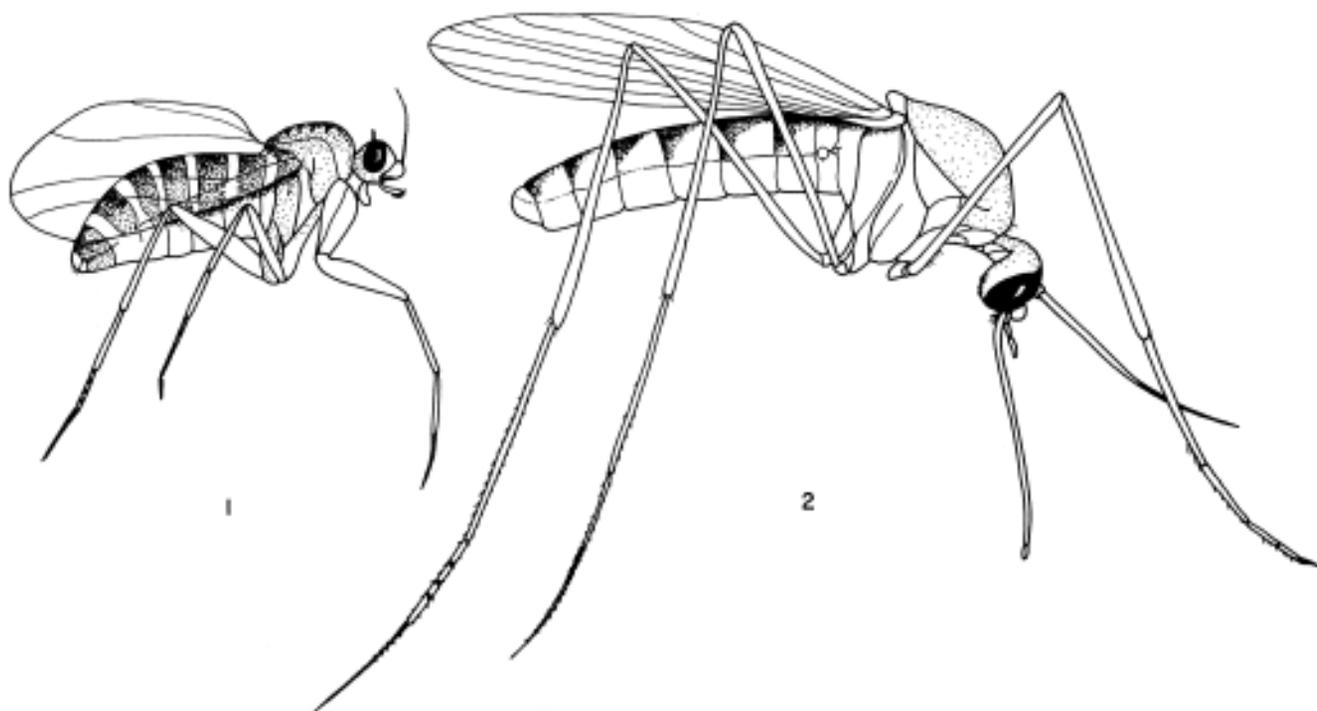


Figura 44. Diptera. 1 = *Phora aptina*. 2 = *Tipula* sp

Los pupáparos son un grupo de dípteros parásitos, hematófagos, con un tipo de reproducción en el cual la larva se desarrolla completamente dentro del organismo materno. Las hembras depositan la larva sobre las paredes de la cueva, donde transcurre una corta fase pupal; luego el joven adulto asalta a un nuevo hospedador.

En nuestra fauna hipógea está representada la familia *Nycteribiidae* (Figura 45), con varias especies ectoparásitas exclusivas de murciélagos. Los nycteríbios son diminutos animales (2-3 mm), carentes de alas, depigmentados y con ojos reducidos o ausentes (los *Nycteribia* carecen de ojos; *Basilia* y *Penicillidia* presentan ocelos reducidos y muy sencillos). Sus caracteres regresivos están asociados a su modo de vida parásito; los *Nycteribiidae* se cree que son formas derivadas u originadas a partir de *Helomyzidae* guanobios.

Su cuerpo, corto, y la inserción casi dorsal de los tres pares de largas patas, les otorga un aspecto arcniforme. Poseen sobre el cuerpo diversas púas y cerdas que les permiten fijarse sobre el pelo de los murciélagos y desplazarse sobre ellos con gran agilidad. Así pues, no están fijos como los ácaros, sino que se desplazan continuamente. El aparato bucal está modificado en una especie de trompa chupadora. Aunque normalmente están sobre sus hospedadores, en algunas cuevas guanobias (que albergan regularmente colonias de quirópteros) pueden ser encontrados sobre el guano o en las paredes, aunque no pueden sobrevivir mucho tiempo sin alimentarse. La mayor parte de los datos sobre los *Nycteribiidae* guipuzcoanos es debida a los trabajos de BALCELLS (1961; 1963; 1968).

En general, los nycteríbios presentan una gran especificidad parásito-hospedador, al menos a nivel genérico. Por ello, la presencia de las diversas especies en cuevas sigue a la de sus hospedadores. Las dos formas más comunes y frecuentes en Guipúzcoa son: *Nycteribia (Stylydia) biarticulata* y *Nycteribia schmidli*. La primera de ellas es ectoparásita típica de los murciélagos de herradura (*Rhinolophus*), encontrándose casi siempre sobre *Rh.ferrum-equinum* y *Rh.euryale*, y más raramente sobre *Rh.hipposideros*. La segunda, en cambio, es ectoparásita del murciélago de cueva *Miniopterus schreibersii*.

Las otras especies son más raras, pero también sus hospedadores son poco frecuentes en cavidades guipuzcoanas. *Nycteribia latreillei*, *N.vexata* y *Penicillidia dufouri* suelen encontrarse sobre ejemplares de *Myotis*, y sobretodo de la especie *M.myotis*. *Basilia nana* es común sobre *Myotis nattereri*, y *Basilia nattereri* sobre ejemplares de murciélagos orejados *Plecotus auritus* y *Plecotus austriacus*. *Penicillidia conspicua* parasita a *Miniopterus* cuando forman colonias numerosas, pero es raro encontrarlo sobre colonias pequeñas o ejemplares aislados.

En conjunto, los pupáparos citados no pueden ser considerados formas cavernícolas, sino parásitos de los murciélagos sobre los cuales viven y se alimentan.

Orden TRICHOPTERA.

Los tricópteros o friganas son insectos cuyos larvas acuáticas son muy conocidas de los pescadores. Estas viven en casi todos los arroyos y ríos de montaña y construyen una especie de estuche protector, cilíndrico, mediante granos de arena, piedritas y palitos, que normalmente adosan a la cara inferior de las piedras sumergidas en la comente. Los adultos son insectos voladores, de unos 2 cm de talla, generalmente con coloración de tonos marrones y fáciles de reconocer porque cuando están posados sus alas quedan cerradas como el techo de una casa, a dos aguas (Figura 46).

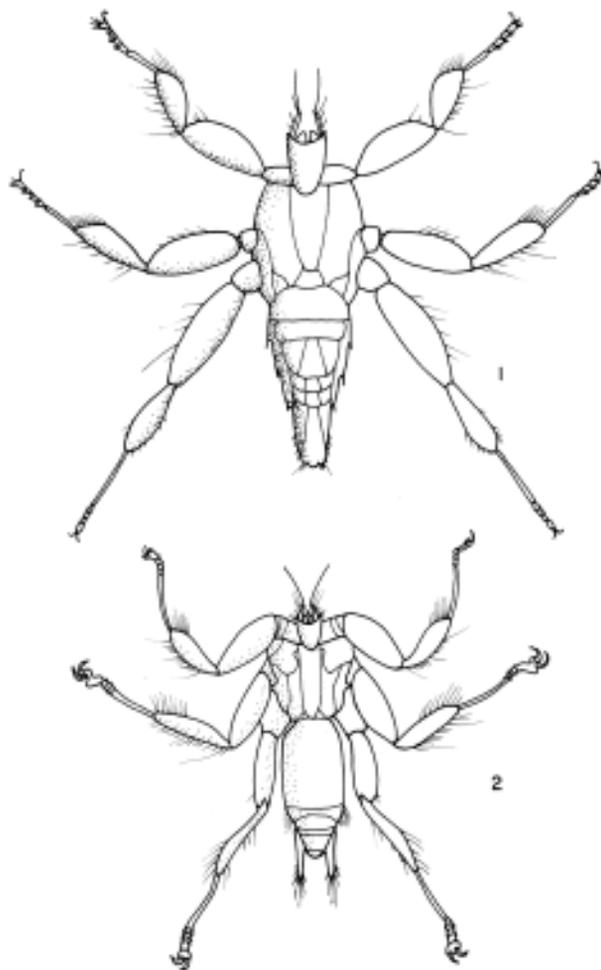


Figura 45. Diptera, Nycteribiidae. 1 = *Nycteribia schmidli* 2 = *Nycteribia biarticulata*.

Los adultos de algunas especies son representantes característicos de la asociación parietal de la zona de entrada de las cuevas. Estas especies son consideradas troglógenos regulares o sub-troglófilos, ya que sólo una parte de su ciclo vital transcurre en las cuevas. Cuando las larvas acuáticas se transforman en adultos y abandonan los ríos, se van volando hacia las entradas de cuevas, donde pasan el verano. Los trabajos de BOUVET & GINET (1969) y BOUVET (1972; 1973) han aportado numerosos datos sobre su biología. Las hembras que entran a las cuevas pasan por un período de letargo o diapausa estival, durante la cual se inhibe el desarrollo de los ovarios; al cabo de varias semanas esta fase termina y comienza el período reproductor, durante el cual es frecuente ver en las cuevas a los adultos copulando. Una vez fecundadas las hembras, a finales del verano, abandonan las grutas y se dirigen hacia los ríos, para poner los huevos y después morir.

En la fauna hipógea guipuzcoana están representados tres géneros vecinos (*Stenophylax*, *Micropterna* y *Mesophylax*), todos ellos de la familia *Limnephilidae*. A continuación la lista de especies presentes:

Familia LIMNEPHILIDAE.

- *Stenophylax mitis* McLachlan.
- *Stenophylax permistus* McLachlan.
- *Stenophylax vibes* Curtis.
- *Micropterna fissa* McLachlan.
- *Micropterna sequax* McLachlan.
- *Micropterna nycterobia* McLachlan.
- *Mesophylax aspersus* Rambur.

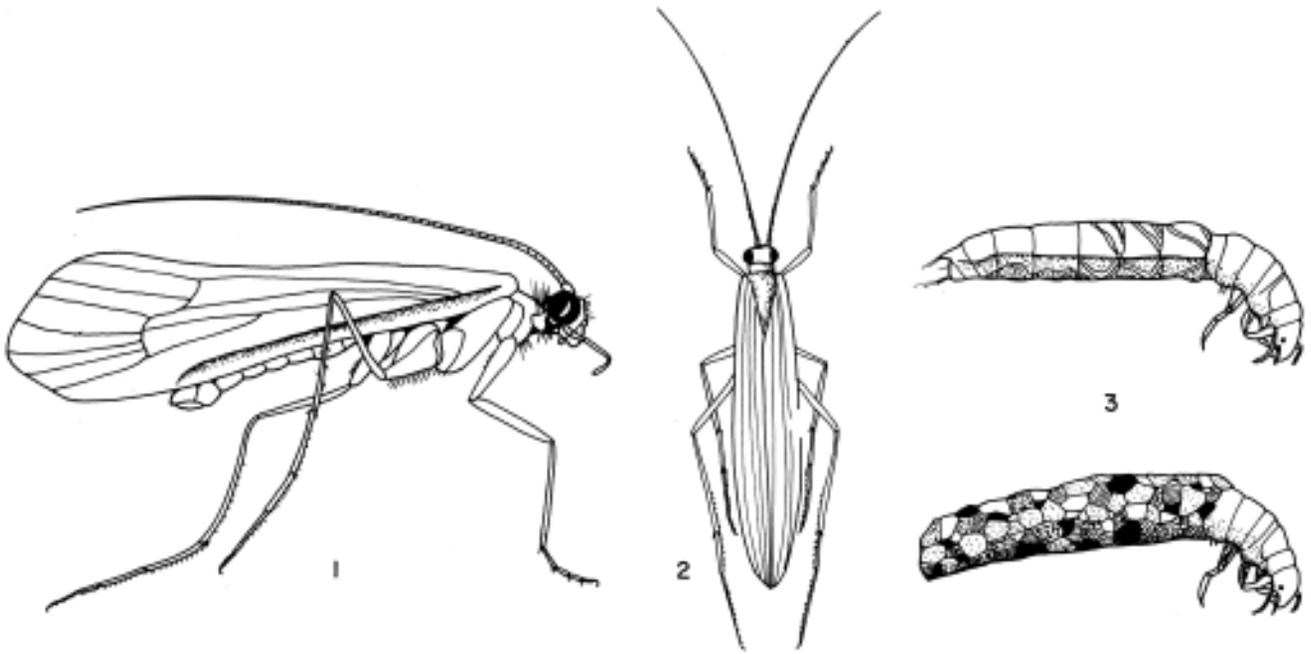


Figura 46. Trichoptera, Limnephilidae. *Micropternafissa*. 1 = vista lateral. 2 = vista dorsal. 3 = larva acuática con su estuche, dos ejemplos.

Casi todas las especies son de costumbres parecidas y amplia distribución, encontrándose en prácticamente todos los macizos del territorio. Las especies aparentemente más frecuentes son *Micropterna nycterobia* y *Mesophylax aspersus*. No son raros los casos de coexistencia de dos o más especies distintas en una misma cavidad (FILBA, 1977).

Orden LEPIDOPTERA.

Los lepidópteros o mariposas son un orden de insectos con gran cantidad de especies, generalmente amantes del calor y de las flores; por ello, su presencia en cuevas es rara y no se conocen especies estrictamente cavernícolas, aunque en las regiones tropicales existen algunas familias de *Microlepidoptera* con diversas especies de hábitos guanobios o troglófilos.

Los lepidópteros que se encuentran en cuevas en nuestras latitudes, en forma similar a los tricópteros, son representantes de la asociación parietal, y habitan en bóvedas y paredes de la zona de entrada. Sólo tres especies pueden ser consideradas troglótenos regulares o sub-troglófilos: dos especies de la familia *Geometridae* (*Triphosa dubitata* y *T.sabaudiata*) y un *Noctuidae* (*Scoliopteryx libatrix*). El resto de las especies reportadas son poco frecuentes en cavidades guipuzcoanas y pueden ser consideradas troglótenos accidentales.

La mayoría de los lepidópteros hallados en cuevas sólo las frecuentan durante el período invernal. Datos sobre su biología y distribución son debidos a BOUVET et al. (1974) y ESCOLA (1981). Han sido colectadas en cavidades guipuzcoanas las siguientes especies:

Familia GEOMETRIDAE.

- *Triphosa dubitata* (Linnaeus).
- *Triphosa sabaudiata* Duponchel.

Familia NOCTUIDAE.

- *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus).
- *Pseudohadenachenopodiphaga* (Rambur).
- *Autophila limbata* Staudinger.
- *Autophila dilucida* Hübner.

Familia ALUCITIDAE.

- *Alucita hexadactyla* Linnaeus.

Aunque algunas de estas especies se refugien en las cuevas para invernar, éste no parece ser exactamente el caso de *Triphosa* y *Scoliopteryx*. BOUVET et al. (1974) han mostrado que las hembras adultas de estos dos géneros experimentan una interrupción de la vitalogénesis y del desarrollo de los oocitos durante su estancia en las cuevas (en forma similar a lo citado para los tricópteros); al llegar la primavera cesa este período de inhibición y salen al exterior para efectuar la puesta. Durante la fase invernal *Scoliopteryx* permanece en reposo en las cuevas, pero en el caso de *Triphosa* ha sido señalado que pueden mostrar desplazamientos y hacer incluso salidas al exterior, por lo cual no se trata de una hibernación en sentido estricto.

Todas las especies citadas son de amplia distribución, siendo *Triphosa dubitata* la especie más frecuente y abundante, seguida de *Scoliopteryx libatrix* y *T.sabaudiata*. La presencia de las demás especies es poco frecuente o rara en cavidades guipuzcoanas.

Orden COLEOPTERA.

Los coleópteros o escarabajos son un grupo de insectos muy conocidos por las características de sus alas y cuerpo. Las alas anteriores o élitros están fuertemente quitinizadas, y cuando no están desplegadas cubren el meso y metatórax y casi siempre también el abdomen. Las alas posteriores, membranosas, quedan plegadas debajo de los élitros. Para llevar a cabo el vuelo, estos insectos levantan los élitros y despliegan las alas posteriores, que son las utilizadas durante el mismo. La cabeza y el protórax también están muy quitinizados y sólo tienen algo menos acorazada la parte superior del abdomen. Las patas, casi tan duras y tiesas como los élitros, resisten al igual que éstos la acción del aparato digestivo de los depredadores que los ingieren. La cabeza posee un par de antenas, generalmente de 10-11 artejos, o algunos menos en ciertas familias. El aparato bucal es masticador y la mayoría

de las especies se alimentan de plantas. La metamorfosis es completa y las larvas, mandibuladas, suelen llevar un modo de vida diferente a los adultos. Las formas cavernícolas presentan modificaciones estructurales y diversos grados de adaptación al ambiente subterráneo.

El orden *Coleoptera* contiene un muy elevado número de especies vivientes, las cuales son agrupadas en las clasificaciones modernas en 189 familias de 18 subórdenes distintos. Como veremos a continuación, en la fauna hipógea guipuzcoana están representadas 16 familias, pero la mayoría de ellas son huéspedes circunstanciales o accidentales en las cavernas. Las especies estrictamente cavernícolas sólo se presentan en 3 familias: *Carabidae*, *Catopidae* y *Pselaphidae*. La mayoría de los grandes grupos de coleópteros fitófagos son excluidos de este modo del medio subterráneo.

Son muy numerosos los investigadores que han trabajado con coleópteros cavernícolas. Mencionaremos sólo los trabajos que mayor relación tienen con nuestra fauna. El mayor número de datos es debido a dos tenaces investigadores que han dedicado su vida al conocimiento de este grupo. Son éstos el profesor R. Jeannel, quien produjo numerosas notas y monografías sobre coleópteros cavernícolas, principalmente hasta 1953, y el Dr. F. Español, con posterioridad a esa fecha. Este último, director del Museo de Zoología de Barcelona, no sólo ha efectuado campañas de recolección en cuevas del País Vasco, sino que también ha determinado la mayor parte del material colectado por la S.C. Aranzadi a lo largo de varias décadas. A la vez, a través del Dr. Español ha podido ser estudiado por sus colegas del Museo de Zoología y Universidad de Barcelona, materiales de otros grupos zoológicos. En épocas más recientes otros investigadores se han sumado a la tarea; en el campo de los coleópteros podemos mencionar, entre otros, a O. Escolá y X. Bellés, con diversas notas biogeográficas y taxonómicas.

Antes de pasar revista a cada grupo, creemos preferible enumerar, en primer lugar, las especies y subespecies hasta ahora reportadas de cavidades guipuzcoanas:

Suborden CARABOIDEA.

Familia CARABIDAE.

Subfamilia NEBRIINAE.

- *Nebria lafresnayei* Serv.

Subfamilia TRECHINAE.

- *Trechus barnevillei* Pandelle.

- *Trechus distigma* Kiesenwetter.

- *Trechus fulvus vasconicus* Jeannel.

- *Trechus grenieri uhagoni* Crotch.

- *Trechus obtusus* Er.

- *Trechus beusti* Schaufuss.

- *Hydraphaenops galani* Español.

+ *Pilochtus lunulatus* Fourc.

+ *Metallina properans* Steph.

Subfamilia PTEROSTICHINAE.

- *Haptoderus aralarensis* Mateu.

- *Troglorites breuili* Jeannel.

- *Troglorites breuili mendizabali* Jeannel.

- *Ceuthosphodrus (Actenipus) oblongus ellipticus* Schaufuss.

- *Ceuthosphodrus (s.str.) vasconicus* Jeannel.

- *Ceuthosphodrus (s.str.) peleus bolivari* Jeannel.

- *Pristonychus terricola reichenbachi* Schaufuss.

+ *Stenopus madidus* F.

+ *Amara aenea* Deg.

+ *Abax ater* Villa.

+ *Pterostichus cristatus cantaber* Duf.

+ *Anchus ruficornis* Goez.

+ *Agonum mülleri* Herbst.

Familia HARPALIDAE.

+ *Harpalus* sp.

Familia LICINIDAE.

+ *Badister bipustulatus* F.

+ *Licinus aequatus* Dej.

Familia DYTISCIDAE.

+ Ind.

Suborden HYDROPHILOIDEA.

Familia HYDROPHILIDAE.

+ Ind.

Suborden STAPHYLINOIDEA.

Familia CATOPIDAE.

Subfamilia CATOPINAE.

- *Choleva fagniezi* Jeannel.

- *Catops ventricosus* Weise.

Subfamilia BATHYSICIINAE.

Sección Speocharis.

- *Speocharis noltei* Coiffait.

Sección Bathysciola.

- *Bathysciola schiodtei breuili* Bolívar.

- *Bathysciola schiodtei rugosa* (Sharp).

Sección Speonomus.

- *Speonomus (Speonomidius) crotchi crotchi* Sharp.

- *Speonomus (Speonomidius) crotchi aitzquirrensis* Bolívar.

- *Speonomus (Speonomidius) crotchi mazarredo* Uhagon.

- *Speonomus (Speonomidius) crotchi oberthuri* Jeannel.

- *Euryspeonomus (s.str.) breuili* Jeannel.

- *Euryspeonomus (s.str.) mendizabali* Bolívar.

- *Euryspeonomus (Urbasolus) ciauurrizi ciauurrizi* Bolívar.

- *Euryspeonomus (Urbasolus) ciauurrizi igaratzai* Español.

- *Speocharidius breuili* Jeannel.

- *Speocharidius bolivari* Jeannel.

- *Speocharidius vivesi* Español & Bellés.

- *Kobiella galani* Español.

- *Aranzadiella leizaola* Español.

- *Jossettekia angelinae* Bellés & Deliot.

Familia SCYDMAENIDAE.

+ *Mastigus prolongatus* Gory.

Familia STAPHYLINIDAE.

+ *Quedius* sp.

+ *Ancyrophorus* sp.

Familia PSELAPHIDAE.

- *Prionobythus bolivari* Jeannel.

- *Typhlobythus breuili* Jeannel.

- *Linderia armata* Schaufuss.

Suborden CANTHAROIDEA.

Familia LAMPYRIDAE.

+ Larvas ind.

Familia CANTHARIDAE.

+ Larvas ind.

+ *Armida unicolor* (Duftschmidt).

Suborden ELATEROIDEA.

Familia ELATERIDAE.

+ *Agriotes* sp.

Suborden CERAMBYCOIDEA.

Familia CHRYSOMELIDAE.

+ *Halticinae* ind.

Suborden CURCULIONOIDEA.

Familia CURCULIONIDAE.

+ *Otiorrhynchus* sp.

Suborden SCARABOIDEA.

Familia LUCANIDAE.

+ *Dorcus parallelepipedus* Linneo.

Familia SCARABEIDAE.

+ *Onthophagus* sp.

De la lista de especies citadas, la mitad -aproximadamente- son formas troglógenas y su presencia en cuevas es accidental. Estas han sido señaladas en el listado con el signo +.

Los harpálidos, licínidos, scidménidos, elatéridos y crismélidos son fitófagos, algunos de ellos con tendencias endógeas o detritívoras. Su presencia está asociada al arrastre de

materia vegetal (sobre la cual se encuentran) hacia bocas abiertas en el fondo de dolinas y cuevas descendentes. Algo parecido puede decirse de los lucánidos; *Dorcus* vive en troncos de árboles muertos y es arrastrado con facilidad hacia la entrada de simas y cuevas en zona boscosa. Los escarabeidos *Onthophagus* tienen hábitos detritívoros y coprófagos, al igual que los estafilínidos (Figura 47) *Quedius* y *Ancyrophorus*; algunos *Quedius* han sido encontrados a mayor profundidad en el interior de las cuevas, generalmente asociados a la presencia de depósitos de guano. Los hidrofílicos viven entre la vegetación acuática en descomposición y sus larvas son carnívoras; están asociados a sumideros y surgencias con abundante materia vegetal. Los dytiscidos (Figura 47) son coleópteros acuáticos, en general de pequeño tamaño y hábitos carnívoros; en raras ocasiones han sido hallados en el interior de cuevas; un caso singular es su presencia en la charca terminal de la Cueva de Altxerri, a más de 1 Km de la entrada; no obstante, esta charca está relacionada con un sumidero cercano, que da origen al riachuelo subterráneo que recorre la cueva; es probable que estos coleópteros pasen a través de fisuras a este sector de la cueva; se trata de una especie oculada y de muy pequeño tamaño; al respecto, es conocido de otros países euroasiáticos la existencia de formas lucífugas y freatobias de similares características. De las familias *Lampyridae* y *Cantharidae* es relativamente frecuente la presencia de larvas: parece que parte del ciclo de algunas especies es endógeo y acuden a las cuevas para depositar sus puestas; en ellas ocurre la metamorfosis y las larvas encuentran abundante alimento en los rellenos de materia orgánica de las bocas. Una larva de cantárido muy común en cavidades del Pirineo y País Vasco probablemente corresponda a *Armidia unicolor*, cuyos adultos eran desconocidos y resaltaban un enigma (ESPAÑOL & BELLES, 1980); sus larvas aparentemente predan sobre caracoles y otros artrópodos. Al respecto

cabe recordar que la larva del famoso "gusano" luminiscente *Lichnocrepis antricola*, de Batu Caves (Selangor, Federación Malaya), es un lampírido que se alimenta también de gasterópodos. Los curculiónidos (Figura 47) tienen algunas especies que se alimentan de raíces y circunstancialmente alcanzan desde el suelo el interior de las cuevas; este es el caso de los *Otiorrhynchus*, encontrados en algunas cavidades próximas a la superficie; se trata pues de elementos endógeos, ocasionalmente presentes en cuevas. Este conjunto de coleópteros es de interés para el bioespeleólogo, al igual de otros grupos de troglóxenos, por su aporte al funcionamiento trófico del ecosistema cavernícola. A continuación trataremos, separadamente, las tres familias que contienen formas troglófilas y troglóbias.

Familia Carabidae.

Constituye un grupo muy extenso y heterogéneo de coleópteros, cuya ordenación taxonómica a nivel supragenérico ha sido objeto de muy diversas interpretaciones. Los representantes cavernícolas guipuzcoanos pertenecen a tres subfamilias: *Nebriinae*, *Trechinae* y *Pterostichinae*. Todos ellos son de hábitos carnívoros (depredadores). Trabajos sobre el

grupo son debidos, entre otros, a: JEANNEL (1918; 1921; 1926-30; 1941-42; 1948; 1953; 1965), COLAS & GAUDIN (1935), ESPAÑOL & MATEU (1950), MATEU (1953), COIFFAIT (1962), ESPAÑOL (1965; 1966; 1968), CABIDOCHÉ (1967), VIVES (en: ESPAÑOL et al., 1980), CASALE & LANEYRIE (1982).

Las especies cavernícolas más modificadas entre los *Nebriinae* habitan en cuevas y en neveros de alta montaña, siendo particularmente llamativos al respecto diversas formas nivícolas y cavernícolas de la cadena montañosa de Djurjura (Argelia). Casos parecidos existen en los Pirineos franceses, Jura y Cévennes. Para el País Vasco sólo ha sido reportada la especie *Nebria lafresnaye*, de algunas cavidades en la zona de Alleko y Aparein, urgoniano sur de Aralar. La especie es propia de los Pirineos franceses y llega hacia el W hasta el pico de Orhy, siendo su habitat habitual las zonas alpinas por encima de 1.800 m. donde vive debajo de las piedras. En

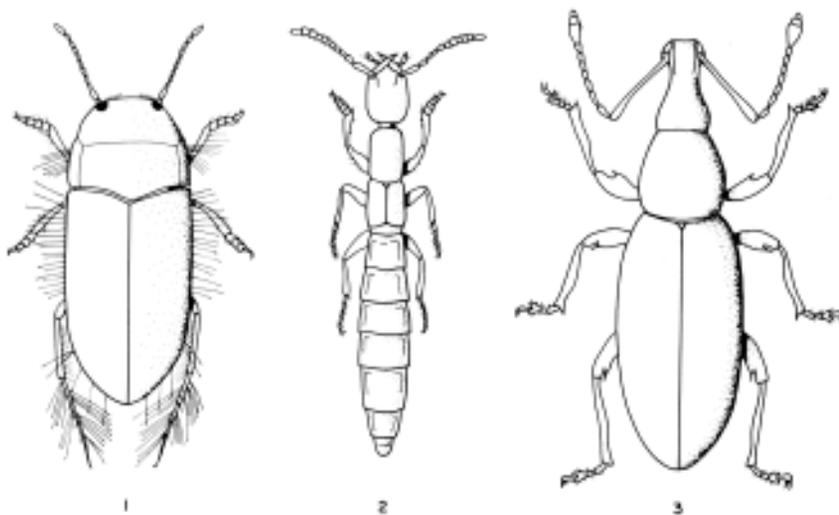


Figura 47. Coleoptera. 1 = Dytiscidae. 2 = Staphylinidae. 3 = Curculionidae. (El dibujo 3 corresponde a un ejemplar de *Troglorrhynchus*, redibujado esquemáticamente de: BELLES, 1987).

Aralar ha sido encontrada exclusivamente en cuevas. Puede ser considerado un troglófilo de origen nivícola. O más precisamente, una especie que en niveles subalpinos se comporta como endógeo o nivícola, y en altitudes inferiores puede ser un cavernícola estricto.

La subfamilia *Trechinae*, ampliamente diversificada, comprende en Guipúzcoa tres grupos diferentes, con diversos grados de modificaciones y adaptaciones al ambiente hipógeo: un grupo de formas troglóxenas, formas troglófilas del grupo *Trechus*, y formas troglóbias del grupo *Aphaenops*.

El primer grupo está representado por cavernícolas accidentales, como *Pilochtus lunulatus* y *Metallina properans*. Se trata de formas epígeas, no modificadas, que ocasionalmente se presentan en la zona de entrada de las cuevas.

El grupo de los *Trechus* (Figura 48) comprende gran número de especies, en general poco modificadas (pueden poseer cierto grado de depigmentación y reducción o atrofia del aparato ocular), que habitan tanto en cuevas como en biotópos epígeos húmedos y crípticos. *Trechus distigma* y *T. obtusus* son especies forestales de amplia distribución que frecuentan con cierta regularidad las cavidades subterráneas, principalmente la zona de entrada; la primera ha sido colectada en cavidades de Aitzgorri, Ernio y Arno, y la segunda de Aralar. *T. barnevillei* es una especie propia de la cadena cantábrica; no es un cavernícola estricto, pero es común encon-

trarlo en cuevas mezclado con poblaciones de Bathysciinae; ha sido colectado en los macizos de Gazume, Pagoeta y Orobe. *T.grenieri uhagoni* es una especie subendógea que vive preferentemente entre la hojarasca de los hayedos; tiende a formar colonias en las entradas de las cavidades; es conocida de cuevas en los macizos de Izarraitz y Orobe. *T.fulvus vasconicus* es una forma atlántica propia del País Vasco y Santander; presenta una notable reducción del aparato ocular con respecto a otras subespecies epígeas; ha sido colectada en cavidades de Albiztur (Ernio), Alza, Aitzbitarte y Arditurri (Oyarzun); la subespecie fué descrita de las cuevas de Aitzbitarte, donde convive con especies troglobias de *Ceuthosphodrus*, *Prystonichus* y *Bathysciola*; es conocida también de la Grotte de Sare, en el País Vasco francés. *T.beusti* es la única especie del grupo considerada troglobia; está emparentada con otras especies pirenaicas, del grupo de *T.angusticollis*, las cuales viven en alta montaña en la proximidad de las nieves; *T.beusti* es la especie cavernícola más modificada del grupo de los *Trechus* guipuzcoanos, es bastante rara y sólo conocida de la localidad típica en la Cueva de San Adrián (Aitzgorri).

El grupo de los *Aphaenops* (Figura 49) posee varios géneros cavernícolas exclusivamente pirenaicos (*Geotrechus*, *Aphaenops*, *Hydrapphaenops*), distribuidos preferentemente en la vertiente norte y zonas altas. *Geotrechus* (con unas 20 especies) ocupa la región centro-oriental (incluyendo Cataluña) y no está presente en el País Vasco. *Aphaenops* e *Hydrapphaenops* (con 33 y 14 especies, respectivamente) ocupa los Pirineos centrales y occidentales, alcanzando el País Vasco. Estos últimos géneros presentan las especies cavernícolas más altamente modificadas. Cinco especies de *Aphaenops* (*A.ochsi cabidochei*, *A.jeanneli orionis*, *A.loubenisi*, *A.ludovici*, *A.eskualduna*) están presentes en el País Vasco, principalmente en el macizo de Larra y zonas próximas de Zuberoa, Basse Navarre y NE de Navarra (Anie-Arlás, Larrau, Meskiriz, Esterenzuby, Arive, Abaurrea alta); ninguna de ellas alcanza Guipúzcoa. *Hydrapphaenops* es un género extraordinariamente próximo al anterior y de talla menor. Sólo dos especies alcanzan el País Vasco: *Hydrapphaenops vasconicus delicatulus*, de la Grotte de Oxibar y Sima de San Martín (macizos de Arbailles y Larra, respectivamente), e *Hydrapphaenops galani* (Figura 48), especie exclusiva de Guipúzcoa, tan sólo conocida de Guardetxe aurreko leizea (Usurbil, Pagoeta norte) y Sistema Leize aundia (Ernio). Esta especie de *Hydrapphaenops* es en consecuencia el único representante del grupo en Guipúzcoa. Es una forma endémica, troglobia, y constituye a la vez la forma más occidental dentro del área de distribución de este interesante grupo pirenaico.

Tanto los *Trechus* como *Aphaenops-Hydrapphaenops* pertenecen al tipo más antiguo entre los *Trechinae*, caracterizado por su aparato copulador anisótropo, en el cual el edeago está colocado lateralmente en el saco interno. El tipo más reciente o isótropo, con el edeago dispuesto simétricamente, está repre-

sentado por *Duvalius* (con más de 200 especies europeas que dominan en las grutas balcánicas) y otros géneros relacionados (*Apoduvalius*, del Cantábrico; *Trichapphaenops*, de los Alpes y Jura; *Anopthalmus*, de Italia y Yugoslavia); en el País Vasco no posee representantes este tipo de origen reciente.

La evolución morfológica de los *Trechinae* ha procedido de forma paralela en diferentes líneas filéticas. JEANNEL (1926-30) distingue 4 tipos morfológicos: (1) el tipo primitivo, alado y pigmentado, con ojos presentes y pronotum pequeño; (2) el tipo secundario, aún oculado, es áptero y de pronotum ancho; (3) el tipo anoftálmico, parecido al anterior, pero depigmentado y con ojos reducidos; (4) el tipo afenopsóide, igualmente depigmentado, anoftálmico, con apéndices muy elongados, tegumentos delgados y pronotum muy estrecho. La evolución hacia tipos afenopsóides ha ocurrido en diversas ocasiones en las diferentes líneas filéticas, siempre tendiendo al establecimiento de tipos morfológicos similares al de los *Aphaenops* e *Hydrapphaenops*, los cuales representan el último estado en la evolución troglomorfa de los *Trechinae*. Las especies guipuzcoanas del grupo *Trechus* corresponden a los tipos 2 y 3 y es característico de especies que llevan un modo de vida más o menos endógeo; algunas de estas especies viven en las cuevas conservando hábitos similares, es decir, viviendo bajo piedras que descansan sobre depósitos arcillosos o también bajo el suelo estalagmítico. Los *Aphaenops-Hydrapphaenops* corresponden al tipo 4 y tienen un origen muy distinto al de los endógeos; muy probablemente derivan de formas nivícolas. Algunos *Aphaenops* e *Hydrapphaenops* pirenaicos habitan en cuevas situadas en el frente de antiguos glaciares de valle, o en tomo a lo que eran lagos post-glaciares (JEANNEL, 1948; COIFFAIT (1962); otros han sido reportados de nevés en zonas subalpinas; otros del compartimento subterráneo subsuperficial (JUBERTHIE

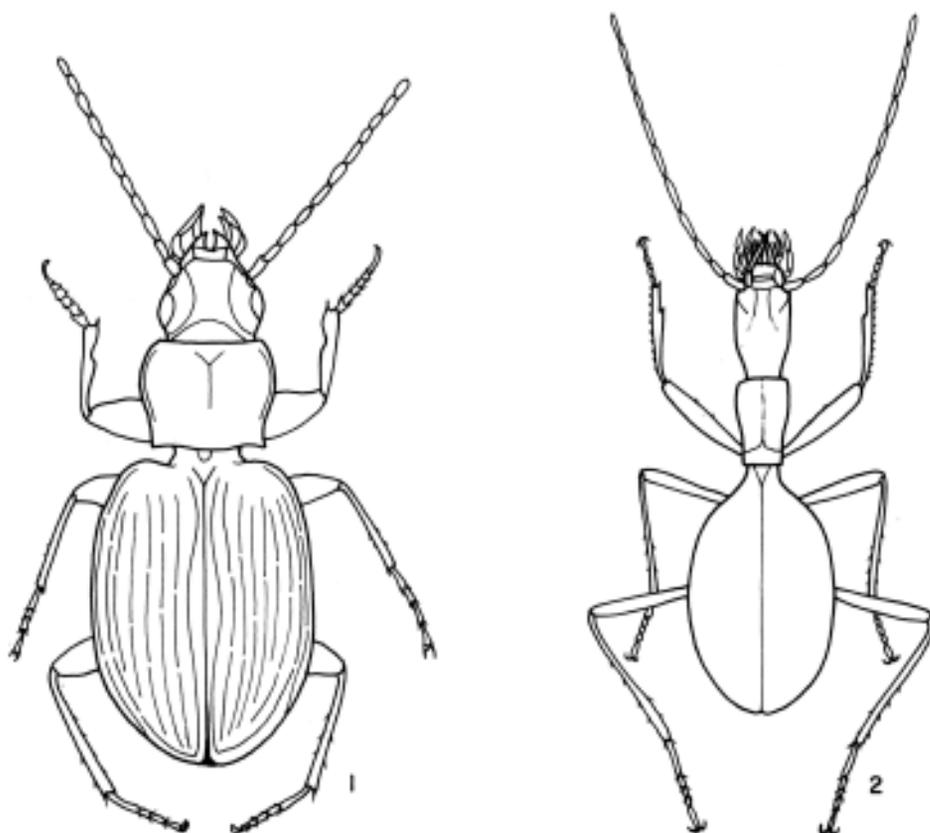


Figura 48. Coleoptera, Trechinae. 1 = *Trechus* sp. 2 = *Hydrapphaenops galani*.

et al., 1981); e incluso algunas especies, como *Aphaenops ludovici*, viven bajo piedras en zonas boscosas, húmedas y frías, de la vertiente francesa (COLAS & GAUDIN, 1935; VIVES: en ESPAÑOL et al., 1980). El ambiente nivícola en realidad se caracteriza por una combinación de elevada humedad y baja temperatura, condiciones éstas que también pueden ser obtenidas en cuevas y biotopos crípticos parecidos. La presencia de *Hydraphaenops galani* en cuevas a relativamente baja altitud y no muy frías, no deja de resultar enigmática. Probablemente esta especie es un relicto de una antigua fauna nivícola mucho más extendida sobre nuestro territorio durante los episodios fríos del glaciario cuaternario.

Los *Trechinae* de tipo afenopsoide son hallados en las cuevas en zonas profundas, generalmente caminando en busca de presas sobre coladas, paredes y suelos estalagmíticos. Ellos se alimentan principalmente de colémbolos y, en menor medida, de ácaros y dípteros. Para descansar y reproducirse se refugian en oquedades y madrigueras que construyen en un relleno arcilloso, de pocos milímetros de espesor, que infrayace a las capas estalagmíticas y suprayace a la roca caja caliza.

Tanto por los biotopos en que son hallados los *Trechinae* de tipo afenopsoide, como por su evolución morfológica, vemos que muchos de sus caracteres pueden ser adquiridos fuera del medio subterráneo cavernícola, el cual sólo representa una de las alternativas posibles en estados avanzados o en etapas finales de su evolución como grupo. Para formas endógeas o nivícolas, muy higrófilas, las cavernas pueden constituir un habitat de refugio al restringirse durante el Holoceno sus habitats anteriores, siempre y cuando logren obtener en ellas suficiente alimento u otro tipo de ventajas competitivas adecuadas a sus habilidades ecológicas.

La subfamilia *Pterostichinae* comprende formas cavernícolas representadas por los géneros *Haptoderus*, *Trogloorites*, *Ceuthosphodrus* y *Pristonychus*.

Haptoderus aralarensis es un troglógeno que habita las zonas de entrada con hojarasca y madera en descomposición. Descrito de la Sierra de Aralar ha sido encontrado también en cavidades de Orobe. Frecuentemente convive con *Trechus grenieri uhagoni* y *T.barnevillei*. El género *Haptoderus* es típico de los relieves pirenaicos y el País Vasco constituye el límite W de su área de dispersión.

El género *Trogloorites* es estrictamente troglóbico y comprende sólo dos especies: *T.ochsi*, de algunas cavidades de los Alpes marítimos, y *T.breuilli*, forma exclusiva y endémica del País Vasco, donde sólo es conocida de cavidades de Aralar, Urbasa y Ernio. Por su morfología es un género afín a *Haptoderus*. Su distribución parece evidenciar que las dos especies de *Trogloorites* son los restos de una antigua línea de *Pterostichinae* que poblaba la cadena pirenaico-provenzal y cuyos representantes actuales han quedado confinados en cuevas en los extremos de su primitiva área. *Trogloorites breuilli* es común observarlo en la zona profunda, debajo de piedras, o corriendo por las paredes y suelos estalagmíticos. Ha sido colectado en numerosas cavidades del Aralar guipuzcoano y navarro, Urbasa y Andía. La subespecie *T.b.mendizabali* (Figura 50), también troglóbica, es propia del macizo de Ernio y relieves próximos (Gazume, Itxaropena, Pagoeta), incluyendo la zona de Ekain (Cestona) perteneciente al macizo de Izarraitz. Esta subespecie difiere de la forma tiponimial por su cabeza más voluminosa, protórax ancho y talla mayor. Convive con los *Euryspeonomus* y *Speocharidius*.

Pristonychus es un género holomediterráneo, con formas de hábitos oscurícolas, higrófilos y cavernícolas. *P.terrícola* tiene una amplia distribución en Europa hasta la vertiente francesa de los Pirineos. En los Pirineos atlánticos y península ibérica es sustituida por la subespecie *P.t.reichenbachi*. En

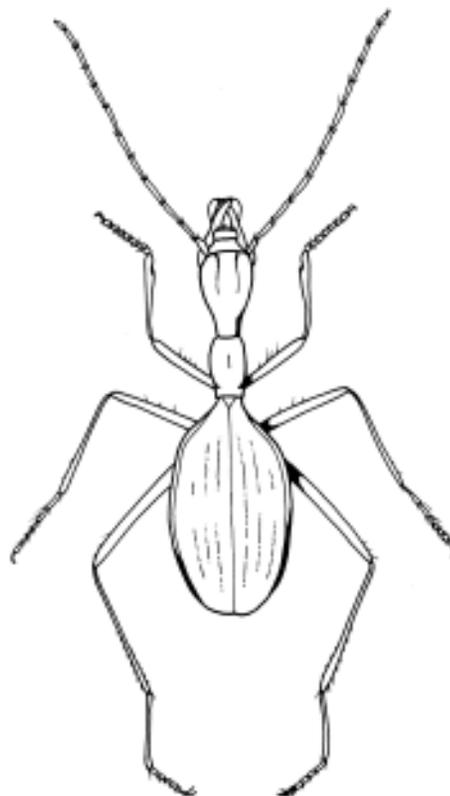


Figura 49. Coleoptera, Trechinae. *Aphaenops ochsi cabidochei*.

el País Vasco es conocida de cavidades de Vizcaya, Guipúzcoa (Aitzbitarte) y país vasco francés. Es de hábitos guanófilos, bastante frecuente en las cuevas y sitios oscuros, aunque también es abundante en el exterior debajo de piedras. Se lo considera una forma troglófila.

Ceuthosphodrus es un género cavernícola que comprende formas troglófilas y troglóbicas. De las 10 especies conocidas 4 están representadas en el País Vasco y 3 de ellas en Guipúzcoa. Está dividido en dos subgéneros: *Actenipus* y *Ceuthosphodrus s.str.* Al primero de ellos pertenece *C.oblongus*, especie propia de los Pirineos, País Vasco, Cordillera Cantábrica y vertiente meridional del Macizo central francés. La subespecie *C.o.ellipticus* es propia de la zona vasco-cantábrica; en Guipúzcoa ha sido encontrada en cavidades de Oyarzun, Mendikute (Ernio) y Ataun (Aralar). Es una especie troglófila que frecuenta las cuevas, pero también habita en el exterior, bajo piedras. En cuevas a veces es muy abundante y es de hábitos guanófilos.

El segundo subgénero comprende a *C.navaricus*, *C.vasconicus* y *C.peleus*. *Ceuthosphodrus navaricus* es propia del país vasco francés, donde era conocida de cuevas en los macizos de Arbailles y Orion; posteriormente fué encontrada en una cavidad de la sierra de Meskiriz (Navarra), la cual constituyó una nueva subespecie: *C.n.hispanus*.

Ceuthosphodrus vasconicus es muy próxima a la anterior, sumamente rara, troglóbica, y sólo conocida de la localidad tipo: la cueva de Aitzbitarte (Guipúzcoa). Se trata por tanto de un endemismo guipuzcoano. Vive debajo de las piedras y acude a los cebos de queso y acúmulos de guano. Con esta especie convive otro guanófilo, *Pristonychus terricola reichenbachi*, abundante y que también acude a los cebos; en la misma cueva habitan *Trechus fulvus vasconicus* y *Bathysciola schiodtei breuilli*.

Ceuthosphodrus peleus es una especie cavernícola, también de hábitos guanófilos, distribuida en el norte de la península ibérica y dividida en varias subespecies. La forma

típica alcanza Vizcaya. La subespecie *C.p.bolivari* sólo es conocida de su localidad tipo, la cueva de Galarra (Mondragón), y es por tanto un endemismo guipuzcoano, troglóbulo de hábitos en parte guanófilos.

En cavidades guipuzcoanas han sido hallados otros *Pterostichinae*, pero se trata de formas troglógenas, frecuentes en la zona de entrada. Entre ellas podemos citar a: *Stenopus madidus*, *Amara aenea*, *Abax ater*, *Pterostichus cristatus*, *Anchus ruficornis* y *Agonum mulleri*.

Familia Catopidae.

Los *Catopidae* son una amplia familia del suborden *Staphylinoidea*, muy bien representada en los macizos kársticos europeos. JEANNEL (1936) ha escrito una detallada monografía de esta familia. Otros trabajos relacionados con la fauna hipógea guipuzcoana, o con la biología y taxonomía de las formas presentes, son debidos a: UHAGON (1890), JEANNEL (1922; 1923; 1924; 1950; 1965), ESPAÑOL (1953; 1958; 1970; 1972; 1974), LANEYRIE (1967), GEORGUIEV (1976), BELES et al (1978), ESPAÑOL & BELLES (en: ESPAÑOL et al., 1980), BLAS (en: ESPAÑOL et al., 1980), BELLES & DELIOT (1983), ESCOLA (1986), BELLES (1986).

La familia *Catopidae* está constituida principalmente por formas de hábitos saprófagos y obscurícolas. De las 6 subfamilias en que es subdividida, dos de ellas están presentes en las cavernas de Guipúzcoa: los troglófilos *Catopinae* y los troglóbios *Bathysciinae*.

La subfamilia *Catopinae* está representada por especies lucífugas; muchas de ellas son foleófilas (habitan en las madrigueras de pequeños mamíferos y en nidos de aves, aprovechando los restos de alimentos y otros residuos) y frecuentan también la hojarasca, detritus vegetales y cavidades subterráneas. En general, alternan en su ciclo un período epígeo y otro hipógeo. DELEURANCE (1959) ha observado que algunos *Choleva* entran durante el verano en las cuevas, donde construyen una celda en la arcilla, en la cual pasan una diapausa de varios meses; el resto de su ciclo puede ocurrir dentro o fuera de las cuevas. Los *Catops* son más sensibles a los cambios de temperatura y humedad, y de tendencias muy higrófilas, por lo que es común encontrarlos en cuevas. En cavidades guipuzcoanas han sido colectadas dos especies: *Choleva fagniezi* (Figura 51), en el sumidero de Matxitxu (macizo de Unanue), y *Catops ventricosus*, en un macizo de Astigarraga. Ambas son formas troglófilas, oculadas, de amplia distribución europea. En la península ibérica sólo se encuentran en la región norte. Algunos ejemplares de *Choleva* pertenecen a la subespecie *Ch.fagniezi brevistylis* Jeannel.

La subfamilia *Bathysciinae* contiene cerca de 700 especies europeas cuya taxonomía, fuertemente compleja, ha experimentado numerosos cambios y reordenaciones. Para la fauna hipógea guipuzcoana seguiremos la última actualización de ESCOLA (1986). Los 17 taxa reportados para Guipúzcoa son considerados troglóbios.

Conviene destacar que la inmensa mayoría de los *Bathysciinae*, sean cavernícolas o epígeos, son depigmentados, total o parcialmente anoftálmicos, y ápteros (en las formas cavernícolas los élitros están además soldados el uno al otro). En forma similar a lo indicado para los *Trechinae*, hay una evolución de tipos morfológicos en los diferentes linajes. El estado inicial, menos modificado, está representado por el género *Bathysciola*, muchos de ellos muscícolas. Un segundo tipo, denominado bathyscióide, corresponde a los *Speonomus*, de cuerpo ovoide y apéndices cortos; se conside-

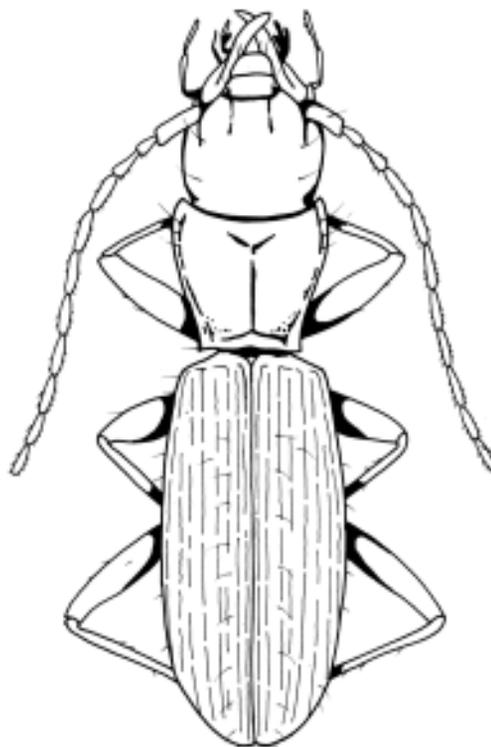


Figura 50. Coleoptera, Pterostichinae. *Troglorites breuili mendizabali*. (De: JEANNEL, 1921; modificado).

ra que este tipo corresponde a endógeos y cavemícolas poco especializados. Siguen a éste otros tipos, foleunoides, progresivamente más elongados, estilizados y de apéndices largos (VANDEL, 1964). En el plano reproductivo se distingue los que poseen en su ciclo vital dos estados larvarios (se los considera troglóbios de origen reciente) y aquellos que poseen un ciclo más modificado y reducido a un sólo estado larvario (troglóbios de origen antiguo); en el caso extremo la larva no se alimenta y pasa su existencia encerrada en una cápsula que construye en la arcilla (JEANNEL, 1965; GINET & JUBERTHIE, 1988). Entre los *Speonomus* hay representantes de ambos tipos.

Taxonómicamente, los *Bathysciinae* troglóbios guipuzcoanos pertenecen a tres secciones distintas: *Speocharis*, *Bathysciola* y *Speonomus*.

La sección *Speocharis* (Figura 52) es exclusiva de la región vasco-cantábrica, en el norte de la península ibérica, siendo Guipúzcoa el límite Este de su área de distribución. De las 33 especies conocidas del género *Speocharis*, sólo *Speocharis noltei* alcanza nuestro territorio, mientras que en Vizcaya habitan 8 especies distintas. Los representantes del grupo son troglóbios poco modificados (un género próximo, *Notidocharis*, es muscícola). *S.noltei* se distribuye por el litoral de Vizcaya, sector Gernika-Lekeitio, penetrando en Guipúzcoa hasta el macizo de Izarraitz, donde ha sido colectada la especie en las cuevas de Ermitia, Arbil y Aitzbeltz.

La sección *Bathysciola* comprende unas pocas formas del género *Bathysciola*, el cual incluye endógeos, muscícolas y troglóbios poco modificados, distribuidos en los Pirineos y región vasco-cantábrica. En Guipúzcoa están representadas dos subespecies de *Bathysciola schiodtei*. *B.s.breuili*, de las cuevas de Aitzbitarte (Oyarzun), Txorroite (Ernio), y macizos de Orobe y Altzania (Alsasua-Olazagutía), estos últimos limítrofes entre Navarra y Guipúzcoa. *B.s.rugosa* (= *B.rugosa Sharp*) ha sido colectada en Guardetxe aureko leizea (Usurbil).

La sección *Speonomus* es la más diversificada, de amplia distribución pirenaica a nivel de grupo. A nivel genérico y subgenérico tiene distribuciones restringidas. En el País Vasco peninsular está representada por el subgénero *Speonomidius* (del género *Speonomus*) y por los géneros *Euryspeonomus*, *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella* y *Josettekia* (Figuras 52 y 53), todos ellos endémicos, troglobios, y exclusivos de los territorios de Guipúzcoa y Navarra.

El subgénero *Speonomidius* cuenta con una única especie: *S.crotchi*, repartida por el sur de Guipúzcoa y separada en 4 subespecies distintas: *Speonomus (Speonomidius) crotchi crotchi*, del macizo de Orobe; *S.c.aitzquirrensis*, de las cuevas de Aitzkirri e Iguitegui (Aitzgorri) y de la cueva de Irurixo (Bergara); *S.c.mazarredoi*, de las cuevas de San Valerio y Kobate (Mondragón, Udalaiz); y *S.c.oberthuri*, de las cuevas de San Adrián, Partxankobia y Aunskobia (Zegama, Aitzgorri).

El género *Euryspeonomus* posee 4 especies conocidas, de dos subgéneros: *Euryspeonomus s.str.* y *Urbasolus*. Al primero pertenecen dos especies: *E.breuilii*, de cavidades de Aralar, y *E.mendizabali*, de los macizos de Ernio y Pagoeta. El segundo cuenta con otras dos especies: *E.eloseguii*, exclusivo de Urbasa y Andía (Navarra), y *E.ciaurrizi*, con dos subespecies. *E.c.ciaurrizi*, de la zona norte de Aralar (Atallo, Larraun, Aldaz) y *E.c.igaratzai*, de las cuevas de Basolo y Leizeta (Jurásico guipuzcoano, Amézqueta).

El género *Speocharidius* comprende tres especies. *S.breuilii*, ampliamente extendido por los macizos de Ernio y Pagoeta (cuevas de Santutxo, Mendikute, Txorroite, Sabesaia - Leize aundia, Zelatun, Sagain, Ernialde, Ernio, Aia de Pagoeta). *S.bolivari*, exclusiva del sector Anoeta-Ernio (cuevas de Arobieta y Ezkiita). Y por último *S.vivesi*, sólo conocida de Ekaingo leizea (Cestona, Izarraitz). Los *Speocharidius breuilii* frecuentemente son hallados conviviendo en las mismas cavidades con *Euryspeonomus mendizabali*.

Los últimos tres géneros del grupo son monoespecíficos y resultaron hallazgos de alto interés. *Kobiella galani* (originalmente descrito como *Speocharidius galani*) sólo es conocido de Guardetxe aurreko leizea (Usurbil). *Aranzadiella leizaolai* (cuyo nombre genérico está dedicado a la S.C.Aranzadi) es exclusivo de la sima de Kobeta (Olatz, macizo de Amo). Y *Josettekia angelinae* ha sido descrito de la cueva de Astiz o Akelar (sinclinal central de Aralar), donde convive con *Euryspeonomus breuilii*. Los tres últimos géneros, al igual que *Speocharidius*, comprenden formas más modificadas y probablemente de origen antiguo.

La presencia de poblaciones de *Speonomus* en el medio subterráneo subsuperficial de los Pirineos (JUBERTHIE et al., 1980; 1981) indica que los *Bathysciinae* troglobios pueden habitar no sólo en cavernas, sino también en microespacios entre bloques y horizonte profundo del suelo, tanto sobre calizas como sobre rocas de otra naturaleza. Esto indica que entre los *Bathysciinae* (al igual que entre los *Trechinae*) algunas formas tienen hábitos que podrían ser considerados subendógeos. Probablemente ésta puede haber sido una de las vías seguidas en la colonización de las cavernas y en recolonizaciones o expansiones posteriores.

El origen de los *Bathysciinae* troglobios supone una amplia diversificación del grupo durante el Terciario, seguida de una pulverización específica en diferentes regiones kársticas (GINET & JUBERTHIE, 1988). Durante el fin del Terciario y el Pleistoceno los *Bathysciinae* deben haber sido diezmos en las zonas glaciadas y de tundra (BELLES, 1986). La región vasca debe haber constituido entonces un centro de diversificación independiente. La distribución actual de las formas endémicas presentes así lo indican

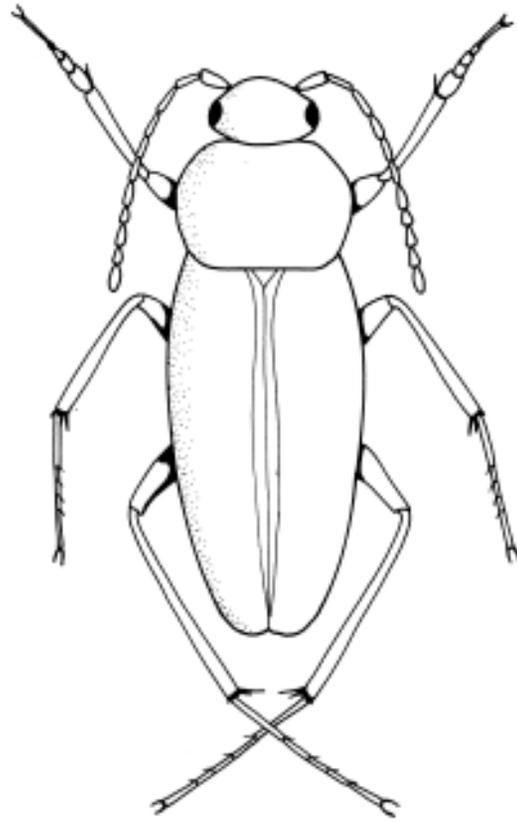


Figura 51. Coleoptera, Catopinae. *Choleva fagniezi*.

(géneros *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella*, *Josettekia*, *Euryspeonomus*, y el subgénero *Speonomidius* de los *Speonomus*). En el Holoceno, terminada la época glaciaria, los Pirineos y otras áreas podrán ser recolonizados por nuevas formas de *Speonomus* de origen reciente.

Los *Bathysciinae* troglobios ofrecen muchos casos de microendemismo, es decir, de la presencia de especies distintas sobre áreas geográficas próximas y muy pequeñas. En este proceso de especiación (fragmentación de una especie capa o tipo ancestral que probablemente ocupaba un área más extensa) deben haber intervenido fenómenos complejos, paleoclimáticos y ecológicos. Durante el Cuaternario es conocida la existencia de al menos 17 ciclos glaciares (EVANS, 1971), acompañados de condiciones áridas y frías en la periferia de las zonas glaciadas. Los macizos kársticos del País Vasco, localizados en una zona de clima atlántico, han gozado de condiciones de mayor humedad que las áreas mediterráneas durante los distintos episodios climáticos y pueden haber servido de refugio a elementos higrofilos de muy diversa procedencia: humícolas, subendógeos, muscícolas, nivícolas. En conjunto, la región y sus cuevas han mantenido una relativa estabilidad de condiciones húmedas durante el Cuaternario; lo que ha permitido disponer de una cierta continuidad en el tiempo de los poblamientos cavernícolas, haciendo de la región un centro de diversificación con características propias.

Familia Pselaphidae.

Esta familia está constituida por coleópteros de pequeña talla (raramente mayores de 3 mm) propios de ambientes húmedos y oscuros. En general se trata de formas humícolas y endógeas, pero hay algunas especies estrictamente caverní-

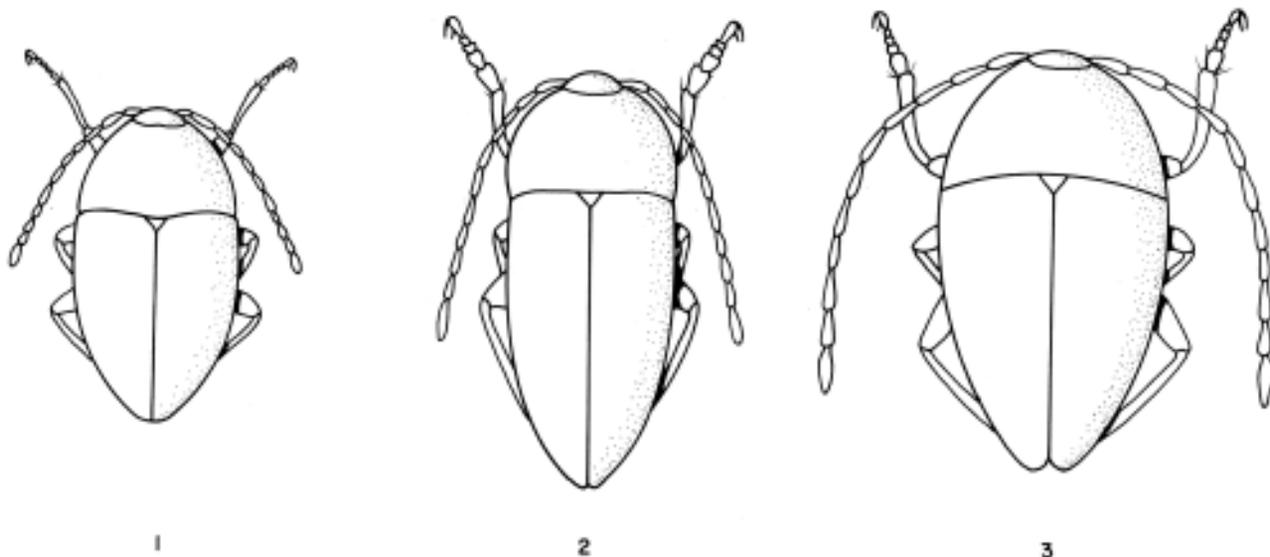


Figura 52. Coleoptera, Bathysciinae. 1 = *Speonomus* del subgénero *Speonomidius*. 2 = *Euryspeonomus breuili*. 3 = *Speocharis* sp. (De: BELLES, 1987; modificado).

colas. En las cuevas suelen encontrarse bajo piedras y entre acumulaciones de materia orgánica vegetal. Trabajos sobre el grupo son debidos a JEANNEL (1914), JEANNEL & BOLIVAR (1921), BESUCHET (1974), y COMAS (en: ESPAÑOL et al., 1980).

En el País Vasco son conocidas 3 especies de *Pselaphidae* cavernícolas. Las 3 están presentes en cuevas de Guipúzcoa; y 2 de ellas son formas troglóbias.

Prionobythus bolivari es el único representante de su género, conocido exclusivamente de cavidades en el sinclinal central de Aralar (Figura 54). Es un troglotro, áptero, depigmentado y anoftalmo.

Typhlobythus breuili es también el único representante de su género, sólo conocido de la Cueva de Aitzkirri (Aitzgorri), de donde fué descrita la especie. Es una forma áptera, depigmentada y con ojos atrofiados.

Linderia armata fué descrita de la Cueva de San Valerio (Mondragón) y ha sido encontrada posteriormente en numerosas localidades, tanto epigeas como hipógeas, de ambas vertientes de los Pirineos y del País Vasco. Es una forma troglófila.

Los trabajos de JEANNEL & LELEUP (1952) y JEANNEL (1953) han mostrado que entre los *Pselaphidae* es frecuente el dimorfismo sexual, con machos alados y de ojos normales, y hembras anoftalmas y ápteras. Las hembras no abandonan el humus y hojarasca de la litera del bosque, entre los cuales viven, mientras que los machos pueden volar alguna distancia para buscar a las hembras con la finalidad de reproducirse. En los bosques de montaña de África ecuatorial hay toda una serie de especies de pseláfidos que ejemplifican el paso hacia caracteres troglomorfo, desde individuos normales hasta especies en que tanto los machos como las hembras se han transformado en ápteros y anoftalmos. El hábitat en el cual alcanzan los caracteres más modificados corresponde a extensos bosques, húmedos y algo fríos, que se desarrollan sobre las laderas de altas montañas en el África ecuatorial. En el humus de estos bosques hay muchas especies microftálmicas y ápteras. Sin embargo,

en esta región no hay cuevas ni cavernícolas. Estos datos llevan a suponer que los troglóbios europeos de este grupo desarrollaron sus caracteres troglomorfo en un medio similar al expuesto, durante el Terciario. Actualmente algunos han llegado hasta nuestros días viviendo en cuevas, mientras que sus ancestros epigeos han desaparecido. Ejemplos de este tipo ilustran la argumentación de VANDEL (1964) sobre la evolución de los cavernícolas.

Subphylum VERTEBRADOS.

Los vertebrados usualmente son divididos en *Agnatha* y *Gnathostomata*. El primer grupo comprende las lampreas y las babosas marinas, y no está representado en el medio hipógeo. El segundo comprende las 5 grandes clases de vertebrados, todas ellas representadas en el medio subterráneo, pero de modo desigual. En general, su número disminuye al

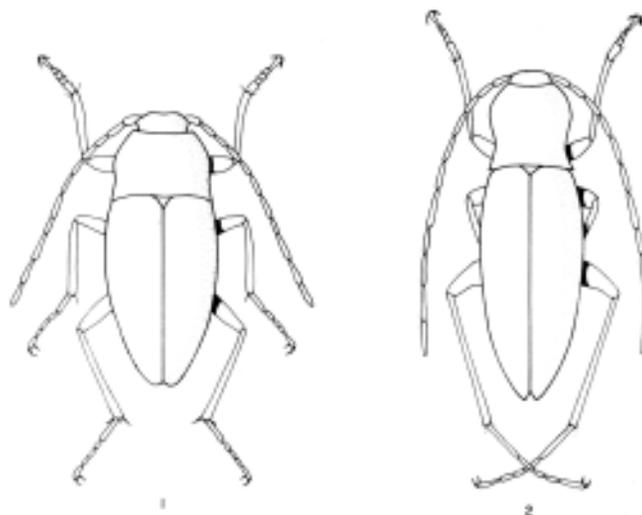


Figura 53. Coleoptera, Bathysciinae. 1 = *Kobiella galani*. 2 = *Speocharidius vivesi*. (De: ESPAÑOL et al., 1980; modificado).

ascender en la escala zoológica. Los más numerosos y más modificados son los peces, los cuales contienen representantes troglobios en el superorden *Teleostei* de la subclase *Actinopterygii*. Los peces hipógeos están representados principalmente en las regiones tropicales y subtropicales, y en zonas áridas endorreicas, faltando en Europa y norte de Asia. En los karsts dináricos de Europa ha sido señalada la presencia del género *Paraphoxinus*, pero se trata en realidad de formas troglógenas. Entre los anfibios sólo se presentan unas pocas especies troglobias en el orden *Urodela*. Las tres clases restantes (reptiles, aves y mamíferos) contienen cierto número de especies cavernícolas, pero todas ellas son troglógenas. Entre éstas destaca el orden *Chiroptera*, que comprende numerosos troglógenos regulares y que, por su importancia, será considerado separadamente en el siguiente apartado. En éste trataremos de los vertebrados no-quirópteros.

Las especies encontradas en cavidades guipuzcoanas son todas ellas troglógenas y la mayoría accidentales. No por ello son menos importantes. Desde un punto de vista biológico las cuevas constituyen para estos vertebrados un hábitat de interés, sea por sus costumbres lucífugas o higrófilas, o bien por constituir un refugio para el descanso, actividades reproductivas, o como medio de protección ante depredadores. Desde un punto de vista trófico, su contribución al funcionamiento del ecosistema cavernícola es, en todos los aspectos, comparable al aporte de los quirópteros. Los residuos de la alimentación de estos vertebrados, sus cadáveres y sus restos, constituyen un aporte de materia orgánica de origen animal que es utilizado por numerosos invertebrados cavernícolas. A continuación, la lista de especies presentes.

Clase PECES.

Superorden TELEOSTEI.

Orden CLUPEIFORMES.

Familia SALMONIDAE.

- *Salmo trutta* (Linnaeus).

Orden CYPRINIFORMES.

Familia CYPRINIDAE.

- *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus).

Clase AMPHIBIA.

Orden URODELOS.

Familia SALAMANDRIDAE.

- *Salamandra salamandra* (Linnaeus).

- *Triturus helveticus* (Razoumowsky).

Orden ANUROS.

Familia BUFONIDAE.

- *Bufo bufo* (Linnaeus).

Familia DISCOGLOSSIDAE.

- *Alytes obstetricans* (Laurenti).

Familia RANIDAE.

- *Rana temporaria* Linnaeus.

Clase AVES.

Orden STRIGIFORMES.

Familia TYTONIDAE.

- *Tyto alba* (Scop.).

Familia STRIGIDAE.

- Ind.

Orden PASSERIFORMES.

Familia CORVIDAE.

- *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (Linnaeus).

Clase MAMMALIA.

Orden INSECTIVORA.

Familia SORICIDAE.

- *Sorex* sp.

- *Crocidura russula* (Herman).

Orden CHIROPTERA.

(Ver siguiente apartado).

Orden RODENTIA.

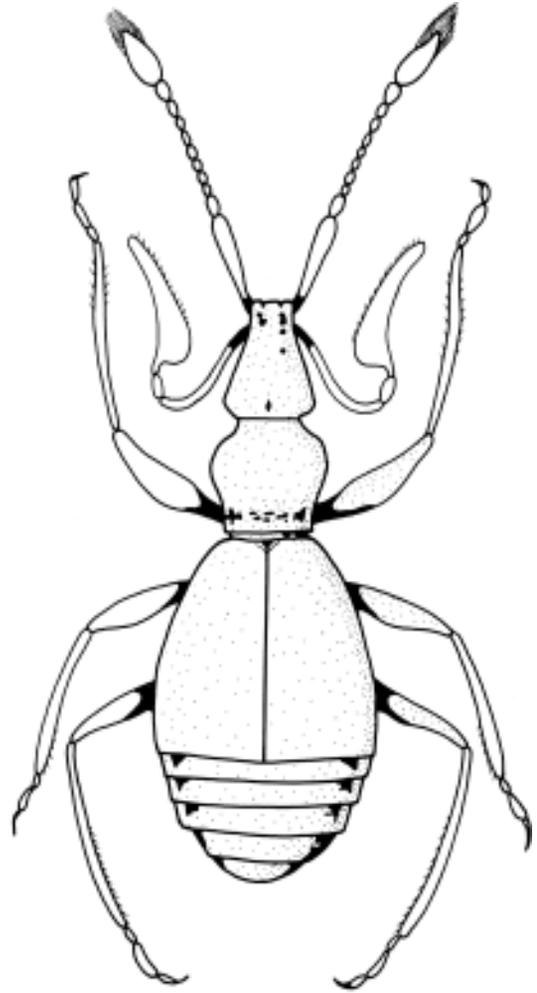


Figura 54. *Coleoptera, Pselaphidae. Prionobythus bolivari.* (De: JEANNEL & BOLIVAR, 1921).

Familia MUSCARDINIDAE.

- *Glis glis* (Linnaeus).

Familia MURIDAE.

Subfamilia MICROTINAE.

- *Pitymys duodecimcostatus* (De Selys Longchamps).

Subfamilia MURINAE.

- *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus).

Orden CARNIVORA.

Familia CANIDAE.

- *Vulpes vulpes* (Linnaeus).

Familia URSIDAE.

- *Ursus arctos* Linnaeus.

Los teleosteos hipógeos están pobremente representados en los karsts guipuzcoanos, pero este hecho es general en Europa. Las especies presentes son formas epígeas comunes cuya presencia en cuevas es accidental. La trucha común (*Salmo trutta*) ha sido encontrada asociada a algunas surgencias kársticas importantes, como Osin berde y Urtxikiain (en Aralar) o Jaturabe (en Aitzgorri). Más curiosa es su presencia en el río subterráneo de la gran caverna de Arrikruz (Aitzgorri), donde en época de estiaje pueden quedar atrapados grandes ejemplares de trucha en las marmitas y pozas de la galería cercana al sumidero superior de la cueva. El no que recorre esta cueva tiene una importante cuenca epígea superior; las aguas atraviesan la caverna y vuelven a emerger en el embalse de Jaturabe. Es probable que en épocas anteriores la presencia de truchas en surgencias y en algunos ríos subte-

rráneos guipuzcoanos fuera más generalizada; la fuerte contaminación que han sufrido los ríos guipuzcoanos, particularmente durante el último siglo, ha eliminado casi totalmente a esta especie. No obstante, se trata de una forma epigea, no modificada, para la cual las cuevas pueden constituir un refugio temporal. Similar es el caso del jaramugo, piscardo o ezkailu (*Phoxinus phoxinus*), pequeño pez frecuente en regatas de montaña. Al igual que los *Paraphoxinus* del karst dinárico, son formas epigeas, pigmentadas y oculadas. KARAMAN (1923) y VANDEL (1964) han indicado que estos pequeños peces viven y se reproducen en las aguas de superficie. Sólo durante los períodos de estiaje, cuando bajan las aguas o se desecan las regatas epigeas, buscan refugio en pozas y remansos de las cuevas. En Guipúzcoa han sido encontrados ejemplares de jaramugos en diversas cuevas del macizo de Aitzgorri.

La mayoría de los *Urodelos* troglobios habitan en el norte de Sudamérica, México y sur de Norteamérica. En Europa sólo está representado el famoso proteo (*Proteus anguinus*), descrito en 1768 por Laurenti y que constituyó el primer reporte científico de un animal cavernícola. No obstante esta especie está restringida a los karsts adriáticos de la Venecia Juliana y Herzegovina. En el País Vasco sólo están presentes formas troglóxenas de la familia *Salamandridae*, de costumbres muy hígrófilas y lucífugas, pero sin modificaciones especiales para la vida hipógea. La salamandra común (*Salamandra salamandra*) ha sido encontrada en numerosas ocasiones en la zona de entrada, rica en hojarasca y restos vegetales, de diversas cuevas y simas del macizo de Ernio y de la sierra de Aralar, generalmente en laderas expuestas al norte, y por tanto más húmedas y sombreadas. Llega a alcanzar 20 cm de longitud y es inconfundible por su coloración de grandes manchas amarillas sobre fondo negro brillante. Se alimenta de insectos y es de costumbres terrícolas, prefiriendo los biotopos muy húmedos y tranquilos, como las bocas de las cuevas en zona forestada. Si el invierno es riguroso permanece aletargada en huecos del terreno. Como protección ante la predación su piel posee glándulas cuya secreción es altamente peligrosa por su contenido en alcaloides, como la salamandrina, de efectos mortales si es inyectada al torrente circulatorio o bien si pasa al tubo digestivo. Sus larvas, acuáticas, nacen con un manojito de branquias externas a cada lado de la cabeza. Este carácter es mantenido en los adultos de *Proteus*, por lo que se considera en ellos neoténico. Más acuático que la salamandra es el tritón. En Guipúzcoa ha sido encontrada en cuevas la especie menor del grupo, *Triturus helveticus*, de 6 cm de talla. Su coloración es marrón, con pequeñas manchas negras; vientre amarillo pálido; posee motas negras a ambos lados de la cola y formando una franja a nivel de los ojos. La cresta dorsal es poco marcada, cola comprimida lateralmente y dedos comprimidos, con palmeaduras en los miembros posteriores. Habitualmente los tritones habitan en charcas, abrevaderos y torrentes de montaña, en el fondo pedregoso o entre la vegetación acuática. Nadan con facilidad con ayuda de su cola, comprimida lateralmente, y de sus patas con dedos palmeados. Su presencia en habitats acuáticos de algunas cuevas (sobretudo sumideros) puede considerarse accidental. Han sido hallados algunos ejemplares de *T. helveticus* en los macizos de Aralar y Aitzgorri. CLERGUE-GAZEAU & MARTINEZ RICA (1978) han encontrado en una cueva de Huesca poblaciones hipógeas del tritón pirenaico *Euproctus asper*, las cuales se alimentaban de larvas de dípteros quironómidos y de isópodos *Stenasellus*. Esta especie, no obstante, no ha sido reportada de cuevas guipuzcoanas.

Los *Anuros* adultos son hallados accidentalmente en cuevas. El sapo común, *Bufo bufo*, ha sido encontrado innumerables veces al pie del pozo de entrada de simas en práctica-

mente todo el territorio. Más raramente han sido encontradas otras especies, como *Rana temporaria* (en cavidades de Aralar) y *Alytes obstetricans* (en Aralar y Aitzgorri). Las larvas acuáticas de anuros, por el contrario, son mucho más frecuentes de lo que se cree, principalmente en cavidades que son sumideros temporales. Los renacuajos de las tres especies citadas, y probablemente de otras más, constituyen un aporte exógeno sobre el cual predan diversos invertebrados acuáticos.

Entre las Aves, y más generalmente entre los vertebrados homeotermos, no existen especies estrictamente cavernícolas. Las aves y mamíferos que frecuentan cuevas generalmente lo hacen sólo parte del día (para descansar o dormir), estacionalmente (para hibernar), o bien para nidificar y reproducirse. En todos los casos se alimentan en el exterior de las cuevas. El alto grado de organización de los vertebrados homeotermos los hace relativamente independientes del medio físico y con un comportamiento mucho más complejo que el de otros grupos de animales de organización más simple. Por ello, no puede hablarse de formas troglófilas o cavernícolas, aunque para algunas especies de murciélagos y los guácharos (*Steatomis caripensis*; *Caprimulgiformes*) las cuevas son un habitat de refugio permanente, en las cuales completan todos los aspectos de su ciclo de vida, excepto la alimentación; en ambos casos se trata de especies que han desarrollado la capacidad de desenvolverse en oscuridad total mediante un sistema de orientación por ecos denominado ecolocación; éste funciona de modo parecido a un sonar, por estimación de la diferencia de frecuencia entre la onda de sonido emitida y la del eco recibido. Esta capacidad de ecolocación no la poseen todos los quirópteros, ni está desarrollada en el mismo grado en todas las especies, pero no es exclusiva de las que se desenvuelven en oscuridad total; está también asociada a la capacidad de captura de presas en movimiento y a la detección rápida de objetos pequeños en distancias cortas. Por ello no debe creerse que existe una relación exclusiva entre ecolocación y vida subterránea; de hecho, esta capacidad no ha sido reportada en ningún troglobio.

En el País Vasco no se presentan especies de aves con capacidad de ecolocación como la del guácharo (circunscrito éste a la región Neotropical del continente Sudamericano), pero sí tenemos dos casos en que la zona de entrada, en penumbra, de las cavernas, es utilizada como refugio permanente para la nidificación. El primero de ellos está representado por la lechuza blanca, *Tyto alba*, especie que puede nidificar en cuevas, campanarios, construcciones abandonadas, agujeros de los árboles y diversos abrigos; por tanto, su preferencia por biotopos cavernícolas es circunstancial o local. Ha sido reportada en la Cueva de Gesaltza y otras cavidades de Aitzgorri y Aralar. Conocemos también la existencia de nidos de *Strigiformes*, no identificados, en algunas otras simas guipuzcoanas. Estas aves nocturnas son depredadores de micromamíferos y otros pequeños vertebrados; las egagrópilas, con los restos regurgitados de su alimentación, se acumulan al pie de los nidos, y son de gran interés para el biólogo, porque la gran cantidad de huesecillos permite obtener muy buenos datos sobre la fauna de micromamíferos de una región.

El segundo caso corresponde a un córvido: la chova, *Pyrhcorax pyrrhcorax*. Esta especie, diurna, también nidifica en la zona de entrada de simas y cuevas, generalmente en paredes y nichos inaccesibles. En la Sierra de Aralar, y particularmente en las zonas altas de la unidad Jurásico central, es muy frecuente en numerosas cavidades, incluyendo simas que conservan nieve en su interior durante el verano (en Uarrain, Ganbo y Pardarri). En esta zona las cuevas parecen ser su lugar de nidificación preferente o tal vez exclusivo, ya que no hemos observado sus nidos en paredes o abrigos exte-

riores. Probablemente la elección de las cuevas se deba a la excelente protección que les brindan ante posibles depredadores. Es una especie omnívora, de color negro, con pico y patas rojas; frecuentemente se la observa en parejas o en pequeños grupos, en las zonas rocosas de montaña; al nidificar conserva esta costumbre, poco gregaria, y raramente se observan más de 6 individuos en una sola cavidad, aunque ésta sea amplia.

En la clase *Mammalia* (excepto *Chiroptera*) haremos un primer grupo con los micromamíferos (insectívoros y pequeños roedores). Sólo haremos mención de las especies halladas vivas (o sus cuerpos completos), ya que en muchas cuevas es frecuente el hallazgo de restos óseos de muy diversos órdenes de mamíferos, pero que han llegado por accidente o son producto de arrastre desde el exterior, pero que no puede decirse que vivan en las mismas. Como en el caso de los moluscos gasterópodos, existen conjuntos fósiles o subfósiles de mamíferos, cuyo interés es estrictamente paleontológico. Las formas que actualmente frecuentan las bocas y zonas de entrada de las cuevas, y que pueden por tanto ser consideradas troglóxenos, comprenden algunas musarañas, topillos y ratoncitos de monte, todos ellos de hábitos nocturnos. Las musarañas encontradas en cavidades guipuzcoanas son especies de pequeño tamaño, con ojos diminutos y hocico alargado, pero sin formar una verdadera trompa. Sus hábitos alimenticios incluyen la captura de arañas, insectos y pequeños gusanos, que pueden encontrar con facilidad en la zona de entrada de muchas cuevas. Han sido colectadas especies de *Sorex* y *Crocidura russula*. El topillo, *Pitymys duodecimcostatus*, es de costumbres parecidas. Mientras que algunos ratoncitos, como *Apodemus sylvaticus*, son más fitófagos; normalmente su alimento consiste en bellotas, nueces, etc., pero también capturan insectos y artrópodos terrestres, o bien roen cortezas y tallos de plantas; en zonas forestadas son frecuentes en bocas con abundante materia vegetal. Accidentalmente ha sido encontrado también el lirón gris, *Glis glis*, especie arborícola propia de los hayedos. Un caso anecdótico, particularmente simpático, fué el hallazgo de una hembra adulta con dos crías en la Sima de Leizebeltz (Aralar); el lirón había caído por el amplio pozo de entrada, de 28 m de desnivel, sin sufrir daño (la base del pozo es un montículo de hojarasca proveniente del hayedo de la dolina superior), y el alumbramiento debió tener lugar en el interior de la cavidad. Al instalar la cuerda para el descenso y exploración de la cavidad, el espeleólogo que bajaba se encontró al lirón con las crías subiendo por la misma cuerda, con el consiguiente lío. Al final el animalito consiguió ingeniárselas para escapar de la sima y alcanzar el bosque exterior.

Restos óseos de mamíferos carnívoros también son hallados con relativa frecuencia en simas y cuevas. Tal vez pueda ser considerado de costumbres troglóxenas al tejón (*Meles meles*), pero hasta el momento no han sido observados ejemplares vivos, aunque sus restos son frecuentes. En cambio, el zorro común (*Vulpes vulpes*) ha sido encontrado teniendo su madriguera en galerías secas, próximas a la boca, de algunas cuevas guipuzcoanas. En la zona de Ondarre (Aralar) hemos tenido ocasión de observar un hecho anecdótico singular: un zorro escapaba a campo través bajo el nutrido fuego de decenas de escopeteros, perseguido por sus perros. Cuando el fin parecía inminente, el astuto zorro desapareció como por encanto en un punto de la ladera. Tras mucho buscar los cazadores se retiraron. En el lugar localizamos una cueva disimulada entre la maleza. La pequeña boca abierta en la roca daba acceso a un salón con diversas galerías interiores; en una de ellas localizamos al zorro, que había construido su cama en el suelo de una galería seca y protegida, con dos accesos. Obviamente, dejamos al animal vivir tranquilo y fuimos a explorar las zonas profundas de la cavidad. Esta ané-

dota prueba la excelente protección que brindan las cavernas ante la predación; probablemente, si la madriguera del zorro hubiera estado excavada en superficie, los perros lo habrían capturado; pero no se animaron a ingresar en la parte oscura de la caverna.

En numerosas cavidades guipuzcoanas han habitado especies extintas de oso de las cavernas (*Ursus spelaeus*, *Ursus deningeri*) y hasta hace relativamente pocos años (probablemente inicios del presente siglo) la forma actual, *Ursus arctos*. ALTUNA (1972) y CASTAÑOS (1990) resumen las principales localidades hipógeas conocidas. El oso pardo actual, al igual que el oso de las cavernas, habitualmente se refugia en cuevas para dormir o para hibernar; construye oseras o depresiones que moldea en la arcilla de las galerías para acomodar su cuerpo. Los residuos de su alimentación, sus cadáveres y sus excrementos, constituyen un aporte energético equiparable al de los murciélagos; y éste puede ser utilizado por invertebrados foleófilos, coprófagos y omnívoros. Probablemente otras especies actuales y extintas de carnívoros han utilizado también la zona inicial de las cuevas como lugar de refugio o descanso, pero creemos que merece destacarse el caso del oso, por sus costumbres mucho más cavernícolas, ya que en ocasiones penetra a considerable profundidad en la zona oscura. Las especies citadas de mamíferos poseen distribuciones amplias y sus localidades se reparten en todo el territorio. Los hallazgos de restos óseos de *Ursus arctos* modernos han sido particularmente frecuentes en cavidades de la Sierra de Aralar.

Orden CHIROPTERA.

Los quirópteros o murciélagos son animales nocturnos. En la fauna europea sólo están representadas especies de hábitos insectívoros. Muchos murciélagos nunca penetran en cuevas, mientras que otros lo hacen sólo para invernar (este es el caso de *Plecotus*, *Barbastella* y la mayoría de las especies de *Myotis*). Las especies que en nuestras latitudes se presentan en las cuevas de modo regular, son en general muy sensibles a las bajas temperaturas; este parece ser el caso de los *Rhinolophus* y *Miniopterus*. En todos los casos los murciélagos presentes en cuevas se alimentan en el exterior, por lo que en su ciclo sólo pasan una parte de su vida en el interior de las cavidades. Los murciélagos de tendencias cavernícolas son más o menos gregarios, y en algunos casos pueden formar colonias abundantes. Las zonas ocupadas por ellos en las cuevas suelen contener depósitos de guano de relativa importancia. En las cuevas tropicales, donde son frecuentes colonias de varios miles de ejemplares, los depósitos de guano son muy considerables y las cuevas son habitadas por unas comunidades guanobias muy particulares. En nuestro caso los depósitos de guano son de muy escasa magnitud y no dan origen a una fauna guanobia característica; no obstante, este guano juega un papel en la nutrición de los cavernícolas y es utilizado por diversas especies omnívoras, principalmente colémbolos y dípteros.

El conocimiento de los quirópteros cavernícolas de Guipúzcoa es debido principalmente a los trabajos de BALCELLS (1961; 1968), BALCELLS & GRACIA (1963), GALAN (1970) y GALAN & VILLOTA (1970). Las especies reportadas de cavidades guipuzcoanas son las siguientes:

Familia RHINOLOPHIDAE.

- *Rhinolophus ferrumequinum obscurus* (Schreber).
- *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein).
- *Rhinolophus euryale* Blasius.

Familia VESPERTILIONIDAE.

- *Myotis myotis* (Borkhausen).
- *Myotis bechsteini* (Leisler).
- *Myotis nattereri* (Kuhl).
- *Barbastellabarbastellus* (Schreber).
- *Plecotus auritus* (Linnaeus).
- *Plecotus austriacus* (Fischer).
- *Miniopterus schreibersi* (Natterer).

Los *Rhinolophus* se caracterizan por poseer unos típicos apéndices o excrescencias nasales en forma de herradura, de donde deriva su nombre común de murciélagos de herradura. Este género, junto a *Miniopterus*, es el más cavernícola del grupo. En las cavidades guipuzcoanas los *Rhinolophus* son las especies más frecuentes y abundantes. *Rhinolophus euryale*, de tamaño intermedio, tiene preferencia por cavidades cálidas, a baja altitud, y está distribuido a lo largo de la zona costera, en cuevas con temperatura media próxima a los 13°C (Ekain, Guardetxe, Unanue, Aitzbitarte). También ha sido encontrado formando una pequeña colonia en la cueva de Azkonar zulueta (valle de Aránzazu, Aitzgorri).

El murciélago grande de herradura, *Rhinolophus ferrumequinum* (Figura 55), tiene una valencia ecológica más amplia, y es la especie colectada en mayor número de localidades, entre 0 y 1.000 m de altitud, con temperatura media en torno a los 10°C. Está distribuido en todo el territorio. Normalmente se encuentran ejemplares aislados, pero en ocasiones se concentran en pequeños grupos y en colonias de hasta 25-40 individuos, distribuidos espaciadamente en una misma cavidad (ejemplos en Sagain, Iguitegui, Tolarea). En verano puede formar Wochenstube o "paridera" junto a otras especies de vespertilionidos (con *Myotis bechsteini* en Tolarea, con *Miniopterus* en Iguitegui). Cuando se encuentra en las mismas cavidades con *Rh. hipposideros*, generalmente selecciona lugares más cálidos y más protegidos que esta última.

El murciélago pequeño de herradura, *Rh. hipposideros*, tiene preferencia por cavidades frías a mayor altitud. Generalmente por encima de los 700 m y con temperatura entre 5 y 9°C. Es la especie más solitaria entre los *Rhinolophus*; se suelen encontrar ejemplares aislados y a lo sumo pequeños grupos de hasta 3-4 individuos. Es menos abundante que *Rh. ferrumequinum* pero igualmente frecuente (colectada en numerosas localidades en todo el territorio). Los *Rhinolophus* son muy sedentarios y permanecen todo el año en la región.

Las tres especies de *Myotis* son relativamente raras en cuevas. La más abundante y de mayor talla, *Myotis myotis*, parece ser la más termófila del grupo. Ha sido colectada en Aitzbitarte y observada en otras cavidades a baja altitud. *Myotis nattereri* es conocida de algunas cavidades en zonas altas de Aralar. *Myotis bechsteini* sólo ha sido reportada de Tolarea (macizo limítrofe con Navarra, zona de Leiza, a 450 m de altitud); esta especie fué observada durante el mes de julio formando Wochenstube junto con *Rh. ferrumequinum*; la colonia contenía en total 60 individuos (entre ambas especies) y se observaban hembras grávidas, recién nacidos y algunos jóvenes que aún no volaban. En esta mina-gruta la temperatura diurna era elevada (16°C), pero por la situación de la colonia, próxima a la boca de la cavidad, es de suponer que la variación de temperatura sería próxima a la exterior. En la parte interna de la cavidad la temperatura era de 11.8°C.

El murciélago de bosque, *Barbastella barbastellus*, ha sido encontrado en raras ocasiones, siempre en invierno, en cavidades en zonas de hayedo, en Urbasa, Aralar y Ernio. El ejemplar colectado a menor altitud (780 m) corresponde a la localidad de Sabesaia - Leize aundia 2 (en el macizo de Ernio).



Figura 55. Chiroptera. 1 = *Plecotus auritus*. 2 = *Rhinolophus ferrumequinum*.

Las dos especies de murciélago orejudo, *Plecotus auritus* y *P. austriacus*, están presentes en Guipúzcoa, y acuden a las cuevas para invernar. *P. auritus* (Figura 35) tiene preferencia por cavidades frías (en torno a 5°C) y ha sido colectado en cavidades de Aitzgorri (también en la Sierra de Urbasa, Navarra), mientras que *P. austriacus* parece preferir cavidades algo más protegidas (temperatura en torno a 8°C) y ha sido colectado en Aralar y Ernio. Existen muchas observaciones de ejemplares aislados, invernantes, de *Plecotus*, pero debido a su compleja taxonomía, no es posible distinguir la especie por simple observación en campo. Generalmente la determinación específica requiere el exámen del báculo o hueso penial del macho. No obstante, ambas especies, al igual que *Barbastella* y *Myotis*, son muy poco frecuentes en cuevas.

Dejamos para la último la mención de la especie que forma las más numerosas colonias en nuestras cuevas, pero en un número muy pequeño de localidades; éste es el murciélago de cueva, *Miniopterus schreibersi*. Es más abundante en las zonas meridionales (de clima mediterráneo) del País Vasco (Alava, sur de Navarra), donde llega a formar colonias muy numerosas (p.ej. en la Cueva de Itxitxo, Urbasa, la colonia en 1968-69 era de 600 ejemplares). En Guipúzcoa, y en general en la vertiente cantábrica, es raro. Ha sido reportada una colonia de 40 ejemplares de la Cueva de Iguitegui (Aitzgorri). Esta especie, de costumbres migratorias, no es

invernante. Las colonias que habitan en cuevas en el País Vasco se encuentran en primavera y emigran de la región poco antes de la fecha de parto, para formar Wochenstube en otras latitudes; las hembras, ya grávidas, parten de la región en mayor proporción y algo más temprano que los machos; algunos machos aislados pueden llegar a quedarse durante el verano. Así p.ej. de los 40 ejemplares de ambos sexos presentes en Marzo en Iguitegui, para Junio sólo quedaban 3 y eran todos ellos ejemplares macho. La especie convive en las mismas cavidades con *Rh.ferrumequinum*, el cual sí se reproduce en el país y es sedentario. La temperatura media de las cavidades frecuentadas por *Miniopterus* oscila entre 8 y 11°C. Datos de anillamiento de *Miniopterus* sud-pirenaicos muestran que las colonias se desplazan a localidades norepirenaicas para la cría, habiéndose reconstruido algunas de las rutas migratorias; algunas cuevas son utilizadas para la reproducción, otras como refugios invernales, y otras como lugares intermedios entre etapas de migración. En el caso de Guipúzcoa, la presencia de *Miniopterus* corresponde a concentraciones post-invernales, que llegan a nuestras cuevas para reproducirse y luego migran hacia el norte para constituir Wochenstube.

Es interesante destacar algunos aspectos de la biología de los murciélagos cavernícolas, particularmente aquellos relativos a los mecanismos utilizados para la orientación en el interior de las cuevas. El problema de cómo se orienta un animal en vuelo en oscuridad absoluta llamó la atención a los fisiólogos y biospeleólogos desde fechas tempranas. Los animales nocturnos nunca se desenvuelven en un medio absolutamente oscuro, y sus ojos poseen una extrema sensibilidad para la iluminación de baja intensidad; esta capacidad de los ojos de los animales nocturnos es llamada visión escotópica. La orientación en el interior de las cuevas, donde la ausencia de luz es absoluta, es un caso completamente diferente, donde no intervienen los ojos, sino el mecanismo denominado ecolocación.

El fisiólogo inglés Hartridge propuso en 1920 la hipótesis de que los murciélagos se orientaban por ultrasonidos. Las ondas emitidas eran reflejadas por los obstáculos e informaban al animal de su posición. Esta hipótesis es confirmada entre otros por Griffin en 1938, pero no será hasta 1961 en que Pye explica satisfactoriamente el fenómeno basándose en el efecto Doppler. En efecto, antes de esa fecha se pensaba que el mecanismo de ecolocación era parecido a un Radar o Sonar y que funcionaba por estimación del intervalo de separación entre la emisión del ultrasonido y la recepción del eco. Pero fallaba para explicar la interferencia de ruidos externos o de ultrasonidos producidos por otros murciélagos. Además, en la localización de muy pequeños objetos a corta distancia, existe una superposición parcial o solape entre el sonido emitido y el eco. PYE (1961) mostró que intervenía el efecto Doppler, es decir, la diferencia de frecuencia entre la onda emitida y la recibida. Esta diferencia de frecuencia es llamada la nota "beat". Los murciélagos no perciben el ultrasonido emitido, ni su eco, sino sólo la nota beat, lo cual excluye los problemas de interferencia.

Los murciélagos emiten gritos, audibles por el oído humano, de unos 7.000 ciclos por segundo, los cuales no son usados para orientarse. Pero además emiten ultrasonidos, que no son audibles por el hombre, ya que éste sólo capta vibraciones cuyas frecuencias oscilan entre 16 y 20.000 vibraciones por segundo. Los ultrasonidos emitidos por los murciélagos consisten en vibraciones de entre 30.000 y 100.000 ciclos por segundo (en algunas especies hasta 200.000 ciclos/sg). Las emisiones son muy cortas (de 1-5 milisegundos) y están separadas por intervalos. El número de emisiones es variable, a la vez que el animal puede aumentar o disminuir la frecuencia. En reposo un murciélago emite 5-10 ultrasonidos por

segundo; en vuelo 20-30; y cuando se aproxima a un objeto 40-60 o incluso hasta 100 por segundo. Para la captura de presas muy pequeñas, como insectos, los cuales son detectados a corta distancia (20 a 130 cm), el murciélago emite un zumbido continuo constituido por continuas emisiones separadas por intervalos de sólo 4 milisegundos. Algunos murciélagos localizan a los insectos por el sonido producido por el vuelo de estos últimos. Los murciélagos son un grupo animal biológica y etológicamente muy variado, existiendo grandes diferencias entre unas especies y otras en su capacidad de orientación y habilidad para reconocer objetos; no todos utilizan la ecolocación, ni tampoco ésta alcanza la misma precisión en diferentes especies.

En los vespertiliónidos el sonido es producido en la laringe y emitido por la boca, la cual se conserva abierta durante el vuelo. Las emisiones son ultrasonidos con una frecuencia de 30-70 Kcl/sg. La recepción se efectúa por un muy sensible aparato auditivo (las bulas timpánicas de todos los murciélagos son muy grandes), pero los lóbulos de las orejas son inmóviles. Son necesarios los dos oídos para localizar la posición de un objeto, y como las orejas son inmóviles el animal tiene que mover la cabeza para recibir las notas beat.

En los *Rhinolophus* la boca está cerrada durante el vuelo. Los sonidos son emitidos por los orificios de la nariz y son dirigidos como un haz por los apéndices de la región nasal. Para ello la laringe está perforada en la región posterior de la fosa nasal. Las emisiones son menos numerosas que en los vespertiliónidos: 4 por segundo en descanso y 5-6 por segundo durante el vuelo. Pero son de más larga duración, coincidiendo con los movimientos respiratorios y el batido de las alas. La frecuencia de las vibraciones es más alta, de entre 80 y 100 Kcl/sg, y mucho más constante. El rango efectivo de las emisiones es mucho más grande: 8-9 m en *R.ferrumequinum* comparado con 8-10 cm en *Myotis* y otros vespertiliónidos. Los *Rhinolophus* pueden orientar los lóbulos de sus orejas hacia adelante y hacia atrás, y alternativamente a uno y otro lado, con lo que la localización de un objeto probablemente resulta de la diferencia en la percepción entre una y otra oreja; sus bulas timpánicas, además de muy grandes, casi se unen en la línea media. Los centros auditivos del cerebro están también muy desarrollados.

Muchos murciélagos no-cavernícolas carecen de capacidad de ecolocación, aunque pueden poseer visión escotópica muy desarrollada. Pero inversamente, los más perfeccionados sistemas de ecolocación los poseen especies cavernícolas, como es el caso en *Rhinolophus*. No obstante, la ecolocación no es exclusiva de los murciélagos. La poseen también aves como el guácharo (*Steatornis*) y las golondrinas de cueva de Indonesia (*Collocalia*). Además de entre animales cavernícolas se presenta también en cetáceos odontocetos y probablemente en algunos roedores. Se trata de una capacidad que ha evolucionado y se ha desarrollado independientemente en diferentes líneas filéticas. No se conocen casos de especies troglóbias con capacidad de ecolocación.

VANDEL (1964), de quien hemos resumido algunos de los datos anteriormente presentados, opina que la ecolocación está relacionada con el sistema de la línea lateral en los peces. Así, la capacidad de un animal de producir vibraciones, y recibir el eco reflejado por los obstáculos del medio, probablemente sea una herencia que se remonta al origen de los vertebrados, y que en el medio terrestre ha sido desarrollado mediante la producción de sonidos. Este tipo de ondas, generalmente ultra-sonidos, son más rápidas que las inducidas por los movimientos de natación de los peces. El órgano que recibe las ondas no es ya el sistema de la línea lateral, el cual ha desaparecido en los vertebrados terrestres, sino la cóclea y el órgano de Corti, elementos ambos del oído interno. No obstante, conviene recordar que el oído interno y la

línea lateral tiene un origen común.

No deja de ser fascinante, en nuestra opinión, muchísimos otros aspectos de la biología de los murciélagos cavernícolas. En las regiones tropicales existen además de especies insectívoras, otras que son frugívoras, nectívoras, polínívoras, carnívoras y hematofagas. Por otro lado, la cantidad de materia orgánica, de distinto tipo, que aportan los quirópteros al ecosistema cavernícola es muy considerable en las regiones tropicales, donde son frecuentes colonias muy numerosas. Aunque la composición faunística de la quiropterofauna en nuestro territorio no parece haber sido en el pasado reciente (Pleistoceno tardío - Holoceno) muy distinta a la actual (al menos no hay evidencias fósiles que indiquen lo contrario), sí es probable que durante el Terciario, bajo un clima subtropical, la abundancia y etología de las especies entonces presentes puede haber sido muy distinta al papel relativamente modesto que hoy desempeñan los quirópteros en el ecosistema cavernícola. Al menos conviene reflexionar que las condiciones bajo las cuales se originaron las biocenosis que hoy observamos eran distintas, y lo que hoy encontramos es sólo el resultado histórico de un largo proceso en el que han intervenido muchas especies, incluyendo quirópteros, las cuales deben haber jugado un papel probablemente muy diferente al que desempeñan en la actualidad.

Los datos sobre quirópteros fósiles son escasos para Europa y muy escasos para la península ibérica. Hasta ahora no son conocidas formas fósiles del País Vasco y región Cantábrica. Las inferencias que pueden hacerse se basan sólo en extrapolaciones. PEMAN (1990) indica que los yacimientos prehistóricos estudiados en el País Vasco, correspondientes al Pleistoceno tardío - Holoceno (los últimos 120.000 años), han dejado escasos restos de quirópteros y todos los identificados corresponden a especies vivientes en la actualidad.

Desde su aparición en el Eoceno la historia de este orden de mamíferos ha seguido en la península ibérica cambios similares a los experimentados en el resto de Europa occidental y central. Durante el Cuaternario se encuentra en la península mayor diversidad de especies y unas asociaciones de clima menos frío que la de las regiones centroeuropeas. La escasez de datos sobre quirópteros fósiles es debida principalmente a la fragilidad de su esqueleto. Por otro lado, la ausencia de predadores especializados en la captura de quirópteros, no da origen a grandes acumulaciones de restos (como es común en el caso de roedores e insectívoros en egagrópilas de lechuzas). Las condiciones más favorables para la acumulación de restos se presentan en especies coloniales. Las mejores condiciones para su deposición y conservación se presentan en cuevas y fisuras kársticas, mientras que su presencia en yacimientos fluvio-lacustres es muy baja o incluso nula.

Además de la escasa representación de los quirópteros en el registro fósil, es también escaso el número de especies fósiles descritas. Los quirópteros presentan una diferenciación rápida y temprana a partir de los primeros mamíferos, y debían estar ampliamente diversificados para el Paleoceno (o incluso a finales del Cretácico). Los primeros fósiles, del Eoceno de Messel (Alemania) o de Wyoming (USA), son ya murciélagos evolucionados, con escasos caracteres primitivos. Posteriormente su evolución es extremadamente lenta y de gran amplitud en el registro estratigráfico. En Europa muchos géneros actuales se remontan al Paleógeno (p.ej. el género *Rhinolophus* es conocido por restos fósiles desde el Eoceno medio, hace 45 millones de años). Algo similar ocurre a nivel específico (p.ej. existen restos fósiles de *Myotis nattereri* del Plioceno, hace 3 millones de años). Como consecuencia de esta baja tasa de cambio, el número de especies fósiles descritas es muy inferior, en proporción, al de otros

grupos de mamíferos (SEVILLA, 1991). No obstante, cabe destacar que -en nuestra opinión- se trata de un grupo insuficientemente estudiado, particularmente por las dificultades que presenta su identificación sistemática a partir de escasos restos, a menudo fragmentarios.

Una síntesis del registro fósil de los murciélagos ibéricos es debida a SEVILLA (1991). Los datos más antiguos se remontan al Oligoceno, donde ha sido estudiado un único yacimiento fluvio-lacustre de la región de Cuenca. En él se han identificado restos de una especie del género *Megaderma*, dos de *Hipposideros* y una, indeterminada, de *Rhinolophus*, de tamaño ligeramente mayor que *Rh.hipposideros* actual.

Del Mioceno existen datos de varios yacimientos fluvio-lacustres, con restos de Molósidos (*Tudarida*), Rinolófidos (*Rhinolophus*) y Vespertiliónidos (*Myotis*), algunos identificados sólo a nivel de género. Del Mioceno medio es conocido un único yacimiento kárstico, de la región de Soria, con representantes de los géneros *Rhinolophus*, *Hipposideros* y *Megaderma*; entre ellos hay tres especies bien caracterizadas: *Rhinolophus delphinensis* (de talla ligeramente inferior a *Rh.ferrumequinum* actual, pero con premolares más robustos, molares inferiores más estrechos y molares superiores más anchos), *Rhinolophus grivensis* (especie relacionada y de talla similar a *Rh.euryale* actual, aunque con premolares más robustos y terceros molares con menor reducción distal), y *Megaderma gaillardi* (de talla y morfología similar a la especie actual *Megaderma gigas*).

A partir del Plioceno los restos en yacimientos fluviales faltan o son muy escasos, mientras que los principales datos corresponden a yacimientos kársticos. En los yacimientos fluviales se encuentran fundamentalmente especies no cavernícolas. Por el contrario, en los yacimientos en cuevas o fisuras las especies son mayoritariamente cavernícolas, y en algunos casos con un pequeño porcentaje de especies arborícolas que accidentalmente buscan refugio en cuevas. Por ello, los siguientes períodos son los que mayor interés presentan desde un punto de vista bioespeleológico.

Del Plioceno son conocidos dos yacimientos kársticos: uno de la cuenca mediterránea (SIGE & LEGENDRE, 1982) y otro de Castellón (ESTEBAN AENLLE, 1985; SEVILLA, 1991). Del género *Rhinolophus* hay restos de tres de las cuatro especies ibéricas actuales: *Rh.ferrumequinum*, *Rh.mehelyi* y *Rh.hipposideros*. Del género *Myotis* hay restos fósiles de *M.nattereri*, *M.daubentonii*, una forma de *M.bechsteini* más robusta que la actual y otra similar a *M.myotis*. El género *Miniopterus* está representado por *M.schreibersi* y otra forma, similar a la anterior pero de mayor talla. Finalmente el género *Plecotus* está representado por *P.auritus*.

Del Pleistoceno los restos son mucho más numerosos y la mayor parte proceden de rellenos en cuevas. Existen datos de un único yacimiento fluvial del Pleistoceno medio de la región de Madrid, con restos de *Pipistrellus*, probablemente de la especie *P.savii* (LOPEZ MARTINEZ, 1980). Todas las especies cavernícolas actuales y algunas arborícolas (*Nyctalus*) o de habitat fisurícola (*Tudarida*) aparecen en alguno de los yacimientos ibéricos pleistocenos en cuevas; 18 de las 25 especies actuales han sido reportadas (ver la revisión de: SEVILLA, 1989) y pertenecen a los géneros: *Rhinolophus* (4 especies), *Myotis* (5 sp), *Barbastella* (1 sp), *Plecotus* (2 sp), *Miniopterus* (1 sp), *Pipistrellus* (1 sp), *Eptesicus* (1 sp), *Nyctalus* (2 sp), *Tudarida* (1 sp). En el Pleistoceno temprano se encuentran algunas formas que difieren ligeramente en talla de las actuales; ejemplos en *Myotis myotis* y *Rh.mehelyi*, con tallas algo mayores o en el límite superior del rango de las actuales, y otra forma grande de *Myotis*, que puede ser atribuida indistintamente a *M.myotis* o *M.blythi*. En el Pleistoceno medio hay también algunos

ejemplos de formas con talla ligeramente mayor en: *Eptesicus serotinus*, *Myotis myotis* y una forma de *Pipistrellus* próxima a *P.savii*. En el Pleistoceno tardío la fauna de quirópteros es idéntica a la actual.

En la evolución de los quirópteros hay algunas tendencias generales, algunas bastante comunes en otros órdenes de mamíferos. La dentición muestra una tendencia general al acortamiento de la serie dentaria (por apretamiento, reducción de tamaño o pérdida de alguna de las piezas dentarias, afectando principalmente a los incisivos y premolares anteriores). También es común la reducción distal del tercer molar (máxima en *Vespertilionidos* y mínima en *Rinolofidos*); generalmente ésta guarda una relación con la disminución de la talla corporal, a partir del Plioceno (SEVILLA, 1991).

En la línea de *Rhinolophus ferrumequinum*, su representante en el Mioceno (*Rh.delphinensis*) es más pequeño que la especie actual; su descendiente, *Rh. postdelphinensis*, es algo mayor que su antecesor, y ya en el Plioceno, *Rh.macrorhinus* es incluso mayor que la especie actual. A partir de entonces disminuye y en el Pleistoceno medio la talla de *Rh.ferrumequinum* ocupa los límites superiores del rango actual. En la línea de *Rh.euryale* ocurre algo parecido: *Rh.grivensis* (Mioceno) es algo menor que la especie actual; la forma del Plioceno es ligeramente superior y vuelve a disminuir en el Pleistoceno hasta su talla actual. En *Eptesicus serotinus*, su predecesor *E.praeglialis* (del Pleistoceno medio) muestra una talla mayor. En *Barbastella* la forma del Pleistoceno medio, *B.rostrata*, es mayor que la forma actual *B.barbastellus*. En *Myotis*, como muchas especies tienen talla y morfología similares, las tendencias en las diferentes líneas evolutivas son menos evidentes.

Las asociaciones de especies halladas en la península ibérica en yacimientos de edades anteriores al Plioceno indican climas más cálidos que el actual. La asociación de *Molossidae*, *Rhinolophidae* e *Hipposideridae* en yacimientos fluvio-lacustres, sólo se encuentra en la actualidad en regiones de clima subtropical. En los yacimientos kársticos pre-Pliocenos, la asociación de especies de *Rhinolophidae*, *Hipposideridae* y *Megadermatidae*, es típica en la actualidad de climas tropicales.

A partir del Plioceno tardío las asociaciones ibéricas indican un enfriamiento gradual del clima. A finales del Plioceno

desaparecen *Hipposideros*, *Megaderma* y *Tadarida* (indicadores de clima cálido) y son abundantes las formas de talla media como *Rhinolophus* y *Miniopterus*.

Debido a su gran amplitud estratigráfica los taxones actuales presentan escasa utilidad como indicadores bioclimáticos durante el Cuaternario. En el Pleistoceno hay ejemplos, relativos, que pueden sugerir la existencia de fases climáticas frías en un determinado yacimiento, o por el contrario, condiciones templadas semejantes a las actuales. Pueden ser interpretadas como fases frías aquellas en las que abundan formas de montaña (p.ej. *Barbastella*, *Plecotus*) en yacimientos de baja altitud, o la presencia de especies arborícolas (p.ej. *Nyctalus*) en cuevas, ya que su etología muestra que en condiciones de frío extremo tienden a refugiarse en cuevas. Pero en todos los casos se trata de datos relativos. Los datos de distribución de algunas especies arborícolas (*Myotis bechsteini*, *M.emarginatus*, *Barbastella barbastellus*, *Nyctalus leisleri*, *N.lasiopterus*) muestran durante el Pleistoceno una distribución más extensa que la de su área de distribución actual; ésto ha sido interpretado como un cambio debido a la reducción de las áreas boscosas de la península durante el Holoceno.

El amplio período que se extiende entre el Eoceno y el inicio del Plioceno reunía condiciones más cálidas que las actuales. En este lapso de tiempo se produce la emersión de los macizos calcáreos de Guipúzcoa y las primeras fases de su karstificación. Probablemente en esta época se produjo la preadaptación a la vida cavernícola de muchos invertebrados; en el caso de la fauna terrestre asociada a la presencia de extensos habitats edáficos en zona boscosa, y a un desarrollo progresivo del medio crevicular, fisuras y cavernas. En estas últimas las condiciones debían ser menos oligotróficas que en la actualidad. A la riqueza de nutrientes de los primeros ecosistemas subterráneos del territorio debía contribuir, entre otros factores, la existencia de una quiroptero-fauna que debemos suponer cuantitativamente más importante que la actual y probablemente con una fisonomía parecida a la que ostentan hoy otras regiones tropicales o subtropicales del globo. Poco más puede extrapolarse de los escasos datos disponibles. Habrá que esperar a que futuras investigaciones revelen un mayor número de datos objetivos sobre las especies presentes en dichas épocas, sobre el dinamismo de sus comunidades y su relación con el poblamiento del habitat hipógeo.

PARTE 3. ECOLOGIA, BIOGEOGRAFIA Y EVOLUCION.

ECOLOGIA SUBTERRANEA.

La ecología comprende el estudio de las relaciones entre los organismos vivos y su ambiente. Las cavidades subterráneas constituyen un hábitat peculiar, poblado por asociaciones de animales también peculiares. La interdependencia entre unas y otras especies da origen a asociaciones de especies típicas de los diferentes biotopos hipógeos; éstas presentan múltiples interacciones con las de biotopos vecinos y los animales que las componen mantienen un equilibrio dinámico. Aunque la composición específica de cada comunidad varía de una cueva a otra, existe una constancia o regularidad en la estructura y funcionamiento de la biocenosis de cuevas guipuzcoanas. En los siguientes apartados pasaremos revista a estas características. En la Parte 2 han sido presentados datos biológicos y autoecológicos de diferentes especies y grupos zoológicos.

En el ecosistema hipógeo del karst guipuzcoano es de destacar que existe una gran separación (ecológica y trófica) entre la fauna cavernícola acuática y la terrestre. La fauna terrestre prácticamente no interactúa con la acuática y sus requerimientos ecológicos son de naturaleza diferente. En todo caso la fauna terrestre puede constituir un aporte trófico para la fauna acuática (parte de la materia orgánica que fertiliza las aguas subterráneas proviene de los aportes de la fauna terrestre), pero lo inverso no ocurre.

Esta separación entre fauna terrestre y acuática tiene en parte su explicación en las diferentes vías seguidas por los organismos para colonizar el karst. Las cavernas, fisuras y conductos del karst constituyen una red de vacíos que se prolonga a través de medios transicionales no exclusivamente cavernícolas o kársticos. Son éstos: para la fauna acuática, el medio intersticial; para la fauna terrestre, los medios endógeo y subterráneo subsuperficial. Los intercambios de materia y energía, pasados o actuales, a través de estos medios transicionales y zonas de frontera son de la mayor importancia para comprender cabalmente el poblamiento del karst y el funcionamiento del ecosistema hipógeo. Por ello, quisiéramos tratar con mayor detalle algunas ideas esbozadas en la Parte 1 referidas a estos medios transicionales. En nuestro análisis separaremos el dominio acuático del terrestre.

Dominio acuático.

Para la fauna acuática su medio de vida es en primer lugar el agua. Teóricamente puede concebirse que el agua subterránea forma un dominio continuo que se extiende en el espacio desde el karst de montaña y el intersticial de los valles hasta el

mar. El medio intersticial es ocupado por agua entre granos de sedimentos inconsolidados, que dejan entre sí espacios de pequeñas dimensiones, habitados por una fauna acuática intersticial que difiere en sus características y composición de la fauna cavernícola stygobia que habita en los gours, lagos y ríos subterráneos del karst.

A nivel de la fauna menor, microscópica o milimétrica, ambos medios pueden tener representantes de grupos comunes o próximamente emparentados. De hecho existe un constante intercambio entre la fauna intersticial y la de las cuevas, pero básicamente en una sola dirección: desde el intersticial al karst, y no (o mucho más raramente) en sentido inverso (Figura 56). Las cuevas pueden albergar biotopos intersticiales (bancos de sedimentos en los cauces subterráneos), y en ellos o en las aguas de infiltración que ingresan a las cuevas a menudo se encuentran representantes microscópicos de la fauna intersticial. Sin embargo, en el intersticial epígeo es raro encontrar especies stygobias de varios milímetros de talla.

Conviene también aclarar cierta confusión introducida por algunos limnólogos al referir como stygobia a fauna típicamente intersticial. En anfípodos tenemos diversos ejemplos. El género *Pseudoniphargus* contiene especies cavernícolas y especies intersticiales, en ambos casos depigmentadas, anoftalmas, y con reducciones estructurales. Pero ello no quiere decir que ecológicamente tengan el mismo significado. Lo mismo puede decirse a aplicar el término de troglóbico a organismos ciegos y depigmentados de la fauna del suelo. En el género *Niphargus* hay especies que viven en muy diversos hábitats e incluso especies ubiquestas que pueden habitar tanto en gours de cuevas como en el intersticial de los valles o en el fondo de grandes lagos alpinos. Esta flexibilidad ecológica

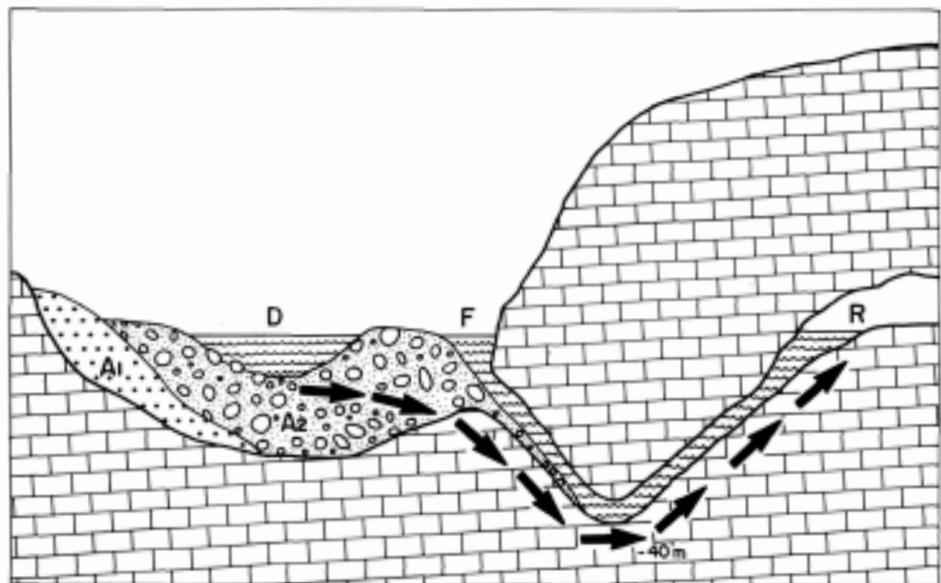


Figura 56. Esquema mostrando la colonización de un sistema kárstico (R) por un animal acuático subterráneo. El sistema kárstico emerge en F. La colonización se produce a través del intersticial por medio de una subcirculación (A) que acompaña a un curso de agua superficial (D). (El ejemplo está tomado de la recolonización holocena del sistema Padirac - Fuente Saint Georges, Dordogne, SW de Francia, por el isópodo stygobio *Stenasellus virei*, según: MAGNIEZ, 1978).

gica, a nivel de género (o de algunas especies), sólo indica que los ancestros de las formas actuales tuvieron la posibilidad de expandirse y colonizar diferentes medios, no exclusivamente cuevas.

Como regla general, el habitat de los cavernícolas acuáticos es más limitado que el de las formas acuáticas epígeas. Pero, en comparación con la fauna terrestre, los stygobios tienen una ecología más polivalente que la de los troglóbios terrestres.

La colonización del karst ha seguido diversas vías. Las especies stygobias, actualmente confinadas en el karst, derivan de ancestros en último término epígeos (como toda la fauna cavernícola, si nos remontamos lo suficiente en el tiempo). Pero la vía más lógica para colonizar el karst sólo ha interesado a muy pocas especies; la mayoría de los stygobios no deriva de formas epígeas primariamente dulceacuícolas, sino de formas marinas.

Sería lógico pensar que, dado que la karstificación se inicia con la infiltración de las aguas superficiales, este proceso de "hundimiento" de las aguas debía ser seguido por los animales de agua dulce, bien sea que se conciba esta colonización como un descenso desde la superficie, a través de la zona de infiltración, hacia el endokarst, o como un ascenso desde los ríos hacia el karst a través de las surgencias. Esta vía sólo ha interesado a una minoría de la fauna acuática cavernícola, como p.ej. turbelarios tricládidos (planarias) e isópodos asélicos.

La mayoría de los stygobios actuales deriva de grupos primariamente marinos. Este es el caso en la mayoría de los anfípodos; en isópodos *Stenasellidae*, *Sphaeromatidae*, *Jaeiridae* y *Microparasellidae*; en harpacticidos *Ameiridae*; en prosobranchios *Hydrobiidae*; y en diversos copépodos *Cyclopidae*.

Este segundo proceso de colonización, en el caso del karst guipuzcoano, no debe entenderse como una colonización directa desde el mar a un karst litoral. Aunque es probable que durante la emersión del territorio pueda haber habido fluctuaciones del nivel marino que permitieran un paso directo a incipientes karsts litorales, es más lógico suponer que, en general, la colonización del karst es relativamente posterior a la emersión del territorio, y que ésta se ha producido en parte a través del medio intersticial. Probablemente las formas más antiguas, thalasso-stygobias, se adaptaron a ambientes crevicular e intersticiales litorales y remontaron hacia el karst a partir de los deltas y aluviones de los cursos superficiales. Los ancestros más próximos a las formas actuales deben haber dado origen, según sus preferencias y aptitudes ecológicas, a formas tanto cavernícolas como intersticiales. En Europa hay ejemplos de recolonizaciones holocenas siguiendo una vía subfluvial, a través del intersticial de los valles. MAGNIEZ (1978) sostiene esta opinión para explicar la distribución de los *Stenasellus* en Europa.

En todo caso, conviene destacar: el estrecho parentesco de las formas stygobias actuales con representantes marinos (actuales o pasados); la ausencia de formas próximas a los stygobios en las aguas superficiales; la existencia de algunos grupos zoológicos comunes en el medio intersticial y en las cuevas; y el hecho, documentado experimentalmente (p.ej. en anfípodos), de la tolerancia de las formas stygobias a salinidades altas.

En la actualidad, el intersticial de los valles en los ríos guipuzcoanos tiene una extensión muy reducida y discontinua, debido sobre todo a la fuerte pendiente de los ríos y a la presencia en sus cauces de sedimentos pobremente escogidos, con arcilla y fragmentos de roca de muy diversos tamaños. No es claro cuál ha podido ser la situación en el pasado, ni las dificultades o facilidades de dispersión que encontraron los ancestros de las formas actuales. Pero sí es claro que,

aunque a nivel de género los stygobios muestran distribuciones relativamente amplias, a nivel específico y subespecífico son muy restringidas y en el karst de Guipúzcoa tenemos muchos ejemplos de fragmentación topográfica y endemismos.

Dominio terrestre.

En el dominio terrestre la distribución de los organismos hipógeos está condicionada por la existencia de una roca fisurada que deje vacíos accesibles a los pequeños animales. El medio endógeo (los suelos en el karst) serían el equivalente para la fauna terrestre a lo que representa el intersticial para la fauna acuática. Muchos cavernícolas derivan de ancestros primariamente endógeos. No obstante, los vacíos en el suelo difieren en sus dimensiones de los vacíos en la roca caliza karstificada, y aunque existen algunas afinidades y paralelismos, los troglóbios son por lo general formas gigantes en comparación con sus parientes edáficos más cercanos.

Las bocas de las cavernas constituyen una zona de transición por excelencia y a través de ellas han podido ingresar al karst animales de mayor tamaño, desde grandes invertebrados procedentes de la hojarasca del suelo, formas muscícolas y especies epígeas higrófilas, hasta vertebrados como los quirópteros. En el karst de Guipúzcoa numerosos gasterópodos y opiliones *Ischyropsalis* p.ej., derivan de estos medios.

Otros cavernícolas terrestres provienen de ancestros que vivían enfeudados más o menos profundamente en el humus o en el suelo. La karstificación, al degradar los suelos y ampliar las fisuras, ha permitido el paso de éstos al karst, donde han quedado confinados al reducirse o desaparecer los ambientes edáficos superficiales. Pueden encontrarse ejemplos de ello en colémbolos, campodéidos y coleópteros. Numerosos isópodos terrestres, quilópodos, diplópodos y coleópteros catópidos provienen o tienen su origen en formas que poblaban algún tipo de ambiente edáfico o endógeo.

En la Parte 1 de este trabajo, al referimos a los medios transicionales, hemos señalado que la fragmentación de la roca no se limita exclusivamente al karst, y los vacíos y discontinuidades pueden presentarse en otros tipos de roca. Los esquistos y granodioritas pueden presentar, en su zona superficial cubierta por el suelo, una interfase con fisuras y espacios entre bloques y fragmentos de roca suelta. Este medio, que denominamos medio subterráneo subsuperficial (MSS), puede presentarse en terrenos kársticos y no-kársticos, y puede albergar algunas especies comparables a los troglóbios.

El MSS, descrito por primera vez por JUBERTHIE et al. (1980) y JUBERTHIE & DELAY (1981), ha sido objeto de estudio por diversos investigadores a lo largo de la última década. En Guipúzcoa hasta el momento no ha sido estudiado, pero existe información de zonas norpirenaicas muy próximas.

La metodología y terminología utilizadas en el estudio del MSS han introducido cierto grado de confusión, a la vez que ciertas generalizaciones son muy discutibles. Creemos de importancia precisar algunos hechos, ya que están directamente implicados y poseen aplicaciones prácticas para entender el poblamiento hipógeo.

La zona de fisuración superficial de las calizas, situada inmediatamente bajo los horizontes del suelo, ha sido citada desde fechas tempranas (JEANNEL, 1926). Para este autor es una de las vías utilizadas por algunas familias de coleópteros del humus para colonizar el endokarst. Aunque él supone que se trata de un medio de gran constancia climática (y lo califica de "ultracavernícola"), no es más que una parte de la red

de fisuras del karst y, por el contrario, las variaciones climáticas diarias y estacionales son más amplias y fuertes que las que presentan las cuevas o zonas de las mismas próximas a la superficie.

También ha sido señalado desde fechas tempranas la presencia en minas y cavidades artificiales de poblaciones animales en algunos casos comparables a los cavernícolas. En minas en zona caliza suelen encontrarse troglóbios, y ésto es sólo una clara indicación de que la red de fisuras ha sido recortada por la cavidad artificial. Su colonización se ha producido por fauna que ha migrado al nuevo ambiente subterráneo siguiendo las fisuras y discontinuidades de la roca.

ORGHIDAN & DUMITRESCU (1964) describen un biotopo litoclásico en los esquistos de Dobrogea (Rumania). En años sucesivos estos autores señalan su presencia en rocas eruptivas, cristalinas y calizas en los Cárpatos, Bulgaria, Yugoslavia y Francia. Este medio está constituido por litoclasas y fisuras superficiales de la roca en contacto directo con la superficie exterior, y por ello, sufre directamente las variaciones climáticas externas. Su fauna difiere de la cavernícola y presenta especies oculadas, sobre todo arácnidos y pseudoscorpiones, algunos de ellos cortícolas. En opinión de JUBERTHIE et al. (1981) la fauna de las litoclasas es para el MSS lo que la fauna de la asociación parietal de las entradas de las cuevas es para el endokarst.

El MSS fué descrito en primer lugar de esquistos, pero situados en la proximidad de calizas. Posteriormente fue hallado en calizas, aunque generalmente en el karst está mucho peor representado. Este medio se sitúa por debajo de los horizontes del suelo. Comprende la zona superficial de degradación de la roca, las fisuras de ésta, y los espacios entre fragmentos de roca sueltos. O también los espacios entre rellenos coluviales y clásticos de ladera, o depósitos de morrenas, cubiertos por el suelo. DELAY & JUBERTHIE (1981) presentan una clasificación de diversos tipos de MSS (Figura 57).

En este medio la cobertura edáfica juega un papel de tampón, permite que se cree una atmósfera húmeda en la red de vacíos aéreos, y amortigua las oscilaciones climáticas, aunque éstas son más marcadas que en cuevas. Por su posición próxima a la superficie, las fuentes de materia orgánica epigea son muy accesibles.

Conviene destacar que cuando los espacios están colmatados por materiales finos, no se desarrolla el MSS. Esta situación es muy común en los principales tipos de suelo guipuzcoanos (MERINO, 1991). En calizas la disolución de la roca genera sedimentos finos (de naturaleza arcillosa), y por ello el MSS es más raro. Esta circunstancia determina que las condiciones para la existencia del MSS no se encuentren con gran facilidad y por ello el MSS constituye enclaves no muy extensos y circunscriptos a áreas que posean características litológicas, geomorfológicas y topográficas favorables. Las mejores condiciones aparentemente se presentan en materia-

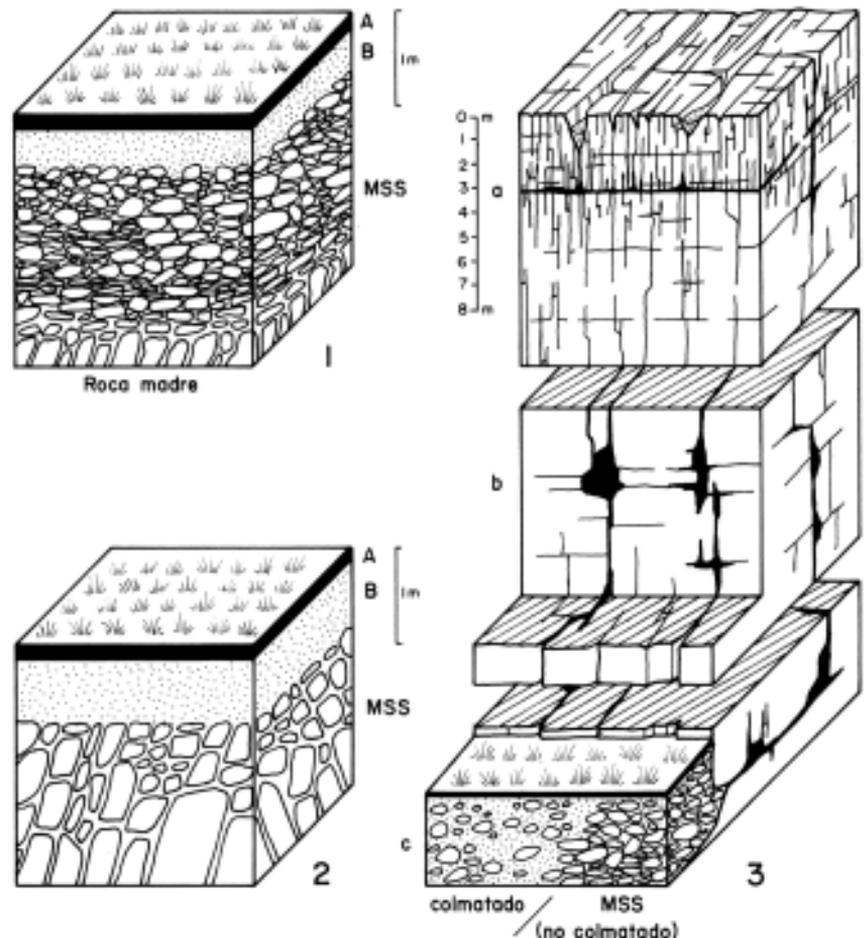


Figura 57. Esquema de los principales tipos de MSS. 1 = coluvión de flanco de montaña en zona esquistosa, sobre roca madre fisurada. 2 = zona superficial fisurada de roca esquistosa recubierta directamente por un suelo. 3 = bloque diagrama a tres niveles de un macizo calcáreo: a = lapias y zona superficial muy fisurada; b = zona profunda con macro y mesocavernas; c = coluvión al pie de paredes de caliza. A y B = horizontes A y B del suelo. (De: DELAY & JUBERTHIE, 1981; modificado).

les coluviales y bloques clásticos sobre sustrato no calizo.

La fauna del MSS ha sido investigada por métodos indirectos, mediante el empleo de cebos. No todos los muestreos han obtenido resultados positivos. Conviene destacar este hecho para no exagerar la magnitud o extensión del MSS. Por otro lado los cavernícolas pueden ser atraídos por cebos desde distancias relativamente grandes, por lo cual, al menos en zona caliza, diversos cavernícolas pueden ser atraídos al MSS a través de la red de fisuras. En Guipúzcoa ha sido frecuente el hallazgo de troglóbios terrestres (coleópteros, colémbolos) en zonas de las cuevas muy próximas a la superficie, por lo cual no es de extrañar la presencia en el MSS de fauna enfeudada en la red de fisuras del karst o en mesocavernas subyacentes. En roca esquistosa próxima a afloramientos calcáreos puede también concebirse una migración o desplazamiento de cavernícolas desde el karst hacia el MSS a través de un continuum de vacíos subsuperficiales. En el caso de roca esquistosa aislada de los karsts más próximos por discontinuidades o largas distancias, resulta obvio que la fauna encontrada en el MSS habita en este medio y su presencia no es circunstancial ni debida a la atracción por cebos. En este caso el MSS en medio no-calizo representa un biotopo equivalente, paralelo o afín al cavernícola en medio calizo.

La biocenosis del MSS comprende formas detritívoras y carnívoras. En zonas norepirenaicas próximas han sido citados detritívoros de los siguientes grupos: (1) Coleópteros *Catopi-*

dae oculados del suelo (*Catops*); (2) Coleópteros *Bathysciinae* endógeos (*Bathysciola*); (3) Coleópteros *Bathysciinae* troglobios (*Speonomus*); (4) Formas edafobias y algunas troglobias de colémbolos y campodeidos; (5) Diplópodos oculados y algunos troglobios (*Typhloblaniulus*). Son raros en cambio los isópodos terrestres. Entre las formas carnívoras destaca: (1) Coleópteros *Carabidae* húmícolas oculados; (2) Coleópteros *Trechinae* (*Aphaenops*); (3) más raramente quilópodos epigeos y araneidos oculados. Los pseudoescorpiones y opiliones suelen faltar.

Las formas troglobias comprenden básicamente coleópteros *Bathysciinae* y *Trechinae* del género *Aphaenops*, que en ocasiones son abundantes y dominantes en la comunidad. La mayor parte de los grupos de invertebrados terrestres troglobios (moluscos, crustáceos, arácnidos, diplópodos, quilópodos) están ausentes del MSS. La biocenosis del MSS es una mezcla de elementos de la fauna del suelo con otros cavernícolas, particularmente coleópteros.

RACOVITZA (1982) ha señalado la continuidad del hábitat entre las cavernas y el MSS en medio calizo; en casos estudiados por este autor en Rumania, los coleópteros troglobios poblaban ambos medios y migraban estacionalmente, faltando durante el invierno en el MSS. Existen también ejemplos de especies de *Speonomus* introducidas con fines experimentales en cuevas y que, a partir de ellas, han colonizado el MSS en la vecindad de las mismas (JUBERTHIE et al., 1981). Entre los *Speonomus* citados del MSS hay especies que presentan en su ciclo dos estados larvarios, y otras de ciclo contraído.

Los datos anteriores han sido interpretados resaltando que los troglobios, incluso de especies que se creía "muy antiguas y especializadas", podían poblar el MSS y que este medio, hipógeo, se extendía fuera del karst sobre otros tipos de roca fisuradas superficialmente.

Las investigaciones sobre el MSS demuestran que no existe un límite estricto para el medio cavernícola y la distribución de los troglobios terrestres, y que el hábitat de los organismos hipógeos no incluye únicamente cuevas en medio kárstico, sino que puede extenderse a otros medios transicionales o paralelos al cavernícola, desarrollados sobre rocas de diversa naturaleza.

En el MSS se atenúan las oscilaciones climáticas, pero éstas son más marcadas que en cavernas, y ha sido constatado que poblaciones de coleópteros *Bathysciinae* abandonan el MSS en períodos de baja temperatura. En las regiones europeas de clima templado, las poblaciones del MSS han debido desaparecer durante los episodios fríos del glaciario cuaternario. En tal caso su biocenosis actual es producto de una colonización post-glacial, holocena. Sus ancestros pueden haber sobrevivido en el medio cavernícola, o en el nivícola, y a partir de ellos pudo producirse la recolonización actual.

Por sus implicaciones -ecológicas y evolutivas- es de destacar otras hipótesis que hasta el momento no han sido consideradas.

Conviene también señalar que algunas generalizaciones son muy discutibles. La presencia de troglobios en el MSS comprende fundamentalmente algunas especies de coleópteros de las subfamilias *Trechinae* y *Bathysciinae*. Este hecho se ha generalizado como si la totalidad de los troglobios pudieran poblar el MSS en medio no-calizo; la realidad muestra que es un caso restringido a sólo algunos grupos zoológicos.

La evidencia obtenida podría enfocarse de modo inverso. Es decir, cuestionando la especialización cavernícola o la adscripción troglobia de estos grupos o especies. De hecho, en otros casos, cuando una forma que se creía exclusivamente cavernícola era encontrada en otros medios, simplemente era

pasada a la categoría de troglófilo. Existen ejemplos comparables para formas a la vez stygobias e intersticiales. En el caso de troglófilos troglomorfo, su troglomorfismo o su aparente morfología especializada no son indicadores de una estricta especialización; por el contrario, su ecología indica que estos organismos presentan una gran plasticidad y polivalencia ecológicas. Diversos autores (CHAPMAN, 1985; DECU, 1981; entre otros) han llamado la atención sobre el hecho de que los troglomorfismos no constituyen una evidencia ni del grado de especialización y adaptación al ambiente subterráneo, ni del tiempo de residencia de los cavernícolas en las cuevas. Este punto de vista probablemente tampoco sea generalizable a todos los casos y todas las situaciones, pero somos de la opinión de que para los coleópteros citados está inferencia es más probable.

Los *Aphaenops* son un grupo de hábitos carnívoros y origen nivícola, adaptados a ambientes de elevada humedad y baja temperatura. Su colonización de las cuevas, a partir de biotopos de alta montaña, está relacionada con los episodios glaciales y con el desecamiento experimentado por las áreas periglaciales y nivales al retroceder las áreas glaciadas. Su presencia en el MSS no extraña, ya que se trata de especies que soportan bien las bajas temperaturas siempre y cuando la humedad sea elevada. Dentro de la subfamilia *Trechinae* representan al grupo morfológicamente más troglomorfo y sus caracteres anatómicos, lejos de ser una adaptación al ambiente cavernícola, han sido adquiridos en el medio nivícola con anterioridad a su ingreso en las cuevas. El género *Aphaenops* comprende en la actualidad formas cavernícolas, formas nivícolas y formas de hábitos subendógeos que habitan en la región pirenaica.

La subfamilia *Bathysciinae* es un grupo de hábitos saprófagos (detritívoros), está ampliamente diversificada y contiene cerca de 700 especies en Europa. La mayoría de ellos, sean cavernícolas o epigeos, son depigmentados, total o parcialmente anoftálmicos y ápteros. Los *Speonomus* corresponden anatómicamente al tipo bathyscioides, de cuerpo ovoide y apéndices cortos, propio de formas endógeas y cavernícolas poco especializadas. Probablemente derivan de formas subendógeas y sus caracteres anatómicos han sido adquiridos en dicho medio.

Durante los episodios fríos glaciales estos grupos difícilmente podrían haber habitado en el MSS (exceptuando tal vez zonas de muy baja altitud). Es muy probable que durante esos episodios se vieran forzados a colonizar las cuevas, partiendo de sus medios de origen (nivícola o subendógeo). Al terminar las glaciaciones (que a su vez han sido responsables de la generación de numerosos coluviones y rellenos de ladera) estos coleópteros han podido expandirse y recolonizar el MSS a partir de las cuevas. El MSS se presenta así para los troglobios citados como una de las vías seguidas en la colonización del karst y en las recolonizaciones y expansiones posteriores; constituye por tanto un medio hipógeo de transición de gran interés para comprender el poblamiento cavernícola y las distribuciones de fauna.

Siguiendo esta línea de pensamiento podríamos llamar la atención sobre un hecho paralelo. Las formas "troglobias" presentes en el MSS pertenecen a grupos zoológicos que, precisamente, son los "menos troglobios" entre los invertebrados cavernícolas. Hemos expuesto en la Parte 2 que los insectos (*Hexapoda*) son el grupo animal mejor representado en el mundo de hoy y que se trata de un grupo en expansión y acorde con las condiciones de superficie. Entre los *Apterygota*, primariamente endógeos, sólo algunos grupos de colémbolos y dipluros *Campodeidae* han dado origen a formas cavernícolas. Entre los *Pterygota* las formas exclusivamente cavernícolas se limitan a los *Trechinae* y *Bathysciinae*. El troglomorfismo de todos ellos parece ser en gran parte an-

terior a su ingreso a las cavernas. Precisamente estos grupos comprenden los mejores ejemplos de troglobios presentes en el MSS. ¿No sugiere ello, o es más lógico suponer, que los insectos son muy refractarios a la vida en el medio cavernícola? Si las actuales poblaciones del MSS son producto de una recolonización holocena a partir del karst, el proceso puede ser visto como un retorno hacia la superficie de especies no del todo adaptadas al medio cavernícola (aunque capaces de sobrevivir en él), a partir del momento en que desaparecen las condiciones adversas que forzaron su ingreso al karst.

Los insectos son un grupo en expansión en la superficie del globo, asociados a la presencia de luz y plantas verdes. Algunos de ellos, en su habilidad para colonizar todo tipo de habitats y para utilizar todo tipo de recursos, se especializaron tróficamente en la utilización de detritos o en la predación. En cuevas tropicales son legión los insectos adaptados a un ambiente cavernícola rico en materia orgánica (restos vegetales, guano de quirópteros, frutos y semillas aportados por guácharos). En este ambiente son muy abundantes los colémbolos, blattarios, ortópteros *Raphidiphoridae*, coleópteros, dípteros, microlepidópteros y otros órdenes de insectos. Es de suponer que en el pasado, en la región que hoy ocupan los Pirineos y el País Vasco, cuando los climas eran tropicales o subtropicales, podían haber existido conjuntos faunísticos comparables o parecidos. Con el enfriamiento del clima al final del Terciario las condiciones pasaron a ser templadas y los ambientes de cueva tendieron a ser oligotróficos. Algunos grupos de insectos, detritívoros y carnívoros, utilizaron de preferencia la mayor disponibilidad de materia orgánica de los bosques húmedos bajo clima templado. El glaciario cuaternario probablemente diezmó en repetidas ocasiones a las poblaciones de insectos que no pudieron adaptarse a los cambios climáticos. Las especies actuales son una prueba de que no todos desaparecieron; en muchos casos los cambios provocaron migraciones y desplazamientos sucesivos; en otros, la búsqueda de refugios en los cuales sobrevivieron. El medio endógeo, el MSS y las cavernas representan, de distinto modo, los habitats utilizados por formas que tróficamente habían emprendido el camino detritívoro (o el carnívoro asociado a comunidades detritívoras). Dentro del conjunto de vacíos de los ambientes subterráneos, probablemente las cavernas representan el habitat más oligotrófico pero a la vez el que brinda mayor protección y estabilidad ante la severidad del cambio climático. Las oscilaciones cuaternarias deben haber provocado toda una serie de desplazamientos y recolonizaciones sucesivas en los habitats endógeos y subterráneos. Entre la superficie del suelo y las cavernas, los medios transicionales han sido el nexo de unión que ha permitido la supervivencia y la evolución de especies y comunidades hasta llegar a las poblaciones actuales. Entre los animales actualmente confinados en el medio cavernícola, y cuyo aislamiento de otros medios es algo relativo, los coleópteros troglobios representan probablemente un grupo refractario a la vida cavernícola, que lejos de estar estrechamente especializado, aún conserva representantes con una gran plasticidad ecológica, lo que los toma aptos para intentar el acceso a ambientes más superficiales y más próximos a las fuentes de materia orgánica epígea.

BIOTOPOS SUBTERRANEOS, SYNUSIA Y BIOCENOSIS DE CUEVAS GUIPUZCOANAS.

El término biocenosis define a la comunidad de organismos que habita en un ambiente determinado, en nuestro caso las cuevas. La biocenosis se caracteriza por la interrelación

existente entre los individuos de unas y otras especies, lo que conduce a un equilibrio más o menos estable.

Cada biocenosis está integrada por poblaciones o synusia (= synusium). Cada synusia habita en un biotopo particular. El biotopo es la unidad ecológica elemental. Su extensión es variable pero se acepta que reúne unas características físicas, químicas y climáticas relativamente uniformes que lo diferencian de otros biotopos distintos. Las poblaciones animales de los diferentes biotopos constituyen synusia diferenciados, con grupos de animales característicos, y su conjunto integra la biocenosis de la cueva.

En el medio cavernícola del karst guipuzcoano pueden distinguirse cinco biotopos principales, cada uno de ellos con su correspondiente synusia:

- (1) Las paredes y techos de la zona de entrada de las cuevas, y la asociación parietal.
- (2) Los suelos de las entradas y conos de derrubios, y la fauna endógea.
- (3) La zona profunda (con pavimentos estalagmíticos, fisuras en la roca y rellenos de arcilla), habitada por la fauna troglobia terrestre.
- (4) El guano y la fauna guanófila.
- (5) Los gours, lagos y ríos subterráneos, y la fauna cavernícola acuática.

Estos biotopos tienen límites relativamente imprecisos y no pueden ser separados estrictamente unos de otros. Igualmente pueden ser subdivididos en entidades menores.

El límite entre la zona de entrada y la zona profunda corresponde al punto donde cesa la penumbra y comienza la oscuridad total, y es por tanto difícil de definir, salvo que la cueva presente un estrechamiento o un cambio de dirección con marcado ángulo entre la galería de ingreso y su continuación. Muchas cavidades, sean simas o cuevas, presentan amplios porches o grandes bocas, con zonas iluminadas en diferentes momentos del día según la incidencia de los rayos solares. La zona de penumbra puede entonces alcanzar cientos de metros. En simas como Aitzbeltz, con una vertical de 187 m, la zona de entrada llega a profundidades de -200 m. En otros casos, en cambio, las bocas son muy pequeñas y la zona de entrada reducida.

El límite entre la red de fisuras y los recubrimientos estalagmíticos o detritívoros está igualmente mal definido y se pasa insensiblemente de unos a otros. Los depósitos de arcilla y otros sedimentos pueden tener gran extensión o bien limitarse a puntos precisos.

Por otro lado, uno o varios de estos biotopos pueden faltar en una cavidad. Existen cavidades sin depósitos de guano, sin agua, o que se abren en plena roca sin suelos de entrada. Hay cavidades preponderantemente rocosas y otras con infinidad de rellenos estalagmíticos y arcillosos. Hay cavidades que son surgencias o sumideros de ríos epígeos y pueden presentar grandes zonas inundadas, mientras que en otras abiertas en el lapiaz el agua puede faltar casi por completo. Hay incluso cavidades que acumulan nieve en la zona de entrada y ésta persiste todo el año (diversos ejemplos en Aralar y Aitzgorri).

En el karst guipuzcoano las condiciones ambientales están comprendidas en un rango de escasa amplitud, ya comentado en otros apartados. El rasgo más importante a destacar es la elevada pluviometría de la región y su distribución muy regular a lo largo de todo el año. Las relaciones ETR/Precipitación quedan comprendidas entre 0,3 y 0,5 (GALAN, 1988), lo que corresponde a un karst de ambiente muy húmedo.

Es importante destacar que muchos cavernícolas pueden pasar de un biotopo a otro durante sus desplazamientos habituales o en el curso de fases sucesivas de su existencia. En

numerosos invertebrados sus estados larvarios o juveniles transcurren en biotopos diferentes a los de los adultos. Por ello, aunque pasaremos revista a cada synusia separadamente, la entidad ecológica fundamental es la biocenosis de la cueva.

ENTRADA DE LAS CUEVAS Y ASOCIACION PARIETAL.

La zona de entrada de las cuevas tiene una extensión variable. La synusia de las paredes de roca, bóvedas y techos de esta zona no está compuesta por cualquier tipo de elementos faunísticos, sino que son siempre los mismos tipos de especies y géneros los que se presentan regularmente. Estos animales son troglóxenos, pero su presencia no es accidental. Para esta comunidad de organismos JEANNEL (1926) creó el término "asociación parietal" y los troglóxenos que la integran han sido llamados "troglóxenos regulares". No obstante, también algunos troglófilos o incluso troglobios se aventuran hasta la proximidad de la entrada cuando las condiciones les son favorables, pero su presencia en este caso es transitoria. Nos referiremos especialmente a los troglóxenos regulares.

La asociación parietal está compuesta por varios órdenes de insectos, arácnidos y moluscos gasterópodos. El número de especies presentes no suele ser muy elevado, pero el número de individuos normalmente es alto.

Los dípteros suelen ser muy numerosos y generalmente pertenecen a las familias *Tipulidae* y *Culicidae*, aunque también se presentan más raramente miembros de las familias *Sciaridae*, *Mycetophilidae* y *Limnobiidae*. Hasta el presente han sido señalados 6 géneros distintos con una decena de especies. Accidentalmente pueden encontrarse representantes de las familias *Helomyzidae* y *Phoridae*, pero estos dípteros son más bien guanófilos.

Los lepidópteros y tricópteros son a veces abundantes y su presencia suele ser muy regular. Han sido reportadas 7 especies de lepidópteros de las familias *Geometridae*, *Noctuidae* y *Alucitidae*. *Triphosa dubitata* es la especie más frecuente y abundante, seguida por *Scoliopteryx libatrix* y *Triphosa sabaudiata*. Las otras especies son más raras.

Los tricópteros están representados por 7 especies de Limnephilidos de los géneros *Stenophylax*, *Micropterna* y *Mesophylax*. No son raros los casos en que dos o más especies coexisten en una misma cavidad.

Entre los coleópteros han sido observados con frecuencia larvas de *Choleva fagniezi*, un catópido que acude a las cuevas a ninfar, y curculiónidos del género *Otiorrhynchus*, grupo endógeo que se alimenta de raíces y circunstancialmente alcanza las zonas superficiales de las cuevas al seguir las raíces que penetran a través de diaclasas.

La mayoría de los grupos anteriores (dípteros, lepidópteros y tricópteros) son de hábitos lucífugos e higrófilos. Generalmente se trata de formas que acuden a las cuevas a aestivar, invernar o reproducirse, pero no completan su ciclo vital en la cueva y sólo están presentes parte del año. En algunos este comportamiento estacional está relacionado con requerimientos metabólicos de su ciclo reproductivo, los cuales han sido comentados en los respectivos apartados de la Parte 2.

Son numerosos las especies e individuos de gasterópodos hallados comúnmente en la zona de entrada, bien sea sobre las paredes o bien en los suelos con restos vegetales. Han sido reportadas varias decenas de especies de las familias *Cyclophoridae*, *Pomatiidae*, *Ellobiidae*, *Cochlicopidae*, *Chondrinidae*, *Enidae*, *Elonidae*, *Endodontidae*, *Zonitidae*, *Eoconulidae*, *Clausilidae*, *Ferussacidae*, *Hygromyiidae*, *Helicodontidae* y *Helicidae* (ver Parte 2). La mayoría de ellas

son troglóxenos regulares, pero incluyen también algunas formas accidentales y otras subtroglófilas y troglófilas. Sus hábitos son fitófagos, detritófagos y saprófagos, alimentándose de restos vegetales y animales de diversa índole. El género *Oxychilus* presenta hábitos más carnívoros y puede preñar sobre otras especies de la asociación parietal.

Todos los grupos anteriores constituyen una fuente de alimento para diversos predadores, principalmente araneidos y opiliones.

Los opiliones de la asociación parietal incluyen 5 especies de los géneros *Leiobonum*, *Gyas* y *Megabunus*. Los araneidos incluyen más de 15 especies de las familias *Dyctinidae*, *Pholcidae*, *Erigonidae*, *Linyphiidae*, *Argiopidae*, *Nesticidae*, *Agelenidae* y *Pisauridae*, con formas tanto troglóxenas como troglófilas. Todas ellas son activos depredadores.

La fauna de la asociación parietal se extiende a menudo a la zona oscura más próxima a las entradas, y no está estrictamente circunscrita a la zona de penumbra, aunque disminuye su abundancia y composición al penetrar hacia el endokarst. Según la configuración de la cueva, algunos representantes (incluyendo lepidópteros, tricópteros y araneidos) pueden extenderse varias decenas de metros en la zona oscura, manteniendo sus hábitos parietales. En tal caso es común que se sumen a esta asociación formas troglófilas y troglobias de la zona profunda, principalmente arácnidos y quilópodos predadores, como: pseudoescorpiones *Neobisiidae*; opiliones *Ischyropsalidae*, *Sabaconidae* y *Nemastomatidae*; araneidos troglobios *Linyphiidae* y *Erigonidae*; y quilópodos *Lithobidae*.

SUELOS Y FAUNA ENDOGEA.

La synusia de los suelos en la zona de entrada de las cuevas y conos de derrubios al pie de las simas es mucho más variada. La zona más iluminada próxima a la boca posee a menudo un estrato vegetal compuesto por algunas plantas superiores, helechos, hepáticas y musgos. Esta vegetación de las bocas decrece rápidamente y es sustituida por algunos recubrimientos de algas y musgos en la zona de penumbra. En la zona oscura faltan los vegetales.

En conjunto este estrato vegetal es muy higrófilo y crea una capa de humus que recubre un suelo generalmente formado por tierra y bloques de todo tamaño, que dejan intersticios entre ellos. Se agrega también hojarasca y restos vegetales provenientes del bosque exterior. Las cuevas que se abren en pendiente como continuación de dolinas suelen albergar rellenos considerables de materia orgánica. Las condiciones son entonces óptimas y el alimento es abundante para los saprófagos y detritívoros que aquí se multiplican. El suelo generalmente está constituido por una mezcla de arcilla y bloques de desprendimiento, entre los cuales viven y cavan sus galerías numerosas formas endógeas o subendógeas.

Los endógeos pueden poblar también el interior de las cavidades, particularmente las salas y grandes galerías que albergan rellenos autóctonos de bloques clásticos mezclados con arcillas de descalcificación. Aunque en estos medios endógeos interiores falta el estrato orgánico vegetal, las arcillas poseen poblaciones de bacterias y protozoos que constituyen el alimento de formas limívoras. Las zonas periódicamente inundadas por las crecidas subterráneas suelen resultar fertilizadas por materia orgánica aportada por las aguas. Las arcillas tienen la propiedad de adsorber materia orgánica, neutralizar las vitaminas y detener el desarrollo de los micelios de los hongos. Por ello están en la base de la cadena alimenticia de muchos microófagos, detritívoros y omnívoros. No obstante, conviene distinguir entre los endógeos de la

zona de entrada y aquellos de la zona profunda. Los primeros comprenden sobre todo troglóxenos, mientras que entre los segundos predominan formas troglófilas y algunos troglobios de hábitos endógeos.

La fauna endógea de la zona de entrada comprende en primer lugar oligoquetos *Terricolae* de géneros como *Eiseniella*, *Octolasion* y *Dendrobaena*. Estas formas, de hábitos geófagos, excavan en el suelo sus galerías y permiten la aireación de los sedimentos, a la vez que crean pasajes para la circulación de insectos endógeos.

Los colémbolos suelen estar presentes en gran número en este medio. Son de hábitos micrófagos omnívoros y aprovechan todo tipo de restos. Las familias mejor representadas son *Isotomidae*, *Onychiuridae* e *Hypogastruridae*. Junto a ellos se presentan diversas especies de dipluros, tysanuros y dermápteros. La microfauna incluye numerosos ácaros, nemátodos y colémbolos microscópicos, grupos éstos insuficientemente estudiados. En conjunto esta fauna se parece mucho a la de los suelos forestales y hojarasca de zonas húmedas.

Los gasterópodos suelen también estar presentes en grandes cantidades sobre la superficie del suelo y por su biomasa constituyen un aporte orgánico importante. Pertenecen a las familias ya citadas para la asociación parietal, a las que se puede agregar algunos *Arionidae*, *Limacidae* y *Agriolimacidae*, cuya alimentación incluye también hongos, restos en descomposición e incluso insectos vivos. En menor proporción se presentan isópodos troglóxenos terrestres de las familias *Oniscidae* y otras afines.

Los coleópteros troglóxenos incluyen numerosas formas epígeas o endógeas de las familias *Carabidae*, *Harpalidae*, *Licinidae*, *Scydmaenidae*, *Staphylinidae*, *Cantharidae*, *Lampyridae*, *Elateridae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Lucanidae* y *Scarabeidae*. Entre las formas troglófilas o subtroglófilas de hábitos saprófagos se pueden citar *Catopinae* de los géneros *Catops* y *Choleva*, *Bathysciinae* poco modificados del género *Bathysciola*, y algunos raros *Pselaphidae*. Los predadores incluyen numerosas larvas de *Lampyridae*, *Cantharidae*, *Staphylinidae*, larvas y adultos de carábidos de los géneros *Trechus*, *Nebria*, *Haptoderus*, *Pristonychus* y *Ceuthosphodrus*. Estos últimos incluyen algunas formas troglófilas. Otras formas depredadoras o superdepredadoras comprenden elementos de la asociación parietal (araneidos, opiliones, pseudoescorpiones) y formas subendógeas de quilópodos.

En las zonas profundas de las cavidades los suelos de arcilla y bloques contienen una fauna de menor biomasa y algo menos diversa. Las formas troglóxenas son sustituidas por otras troglófilas y troglobias. La mayoría de sus representantes no pueden ser catalogados de endógeos estrictos, ya que casi todos los troglobios acostumbran ocultarse en pequeñas madrigueras e intersticios, bajo piedras, o en estrecho contacto con el suelo de arcilla o de roca. Para evitar repeticiones las formas troglobias serán comentadas en el siguiente apartado.

ZONA PROFUNDA Y FAUNA TROGLOBIA.

La zona profunda de las cuevas ("deep cave environment") se caracteriza por la estabilidad de las condiciones ambientales: oscuridad total, temperatura constante (aproximadamente igual a la media anual de la localidad en que se encuentra), elevada humedad relativa (que puede alcanzar valores de sobresaturación), atmósfera en calma y pCO₂ ligeramente más elevada que la exterior. En esta región de las cuevas habita la fauna troglobia, aunque también se encuen-

tran formas troglófilas y algunos troglóxenos regulares como los quirópteros. Probablemente los troglobios constituyen, por sus especiales características, el conjunto faunístico al cual los investigadores han prestado mayor atención. Pero es un error creer que los troglobios son los únicos habitantes del medio cavernícola o los únicos dignos de interés. La comunidad de troglobios es en parte dependiente de los aportes externos y posee múltiples relaciones, directas o indirectas, con los troglófilos y troglóxenos. Puede decirse que todo aporte de materia orgánica que alcanza la zona profunda, bien sea que provenga de la síntesis bacteriana, del arrastre por las aguas de infiltración o por gravedad, o de los seres vivos de las zonas superficiales y sus restos, puede ser aprovechado por los troglobios.

La synusia de la zona profunda presenta una distribución muy irregular. Los troglobios no habitan toda la cueva y se concentran en lugares determinados. Las zonas secas o insuficientemente húmedas están desprovistas de troglobios. De hecho, las cuevas secas son generalmente azoicas. En las partes secas de cuevas húmedas suelen encontrarse algunos araneidos que se alimentan de colémbolos; diversas especies de estos últimos pueden vivir en ambientes relativamente secos a condición de que encuentren un mínimo de materia orgánica.

La existencia de alimento es un factor fundamental y comanda la distribución de la fauna cavernícola en el karst. Los troglobios se concentran en zonas donde el alimento es abundante, y en estas zonas la densidad de las poblaciones es máxima. Si los recursos son escasos los troglobios también lo son. No obstante no debe concebirse la abundancia de alimento sólo por lo visible a simple vista, ya que muchos recursos son microscópicos y están contenidos en la arcilla y en las aguas de infiltración. Las zonas de abundante alimento, de todas formas, siguen siendo acentuadamente oligotróficas, en comparación con ambientes epígeos o edáficos.

Los bioespeleólogos conocen por experiencia que hay lugares en las cuevas más propicios que otros para albergar a la fauna troglobia. Estos biotopos reúnen características físicas que se repiten. Se trata de zonas donde las paredes de roca contienen formaciones estalagmíticas (o espeleotemas); el suelo suele consistir en una espesa capa de arcilla, que puede estar cubierta parcialmente por pavimentos y coladas estalagmíticas; las estalactitas presentan goteos y sobre las superficies de roca y espeleotemas deslizan finísimas películas de agua de percolación y condensación. Las espeleotemas y los depósitos de arcilla están casi siempre asociados, ya que ambos provienen de la alteración de la roca caliza (unos por disolución y posterior precipitación de cristales de calcita, y otros como residuo insoluble de la disolución de la roca).

El complejo roca-arcilla-espeleotema constituye una unidad indisoluble que caracteriza el biotopo de los troglobios.

Cabe agregar que la roca, si se observa agua de percolación y estalactitas goteantes, obviamente presenta fisuras. Los revestimientos estalagmíticos no descansan directamente sobre la roca caja. Aún en los casos en que no existen espesos rellenos arcillosos, entre la estalagmita y la roca existe una delgada interfase, de unos pocos milímetros de espesor, que contiene productos de disolución de la roca en forma de horizontes arcillosos y ferrosos (y depósitos de magnesio en calizas dolomíticas). Tanto las paredes de roca como los pavimentos estalagmíticos presentan fisuras, pequeños agujeros o discontinuidades que permiten a los troglobios guarecerse y alcanzar la interfase arcillosa bajo el suelo estalagmítico. En esta interfase arcillosa los troglobios excavan galerías y cámaras para descansar y reproducirse, generalmente a escasos milímetros o centímetros bajo la superficie de la galería. También utilizan para los mismos fines las fisuras naturales de la roca, próximas a la superficie de las meso y

macrogalerías, bien sea que estén por encima o debajo de los eventuales rellenos de arcilla.

Los troglobios pasan grandes lapsos de tiempo de su existencia en este conjunto de pequeños refugios, que son como su hogar particular dentro del amplio mundo de la cueva; por eso es raro verlos, aunque sus poblaciones sean abundantes. Desde ellos salen a explorar en busca de alimento a la superficie de la galería. Cuando se colocan cebos acuden a los mismos en cantidades relativamente importantes (a menudo en número 100 o más veces mayor de lo que es posible observar en condiciones normales). Otras veces es posible verlos concentrados por la existencia de un cebo natural: el cadáver de un murciélago, una rama de árbol arrastrada por una crecida, troglóxenos que han penetrado hasta ese sitio. En todo caso, cuando se los perturba, rápidamente buscan refugio y se ocultan: bajo piedras, entre los granos de sedimento, en pequeños agujeros del suelo estalagmítico o en fisuras de la roca: son las entradas a las microcavernas y cámaras en las que se refugian, se reproducen y se desarrollan las larvas y juveniles de estas especies.

El biotopo de los troglobios está en consecuencia condicionado por la existencia de tres factores: alta humedad, fuentes de alimento próximas, y lugares adecuados para la reproducción y el descanso. Sin olvidar que la arcilla, y la microfauna y productos orgánicos que ella contiene, resultan un elemento nutritivo indispensable en la dieta de muchos troglobios, bien sea de adultos o en sus fases larvárias.

En sus desplazamientos los troglobios pueden recorrer muchos otros lugares del medio subterráneo, fuera de su biotopo habitual.

La fauna troglobia terrestre de las cuevas guipuzcoanas está compuesta esencialmente por: algunos moluscos gasterópodos (*Ellobiidae*, *Zonitidae*), pseudoescorpiones (*Neobisiidae*, *Chthonidae*), opiliones (*Travuniidae*, *Ischyropsalidae*), araneidos (*Erigonidae*, *Linyphidae*), crustáceos isópodos (*Trichoniscidae*), diplópodos (*Glomeridae*, *Anthogonidae*, *Vandeleumidae*, *Blaniulidae*, *Iulidae*), quilópodos (*Lithobidae*), colémbolos (*Onychiuridae*, *Hypogastruridae*, *Entomobryidae*, *Sminthuridae*), dipluros (*Campodeidae*), y coleópteros (*Trechinae*, *Pterostichinae*, *Bathysciinae*, *Pselaphidae*).

Entre la macrofauna cavernícola, los diminutos colémbolos son el grupo más abundante en número de individuos y, en forma equivalente al plankton marino, están situados en la base de la red trófica, sirviendo de alimento a muchos otros troglobios.

Les siguen en abundancia los isópodos, coleópteros *Bathysciinae* y diplópodos. Los pseudoescorpiones, opiliones, araneidos, quilópodos y coleópteros *Trechinae*, aunque muy frecuentes, dado sus hábitos predadores se presentan en menor número. Los gasterópodos, dipluros y coleópteros troglobios de otras familias, son relativamente escasos en la fauna hipógea guipuzcoana.

En esta síntesis se citan 79 especies de troglobios terrestres pertenecientes a 24 familias distintas. No obstante, en la biocenosis de una cueva normalmente el número de especies troglobias (incluyendo sólo macrofauna) raramente pasa de 15. Generalmente, en la fauna de una cueva con biotopos adecuados para troglobios, siempre está presente al menos una especie troglobia de cada uno de los siguientes grupos: pseudoescorpiones, opiliones, araneidos, isópodos, diplópodos y quilópodos; los colémbolos y coleópteros generalmente están representados por 2 ó más especies troglobias. Detalles sobre la biología de los diferentes grupos, sus distribuciones y asociaciones de especies más comunes pueden consultarse en la Parte 2.

GUANO Y GUANOFILOS.

En cavidades con extensos depósitos de guano vive una fauna guanobia característica, integrada por un número relativamente bajo de especies pero con un número de individuos muy considerable. Estos guanobios no son verdaderos cavernícolas, ya que su medio de vida es en realidad el guano, que puede ser depositado en cuevas o en otros habitats.

En las cuevas guipuzcoanas no existen grandes depósitos de guano y por tanto falta la fauna guanobia. El guano en nuestras cuevas deriva de murciélagos, principalmente de los géneros *Rhinolophus* y *Miniopterus*, y en menor proporción de otros vespertilionidos como *Myotis*, *Plecotus* o *Barbastella*. Estos quirópteros generalmente se encuentran en las cuevas en número bajo y en Guipúzcoa no son conocidas grandes colonias, por lo cual el guano de quirópteros se reduce a acumulaciones pequeñas, a menudo temporales, y, como otros restos orgánicos, es utilizado por formas detritívoras y saprófagas con tendencias guanófilas. Esta fauna guanófila utiliza el guano cuando éste existe, pero en su ausencia se alimenta de otros materiales orgánicos, por lo que no puede ser considerada una fauna exclusiva del guano.

Las especies con tendencias guanófilas son casi siempre las mismas y su número es reducido. La synusia guanófila comprende las formas que se alimentan del guano y otras que predan sobre ellas. Entre las primeras se encuentran: colémbolos *Hypogastruridae* y *Onychiuridae*; dípteros *Helomyzidae* y *Phoridae*; diversos nemátodos; accidentalmente pueden encontrarse también larvas y/o adultos de ectoparásitos de murciélagos, como sifonápteros *Ischnopsyllidae*, dípteros *Nycteribidae*, y ácaros *Ixodidae* y *Spinturnicidae*. Los guanófilos proveen de alimento a numerosos predadores: quilópodos del género *Lithobius*, carábidos *Pristonychus* y *Ceuthosphodrus*, estafilínidos *Quedius* y *Ancyrophorus*.

AGUAS SUBTERRANEAS Y FAUNA CAVERNÍCOLA ACUÁTICA.

El medio líquido de las cuevas puede ser clasificado a distintas escalas y desde diversos puntos de vista. Las principales categorías limnológicas del medio subterráneo son las siguientes:

El neuston.

El término neuston designa a los organismos que flotan en la superficie del agua. En los cuerpos de agua pequeños, como charcas y gours, se encuentran a menudo colémbolos que han saltado y han quedado atrapados en la superficie por la tensión superficial. Ellos pertenecen a diversas familias (sobre todo *Entomobryidae*) y son parte de la fauna terrestre; su presencia en este caso es accidental. Sin embargo, la familia *Sminthuridae* comprende especies de hábitos muy acuáticos, que frecuentan las superficies húmedas de estalagmitas y gours. Este grupo comprende los géneros *Arrhopalites* y *Neelus*, y son considerados formas terrestres adaptadas a una vida anfibia. Los *Arrhopalites* en particular han sido encontrados en ocasiones andando bajo el agua en el fondo de los gours.

El plankton.

Comprende formas microscópicas o milimétricas que viven en el agua. Generalmente se trata de organismos epígeos del plankton superficial que han ingresado al karst con las aguas de infiltración. Esta fauna puede sobrevivir bajo tierra cierto tiempo pero acaba por desaparecer, ya que la mayoría de los metazoos planktónicos se alimentan de organismos que poseen clorofila y éstos no pueden existir en oscuridad total. A pesar de que este plankton no persiste en el medio subterráneo, va siendo renovado constantemente por el flujo de las aguas de infiltración y sus poblaciones pueden mantener un equilibrio dinámico, constituyendo una importante fuente de alimento para los cavernícolas.

Esta categoría incluye cladóceros (*Daphnidae*, *Chydoridae*), ostrácodos *Podocopida* (*Cypridae*), copépodos ciclopidos (*Eucyclops*, *Tropocyclops*, *Paracyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*, *Graeteriella*) y harpacticidos *Canthocamptidae* (*Atteyella*, *Moraria*, *Epactophanes*, *Paracamptus*, dos especies de *Bryocamptus*), sincáridos *Bathynellacea* (*Bathynellidae* y *Parabathynellidae*), ácaros acuáticos (*Limnohalacaridae*, *Hydrachnellae*). Algunos de los grupos citados poseen formas provenientes del hypothelminorheico que han sido arrastradas por las aguas de infiltración. Los ríos subterráneos contienen una mayoría de formas planktónicas pertenecientes al grupo de los copépodos *Cyclopidae*.

Además de éstos, en las aguas subterráneas existe, en pequeña proporción, un auténtico plankton subterráneo, constituido por formas troglobias muy diferentes a las de origen epígeo. Esta segunda categoría incluye formas más bien bentónicas, que se desplazan sobre el sustrato del fondo o caminan entre los granos de sedimento. Básicamente incluye copépodos *Cyclopidae* de aspecto harpacticóideo (género *Speocyclops*), y copépodos Harpacticóidea de las familias *Ameiridae* (*Stygonitocrella*, *Nitocrella*), *Canthocamptidae* (tres especies de *Bryocamptus*) y *Parastenocaridae* (*Parastenocaris*).

La fauna hydropétrica.

El término designa a la synusia que habita en delgadas películas de agua sobre la roca. ORGHIDAN et al. (1961) estudiaron esta synusia en el medio hipógeo revelando que puede contener una enorme variedad de organismos, lógicamente, la mayoría de ellos microscópicos.

En la entrada de las cuevas guipuzcoanas la asociación hydropétrica incluye algas, flagelados, protózoos, nemátodos, oligoquetos, rotíferos (*Bdelloidea*), gastrotricos, tardígrados, copépodos y oribátidos. En la zona profunda incluye turbelarios, copépodos, nemátodos, oligoquetos y anfípodos. Algunos de ellos son formas troglobias que se presentan también en gours. Estos últimos serán considerados en el apartado de fauna stygobia.

Algunos de los organismos citados pertenecen a grupos muy frecuentes en el medio intersticial. Este es el caso de la mayoría de los rotíferos, gastrotricos, tardígrados, nemátodos y copépodos harpacticidos.

En las paredes porosas de los gours habita una microfauna que constituye una asociación característica, la cual sólo ocasionalmente es observada en las aguas libres de los gours. Varios muestreos efectuados en cuevas guipuzcoanas en el material poroso del fondo de los gours han revelado que en sus intersticios viven numerosos copépodos harpacticidos y ciclopidos, diversos oligoquetos y nemátodos, diminutos anfípodos (incluyendo juveniles), y algunos raros ostrácodos,

turbelarios, sincáridos y gasterópodos. En el lavado y posterior filtrado de material seco aparecen también ácaros, colémbolos e hirudíneos, cuya presencia debe ser accidental. En orden de abundancia numérica predominan los copépodos y oligoquetos, aunque por su biomasa destacan los anfípodos. Esta microfauna incluye formas que se alimentan del micro y nanoplankton (sobre todo copépodos), y otras limívoras (como oligoquetos y juveniles de anfípodos). En conjunto esta fauna de las películas de agua e intersticios porosos de las coladas estalagmíticas sirve de alimento a la macrofauna acuática cavernícola.

La fauna torrentícola.

La fauna de los cursos de agua subterráneos de flujo rápido no contiene cavernícolas. Los invertebrados stygobios son especies rheófilas, que rehuyen las aguas rápidas, los ríos caudalosos y los grandes cuerpos de agua. Los stygobios tienen marcada preferencia por corrientes pequeñas, de flujo lento, o por pequeños cuerpos de agua en calma, como charcas, gours y pequeños lagos subterráneos. La fauna rheófila o torrentícola del karst está compuesta casi exclusivamente por formas troglóxenas.

Estudios experimentales en anfípodos han mostrado que la diferencia de comportamiento entre los *Niphargus* (stygobios) y *Gammarus* (troglóxenos) no se basan en la temperatura o la disponibilidad de recursos, sino en un factor dinámico: aguas corrientes para los *Gammarus* y aguas estancadas o de flujo muy lento para los *Niphargus*. No obstante conviene destacar que las aguas corrientes son más oxigenadas, mientras que en aguas lentas y estancadas la cantidad de oxígeno disuelto es mucho menor. El bajo metabolismo de las formas stygobias es una ventaja adaptativa para tolerar menores contenidos de oxígeno, como frecuentemente ocurre en pequeños cuerpos de agua encharcados, cuya renovación es lenta.

En los torrentes subterráneos de cuevas guipuzcoanas ha sido reportada macrofauna de los siguientes grupos: turbelarios *Tricladida* (*Dugesiidae*, *Planariidae*), nemátodos (*Dorylaimidae*, *Oncholaimidae*), anélidos hirudíneos (*Rhynchobdellidae*, *Gnathobdellidae*, *Herpobdellidae*), gasterópodos *Bassomatophora* (*Lymnaeidae*, *Ancylidae*), anfípodos *Gammaridae* (*Echinogammarus*), larvas y adultos de *Heteroptera* (*Veliidae*), ninfas de *Ephemeroptera*, larvas de dípteros y tricópteros, eventualmente coleópteros (*Dytiscidae*), peces (*Salmonidae*, *Cyprinidae*), urodelos (*Triturus*) y larvas y renacuajos de anuros. La mayoría de estas formas son troglóxenos accidentales o simplemente animales epígeos que han sido arrastrados a través de sumideros a las corrientes subterráneas del karst. El troglóxeno regular más conspicuo es el anfípodo *Echinogammarus berilloni*, especie oculada de 11-16 mm de talla que se alimenta de restos vegetales, bacterias, algas y partículas detríticas; es muy común en riachuelos epígeos y en los ríos subterráneos que provienen de sumideros.

La fauna stygobia.

Comprende en Guipúzcoa: algunos raros ejemplares de turbelarios *Tricladida* (*Crenobia anophthalma*) y oligoquetos *Limicolae* (*Haplotaxis navarrensis*); el igualmente raro gasterópodo prosobranquio *Bythinella brevis* (*Hydrobiidae*); ácaros *Limnohalacaridae* (*Troglohalacarus dentipes*); copépodos ciclopoideos *Cyclopidae* (*Speocyclops sebastianus*, *S. spelaeus*); copépodos harpacticóideos *Ameiridae* (*Stygonitocrella dubia*, *Nitocrella vasconica*), tres especies de *Cant-*

hocamptidae (*Bryocamptus dentatus*, *B.pyrenaeus*, *B.schokkei*), y dos especies de *Parastenocaridae* (*Parastenocaris cantabrica*, *P.stammeri*); isópodos *Stenasellidae* (*Stenasellus breuili*, *S.virei*) y *Asellidae* (*Proasellus* del "grupo" *spelaeus*); anfípodos *Niphargidae* (*Niphargus ciliatus cismontanus*, *Niphargus -Supraniphargus- longicaudatus*) y *Hadziidae* (*Pseudoniphargus incantatus*, *P.unisexuialis*, *P.vasco-niensis*).

Si exceptuamos las formas de rara ocurrencia, la fauna stygobia guipuzcoana está básicamente representada por copépodos (cyclopoideos y harpacticoideos), isópodos (*Stenasellus* y *Proasellus*) y anfípodos (*Niphargus* y *Pseudoniphargus*). Los copépodos comprenden formas de muy pequeño tamaño.

El biotopo de estos organismos son los pequeños cuerpos de agua. Los copépodos stygobios pueden ser encontrados en delgadas láminas de agua, en los intersticios porosos de depósitos estalagmíticos y en gours y pequeñas charcas. Los anfípodos e isópodos también habitan estos sitios, pero son más frecuentes en gours, charcas y pequeños lagos subterráneos.

Los gours son pequeños estanques y represas de umbral estalagmítico; son formados por la deposición de carbonato cálcico y son alimentados por pequeños caudales de flujo laminar. Entre la lámina de agua, el gours y el charco, no existe una clara distinción y en realidad son biotopos conectados temporalmente por las circulaciones de agua. Las crecidas subterráneas inundan periódicamente muy diversas partes de las cuevas y ponen en comunicación unos biotopos con otros, a la vez que aportan sedimentos arcillosos. En forma paralela a lo que ocurre para el biotopo de los troglobios, el complejo espeleotema-arcilla-agua es fundamental para los stygobios.

Muchos harpactídeos viven en el material poroso estalagmítico. Los oligoquetos limívoros o los *Stenasellus* suelen ser hallados en gours con fondo de arcilla. Esta parece ser igualmente indispensable para la reproducción y el descanso de los anfípodos. En muestreos efectuados en gours es también frecuente encontrar hembras ovígeras y juveniles de ciclópodos, y hembras ovígeras y ejemplares en acoplamiento de harpactídeos. Entre todos los biotopos acuáticos subterráneos, parece ser que los gours de fondo arcilloso reúnen las mejores condiciones para ser el biotopo preferente de los stygobios, ya que en ellos se presentan las condiciones óptimas para su reproducción y desarrollo.

Los gours ("rimstonepools") son alimentados por agua de percolación o de infiltración lenta y su régimen hidrológico es temporal y dependiente estrechamente de las variaciones pluviométricas. Sus paredes, así como su fondo, están constituidos por filamentos entrelazados de cristales de calcita, generalmente tapizados por una capa más o menos densa de limo arcilloso que también puede contener microcristales. Estos materiales son semi-permeables, y a pesar de que los gours son capaces de retener el agua que los alimenta, pueden vaciarse completamente en períodos de escasas precipitaciones.

En cavidades guipuzcoanas hemos observado que durante el estiaje muchos gours pueden secarse más o menos rápidamente y permanecer "secos" durante largos períodos (varios meses) del año. Sin embargo, en muestreos previos y posteriores al período de inactividad hídrica, invariablemente se colectaba fauna stygobia. En algunas cuevas en concreto resultaba claro que los stygobios no migraban y, en efecto, pruebas de filtrado de material del fondo demostraron que la interfase arcillosa era el lugar de refugio para los cavernícolas, muchos de los cuales construían o cavaban cámaras y madrigueras en estos materiales. Esta interfase cristalino-arcillosa era a la vez un excelente reservorio de humedad y

permitía a los stygobios soportar el período desfavorable. Como indicamos en el apartado de fauna hydropétrica, en estos materiales puede vivir una microfauna muy numerosa y diversa (sobre todo copépodos; y a continuación, oligoquetos, nemátodos, ostrácodos, hidrácidos, syncáridos y colémbolos); esta microfauna y sus productos sirve de alimento a anfípodos e isópodos de mayor talla, los cuales deben consumir también arcilla, protozoos y restos orgánicos contenidos en ella y en las aguas de infiltración. Los gours como biotopo, a pesar de su apariencia de piscinas de agua cristalina sobre un sustrato estalagmítico, constituyen en realidad un ecosistema en miniatura, interesante y complejo.

RELACIONES TROFICAS EN EL ECOSISTEMA.

Como en otros campos de la Bioespeleología, es difícil generalizar sobre las fuentes de alimento y su distribución en el medio subterráneo. Estas cambian enormemente de una cueva a otra.

En otros apartados han sido señalados los principales hábitos alimenticios de las diferentes especies y grupos zoológicos que integran la biocenosis de una cavidad. También han sido indicados los principales biotopos y synusia presentes en el karst guipuzcoano.

Los factores tróficos juegan un papel principal en la distribución y abundancia de la fauna cavernícola. Aquí serán comentados cuatro aspectos tróficos: (1) Las fuentes exógenas de alimento. (2) Las fuentes endógenas. (3) La abundancia y escasez de alimento. (4) La calidad del mismo y su utilización por los cavernícolas. Estos factores condicionan la estructura trófica y el funcionamiento de las comunidades, y dan lugar a redes tróficas singulares. Estas serán comentadas en un próximo apartado.

Fuentes exógenas de alimento.

Una buena parte del alimento disponible para los cavernícolas es elaborado en la superficie por los productores primarios, que utilizan como fuente de energía la luz solar. En el medio edáfico se inicia la descomposición de la materia orgánica por la fauna y flora del suelo, existiendo varios niveles de consumidores y detritívoros. La epifauna del suelo, de los musgos y los mismos restos de árboles, de madera y hojas muertas, alcanzan las bocas de las cuevas y las fisuras del karst. Los agentes de transferencia de energía pueden ser activos y pasivos. Los agentes activos son los animales que, con su actividad locomotora, introducen en profundidad sus propios organismos. Los agentes pasivos son el agua, el aire y la gravedad, que introducen partículas y restos vegetales y animales a la vez que sustancias disueltas derivadas de vegetales y animales.

Las corrientes de aire pueden introducir en las cuevas partículas inorgánicas, granos de polen, esporas de hongos, bacterias y otros organismos vivos muy pequeños. En conjunto constituyen una especie de aeroplankton cuya importancia, aunque probablemente pequeña, aún no ha sido adecuadamente evaluada.

El agua puede transportar infinidad de recursos, desde grandes restos vegetales (y también animales) arrastrados por las crecidas, hasta numerosos organismos planktónicos que ingresan con las aguas de infiltración a través de sumideros y fisuras. La composición de esta fauna ha sido comentada en la Parte 3 e incluye particularmente copépodos. Además de un auténtico plankton pueden ser introducidos organismos

terrestres lavados de la fauna del suelo. Los caudales más pequeños, de percolación, también aportan organismos. Así, en las gotas de las estalactitas, DUDICH (1932) y GINET (1960) han hallado concentraciones de materia orgánica de 0,009 gr/lit y niveles de oxígeno de 0,4 a 2 mg/lit. En cuevas guipuzcoanas hemos encontrado en las aguas de infiltración concentraciones de materia orgánica comprendida entre 0,5 y 10 mg/lit.

Muchos restos vegetales caen en las simas y bocas de cuevas por gravedad y transportan a su vez los animales que viven sobre ellos. Estos restos son utilizados en las bocas pero también pueden ser esparcidos en el endokarst por las crecidas subterráneas, y de este modo sirven de alimento a detritívoros acuáticos y terrestres. Los *Stenasellus* e isópodos terrestres *Trichoniscidae* generalmente consumen hojas o madera muerta.

El conjunto de aportes, difícil de cuantificar y muy variable de una cueva a otra, es el sustento tanto de la fauna troglóxena de la zona de entrada como, en menor proporción, de troglobios de la zona profunda.

Los miembros de la asociación parietal y de la fauna endógea de la zona de entrada, penetran activamente en las cuevas, al igual que otros grandes troglógenos, como los quirópteros. Estos seres vivos son agentes activos de transporte; ellos mismos, sus producciones y sus restos, sirven de alimento a otros cavernícolas.

La fauna de invertebrados troglógenos de la zona de entrada es cuantitativamente muy importante. Según nuestras observaciones, en las cuevas guipuzcoanas su abundancia es mayor en las épocas más húmedas, es decir, durante el invierno y primavera, con un mínimo durante el estiaje, a fin de verano o principios de otoño. En cuevas y simas con bocas de tamaño moderado (2-3 m de diámetro) hemos obtenido para el conjunto de la fauna parietal valores instantáneos mínimos de 5.700 a 6.250 joules. El valor energético representado por los troglógenos de la zona de entrada a lo largo de un ciclo anual supera los 100 Kjoules y puede pasar de 1.000 Kjoules/año en cuevas con grandes bocas o que reciben grandes aportes de materia orgánica, como es común en el fondo de dolinas en zona forestal. Estas estimaciones energéticas se han basado en el peso seco de los animales descontando los restos quitinosos o calcáreos no metabolizables. Se han utilizado como valores energéticos de referencia los propuestos por NOVAK & KUSTOR (1981), los cuales oscilan para los principales grupos de invertebrados terrestres entre 21 y 28 Kjoule (5,5 a 6,5 Kcal) por gramo de biomasa seca.

Los individuos de las grandes especies son mucho más importantes en términos energéticos que numerosos individuos de especies pequeñas. Así, los grandes ejemplares de araneidos (*Meta*) o lepidópteros (*Triphosa*, *Scoliopteryx*) contienen una biomasa utilizable 20 a 60 veces mayor que la de dípteros de tamaño medio (*Rhymosia*, *Phora*), diplópodos y tysanuros, y 1.800 a 3.500 veces mayor que la de dípteros muy pequeños, estafilínidos del suelo, ácaros y colémbolos.

Se puede también afirmar que todas las especies troglóxenas, en uno u otro momento del ciclo del año, pueden llegar a ser consumidas, bien sea vivas o una vez muertas, por representantes troglófilos y troglobios.

En conjunto, la biocenosis terrestre cavernícola constituye un aporte energético para la comunidad acuática. TURQUIN (1981) ha destacado que las poblaciones acuáticas de Niphargus se alimentan de numerosos artrópodos terrestres que van a caer a los pequeños cuerpos de agua. Nosotros hemos observado en diferentes cavidades la presencia en gours y charcas de agua de diversos dípteros, diplópodos, araneidos, lepidópteros, tricópteros e isópodos, que han terminado su existencia yendo a caer en estos estanques. Por consiguiente,

contribuyen -junto con otros recursos- a la nutrición de la fauna cavernícola acuática.

Fuentes endógenas.

La arcilla de las cuevas puede contener poblaciones de bacterias quimioautótrofas y varios niveles de consumidores y detritívoros compuestos por heterótrofos, protozoos (ciliados, flagelados, amoebinos) e invertebrados microscópicos (ver Parte 1). En la arcilla de las cuevas la concentración de carbono orgánico puede alcanzar 0,2 a 0,6% del peso seco y el nitrógeno orgánico puede alcanzar proporciones de 0,007 a 0,237%, con una relación C/N generalmente comprendida entre 3 y 5 (SCHREIBER, 1929; GUNOT, 1960).

Recientemente ha sido descrita en Rumania la estructura trófica de una comunidad de troglobios acuáticos basada exclusivamente en la producción quimioautótrofa (POPA & BARBU, 1991). La cavidad rumana estudiada consiste en una red de galerías aéreas y sumergidas excavadas por aguas sulfurosas mesotermales, provenientes de un acuífero muy profundo. La cueva no posee entradas naturales que permitan el ingreso de materia orgánica epígea y las aguas no contienen carbono orgánico disuelto. La producción primaria depende exclusivamente de bacterias quimioautótrofas anaeróbicas y aeróbicas, que alimentan a varios niveles de detritívoros y consumidores, constituidos por 17 especies stygobias de invertebrados acuáticos. Estos pertenecen a los siguientes grupos: turbelarios, nemátodos, oligoquetos, hirudíneos, gasterópodos, rotíferos, ostrácodos (*Pseudocandona*), copépodos *Cyclopoida* (*Eucyclops*, *Tropocyclops*) y *Harpacticoida* (*Parapseudoleptomesochra*), anfípodos (*Pontoniphargus*, *Niphargus*) e isópodos (*Asellus*). Este es el primer ejemplo conocido de un ecosistema subterráneo basado en la producción quimioautótrofa. Puede apreciarse que en él están presentes los principales grupos que contienen formas stygobias.

En la mayoría de las cuevas de Guipúzcoa existen depósitos de arcilla con poblaciones bacteriales quimioautótrofas y heterótrofas. Su importancia relativa como fuente de energía puede ser muy variable. Casos como el anterior, en el que esta fuente representa el 100% de la producción primaria, deben ser muy excepcionales, pero también lo debe ser su ausencia total. En las situaciones más normales las fuentes endógenas deben representar un porcentaje bajo de la producción total, probablemente en torno a un 2%, aunque éste es un tema obviamente muy poco estudiado y muy poco conocido en términos cuantitativos.

Sea como fuere es oportuno tener siempre presente que existen fuentes endógenas cuyo papel en el funcionamiento trófico es importante. Las poblaciones de bacterias y protozoos de la arcilla, junto con otros materiales orgánicos, constituyen un aporte de proteínas, vitaminas y oligoelementos, cualitativamente importantes en la dieta de los invertebrados. De hecho la mayoría de los troglófilos y troglobios, terrestres o acuáticos, incluyen la arcilla y sus productos en su alimentación. Incluso las formas habitualmente consideradas carnívoras, consumen arcilla en alguna fase de su vida.

Abundancia y escasez de alimento.

En términos relativos, la abundancia de alimento en cuevas de latitudes templadas, como en el karst de Guipúzcoa, es muy limitada. Estos ambientes son oligotróficos.

Tanto la densidad de bacterias, como el contenido orgánico de arcillas y aguas subterráneas, son, en términos compa-

rativos, mucho menores que en ambientes epígeos o edáficos próximos. La densidad y biomasa de los organismos que constituyen la macrofauna cavernícola es también mucho menor que la de ambientes epígeos relacionados.

Los recursos nutritivos están distribuidos muy desigualmente en el endokarst, tanto espacial como temporalmente. Espacialmente pueden existir concentraciones altas de materia orgánica en determinados puntos del karst. De hecho los cavernícolas se concentran en lugares donde el alimento es abundante. Las formas troglobias de anfípodos, isópodos, diplópodos y coleópteros *Bathysciinae* pueden ser capturadas en grandes números donde el alimento es abundante. Y las cuevas con mayor riqueza faunística generalmente se caracterizan por recibir importantes aportes. Pero aún en estos casos, en comparación con ambientes epígeos, los recursos tróficos son muy bajos. En cavernas grandes existen considerables extensiones casi enteramente desprovistas de seres vivos. Lo mismo puede decirse de la mayor parte de la red de fisuras y microcavernas del endokarst. Estas afirmaciones pueden ser respaldadas por lo observado en numerosos ensayos de recolección de fauna mediante el empleo de cebos.

Temporalmente los recursos también son muy variables. Una adaptación mayor de los cavernícolas es su capacidad para soportar los períodos de escasez de alimento. En los momentos en que el alimento está presente no son necesarias adaptaciones especiales para utilizarlo. Pero cuando éste escasea y existe el riesgo de la inanición, sólo los animales capaces de desenvolverse en la adversidad logran sobrevivir. El bajo metabolismo de los cavernícolas y su capacidad de soportar semialetargados largos períodos de ayuno, constituyen adaptaciones óptimas para desenvolverse en el medio subterráneo. Esta capacidad normalmente no está presente en las formas epígeas de grupos próximamente emparentados, aunque anatómicamente sean parecidos.

La abundancia y escasez de alimento en las cuevas a menudo está asociada al régimen hídrico, relacionado a su vez con el de las precipitaciones. Las aguas de infiltración, como agente de transporte, condicionan la distribución de recursos y fertilizan cíclicamente y según un patrón irregular las zonas profundas del karst.

Las variaciones en el suministro de alimento son sobrellevadas por los cavernícolas tanto gracias a su reducida tasa metabólica como por su habilidad para utilizar muy diversas fuentes alternativas de recursos. La capacidad polífaga es común a todos los troglobios y en condiciones adversas todos los troglobios se comportan como omnívoros.

Calidad del alimento y requerimientos dietarios.

La calidad del alimento es un factor selectivo de primer orden para impedir el acceso de numerosos organismos al medio hipógeo. En la parte 2 hemos indicado las especies y grupos presentes en el medio hipógeo guipuzcoano. Si revisáramos los grupos no-presentes nos encontraríamos que en la mayoría de los casos dichos grupos han fallado en colonizar el medio hipógeo por una razón muy sencilla: la ausencia de sus tipos de alimento habituales. Los animales fitófagos son excluidos y los animales con requerimientos dietarios especializados también lo son.

La mayor parte del alimento disponible en el medio subterráneo lo es bajo la forma de detritos o restos de muy diverso tipo. Entre los cavernícolas la separación entre detritívoros y consumidores primarios es difícil de establecer, incluso desde los primeros niveles de consumidores microscópicos. A la vez, los cavernícolas utilizan el limo y la arcilla de las cuevas, y casi todos ellos son parcialmente limívoros o geófagos

en algún momento de su existencia, incluyendo las formas carnívoras. Los troglobios adultos son especies polípagas que utilizan los muy diferentes tipos de alimento presentes en las cuevas. Es muy difícil clasificar estrictamente a un cavernícola como saprófago, xilófago, coprófago o necrófago, por ejemplo; por ello el término detritívoro es ampliamente utilizado, bien sea que se trate de formas de hábitos micrófagos o macrófagos. Los carnívoros, que se alimentan de ejemplares vivos, son también en parte necrófagos y limívoros. La red trófica en el ecosistema hipógeo tiene múltiples niveles de detritívoros y consumidores, con innumerables conexiones cruzadas entre unos y otros niveles.

Por ello, cuando se habla de la especialización de los cavernícolas, es de destacar -en contraposición- que éstos no poseen requerimientos dietarios especializados y que, desde un punto de vista trófico, son generalistas y no especialistas. Su especialización en todo caso consiste, muy precisamente, en su polifagia y capacidad omnívora, la cual no es fácil de encontrar entre los invertebrados epígeos.

La ventaja de este comportamiento de los cavernícolas reside en que pueden utilizar recursos muy diversos, a menudo de escasa calidad, en un ambiente oligotrófico sujeto a múltiples variaciones, y donde la escasez o la ausencia temporal de un tipo de alimento u otro es una constante. Esta habilidad generalista, combinada con un bajo metabolismo, hacen de los cavernícolas seres especializados para la vida en un medio adverso y marcadamente oligotrófico.

Simultáneamente, considerando el conjunto de los factores tróficos, no debe olvidarse que la ecuación de la vida incluye el comer y el evitar ser comido. La segunda parte de la ecuación es también importante. Los cavernícolas encuentran en las cuevas una excelente protección contra sus enemigos potenciales, tanto parásitos como predadores, los cuales son excluidos del ambiente subterráneo. En la Parte 1 ha sido incluido un comentario más extenso sobre este aspecto, generalmente olvidado.

ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LAS COMUNIDADES.

En relación con los medios transicionales que lo rodean, el medio cavernícola ocupa una posición representada esquemáticamente en la Figura 58.

En dicho esquema son indicadas las fuentes exógenas, pero cabe recordar que existe una componente endógena, interna al sistema, representada por la producción quimioautótrofa bacteriana. Los troglobios y stygobios presentan varios niveles de formas detritívoras y carnívoras. Las salidas del sistema están representadas por la deriva de organismos arrastrados por las aguas que circulan a través del acuífero kárstico. TURQUIN (1981) ha mostrado que la cantidad de organismos de la macrofauna presentes en muestreos de las aguas surgentes no varía significativamente en función del caudal. Obviamente las crecidas subterráneas deben arrastrar muchos organismos, tanto terrestres como acuáticos, pero ello no tiene una expresión cuantitativa en el filtrado de las aguas surgentes, ya que la mayoría de los animales muere más o menos rápidamente y los cadáveres son destruidos por abrasión contra las paredes y partículas minerales transportadas por la corriente. Después de una cierta distancia sólo quedan detritos difícilmente identificables: restos de élitros o partes quitinosas, o un mucílago correspondiente a restos vegetales y animales degradados. Probablemente los escasos restos más o menos enteros e identificables corresponden a individuos arrastrados desde zonas próximas a las surgencias. La microfauna, por el contrario, incluye numerosos organis-

mos planktónicos e hydropétricos, pero su salida está ampliamente compensada por las entradas al sistema. La microfauna stygobia mantiene un equilibrio estacionario de sus poblaciones, compensando las salidas con su tasa de reproducción.

En el interior del ecosistema hipógeo la estructura corresponde a la articulación de diferentes synusia, tal como es indicado en el esquema de la Figura 59.

Las relaciones entre los diferentes synusia han sido comentadas en un apartado anterior. Los límites entre unos y otros son imprecisos. Sobre los materiales-fuente de origen exógeno y endógeno se instalan varios niveles de detritívoros y consumidores, tanto en el medio acuático como en el terrestre. La complejidad de la red trófica es grande ya que existen múltiples interacciones entre la micro y la macrofauna. A grandes rasgos puede decirse que hay dos ciclos superpuestos: uno con origen en las fuentes endógenas, cualitativamente importante, y otro, cuantitativamente más importante, originado en las fuentes exógenas.

Las poblaciones de bacterias ocupan la base de la pirámide trófica. Incluyen tanto formas quimioautótrofas, capaces de sintetizar materia orgánica a partir de compuestos inorgánicos, como heterótrofos, los cuales utilizan materiales de origen exógeno. Las poblaciones bacteriales enriquecen los depósitos de limo y arcilla con materiales orgánicos y vitaminas. La microfauna de protozoos se alimenta de bacterias. Los limívoros se alimentan de la arcilla que contiene bacterias, protozoos y los compuestos formados por estos organismos. Muchos oligoquetos, nemátodos y algunos gasterópodos son casi exclusivamente limívoros. Mientras que muchos otros cavernícolas son parcialmente limívoros; pero, para el resto de su desarrollo necesitan materiales de origen exógeno, incluyendo restos vegetales y troglógenos. En la fauna acuática existen niveles superpuestos similares, a partir de materia orgánica disuelta y particulada, y organismos del micro y nanoplankton. En la cumbre, o cumbres, de la pirámide trófica se encuentran depredadores y superpredadores troglobios y stygobios. Existe además una deriva continua de materiales desde la biocenosis terrestre hacia la acuática.

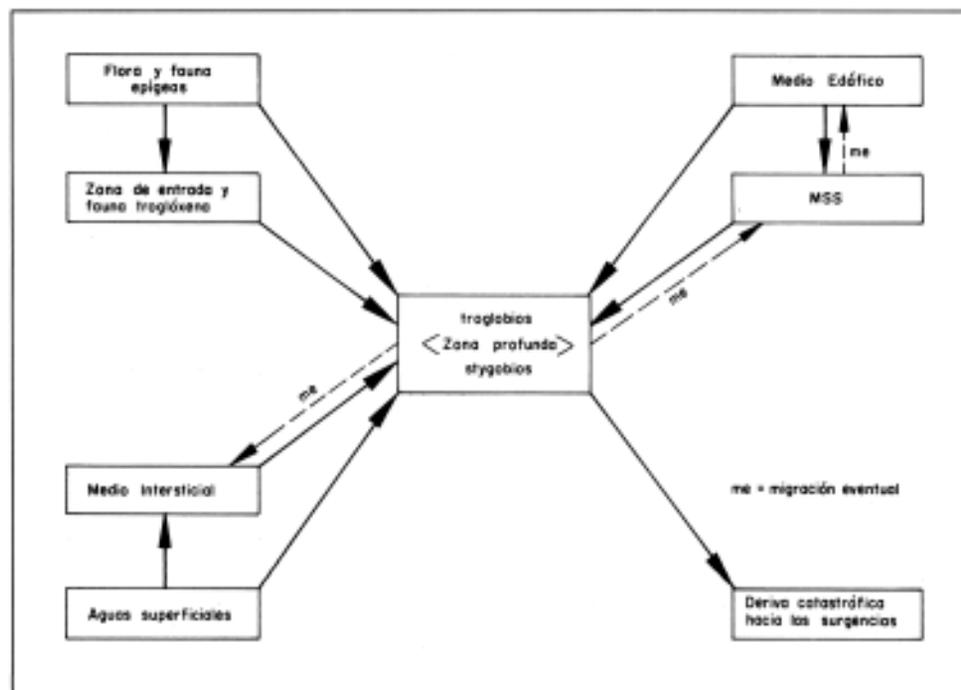
Así, en el ecosistema hipógeo, el alimento de los cavernícolas es asegurado cuantitativamente (y en parte cualitativamente) por un flujo de materia y energía proveniente de los ecosistemas limitrofes. A ello se agrega un ciclo endógeno, cualitativamente importante, basado en las bacterias autótrofas y por tanto ampliamente independiente de los factores externos.

Las aguas de infiltración constituyen el principal agente de transporte o transferencia, seguido por el desplazamiento de los animales, y la acción de la gravedad y el aire. El drenaje subterráneo, que comanda el proceso de karstificación, es también en gran parte el responsable de la distribución de los recursos y organismos en los vacíos aéreos y en el medio acuático del karst. El dinamismo de las poblaciones hipógeas está indirectamente asociado al dinamismo de las circulaciones de agua.

Desde el punto de vista de la composición en especies, en el karst guipuzcoano han sido identificados hasta el presente 348 taxones, que comprenden básicamente macrofauna. Su distribución por categorías es como sigue: (1) Dominio terrestre, 276 taxones: 137 troglógenos, 60 troglófilos y 79 troglobios. (2) Dominio acuático, 72 taxones: 27 troglógenos acuáticos, 23 stygófilos y 22 stygobios. (3) En conjunto, 348 taxones: 164 troglógenos (47%), 83 troglófilos (24%), y 101 troglobios (29%). La suma de las formas troglófilas y troglobias representa más de la mitad del total (53%).

Los troglobios terrestres se presentan en los siguientes grupos: gasterópodos, pseudoescorpiones, opiliones, arácnidos, isópodos, diplópodos, quilópodos, colémbolos, dipluros y coleópteros. Los stygobios comprenden: turbelarios, oligoquetos, ácaros, copépodos *Cyclopoida* y *Harpacticoida*, isópodos, anfípodos y colémbolos *Arrhopalites*.

Obviamente algunos grupos están insuficientemente estudiados y la información que presentamos es provisional. El estudio de la microfauna seguramente elevará considerablemente el número de especies hasta ahora conocido. Las cifras anteriores pueden dar una idea de la elevada diversidad del karst guipuzcoano y de la complejidad de su ecosistema hipógeo.



EVOLUCION GEOLOGICA DE GUIPUZCOA.

El territorio de Guipúzcoa se localiza en la parte norte del País Vasco. Toda la extensa región norte del País Vasco es parte de la estructura pirenaica y los sedimentos post-Jurásicos que contiene fueron depositados sobre la placa Europea. La configuración de la región era muy distinta en el pasado y su posición espacial relativa también era diferente.

La evolución geológica de la región durante el Mesozoico y el Cenozoico está relacionada con la evolución de Iberia y de las masas continentales adyacentes. Dicha evolución estuvo controlada por los siguientes acontecimientos: la formación de un rift continental entre el Trías

Figura 58. Flujo de materia y energía hacia el ecosistema hipógeo.

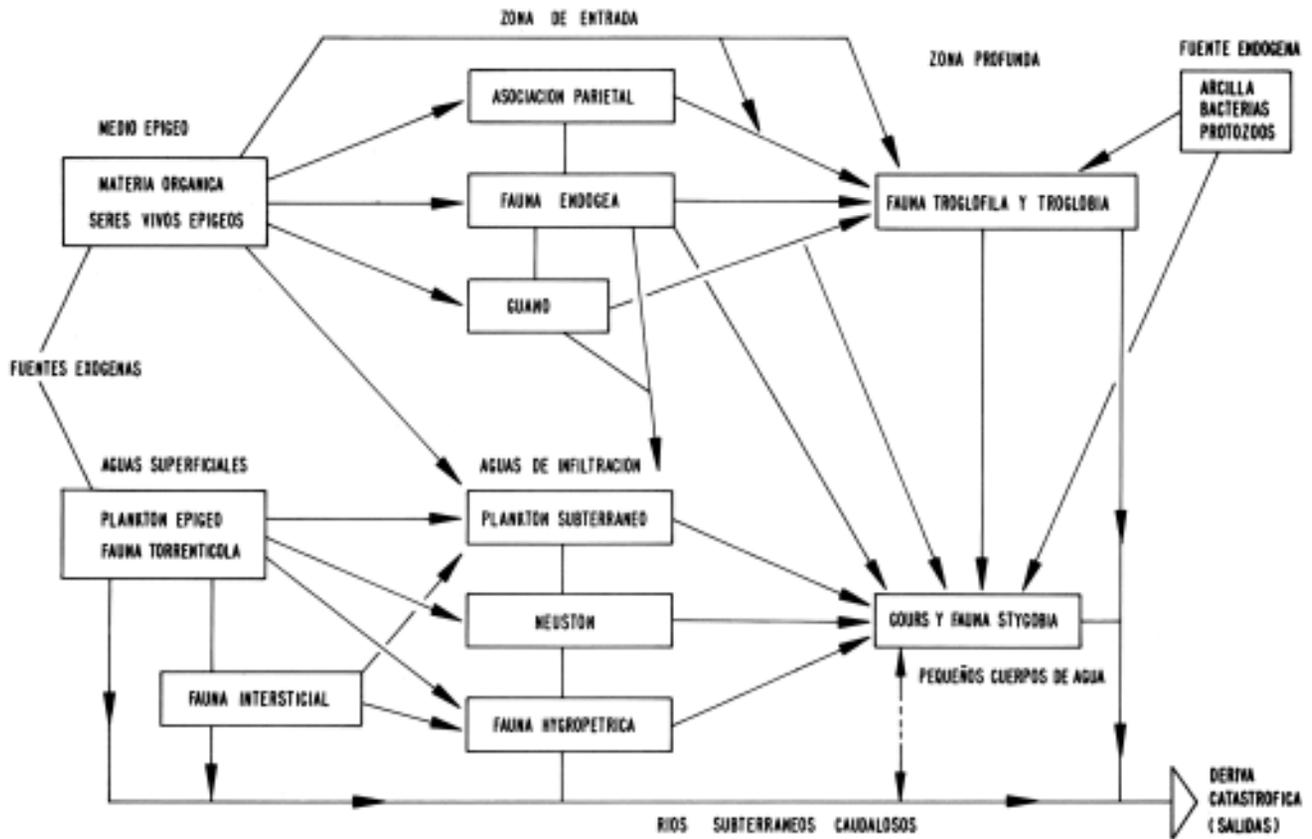


Figura 59. Flujo de materia y energía en el ecosistema hipógeo.

y el Jurásico temprano, la separación de Norteamérica y África en el Jurásico medio, rift Jurásico terminal a Cretácico, apertura del Golfo de Vizcaya y del surco de Rockall a partir del Aptiense medio, colisión posterior de Iberia, África y Europa entre el Cretácico terminal y el Mioceno, separación de Groenlandia y Norteamérica en el Maestrichtiense, separación de Groenlandia y la plataforma de Rockall en el Eoceno temprano y, por último, la apertura de las cuencas Balear y Tirreniense entre el Oligoceno y el Cuaternario. Durante esta evolución, ligada a la formación del Océano Atlántico, Iberia (Figura 60) formó parte de la placa Europea desde el Jurásico al Cretácico temprano. Con la apertura del Golfo de Vizcaya Iberia pasa a constituir una placa semiindependiente y la región vasca tiene un carácter de zona transformante entre el Cretácico temprano y el Eoceno. Durante el Oligoceno el límite de placas se traslada a su posición actual entre África y Europa, e Iberia vuelve a soldarse a la placa Europea.

Las posiciones relativas y los movimientos de los bloques continentales durante el Paleozoico indican que mientras el gran continente sur de Gondwana constituyó una única entidad, otros 7 bloques estaban ampliamente separados unos de otros (Figura 61). Su lenta y regular aproximación culmina con la formación de Laurasia, y la unión de ésta con Gondwana a finales del Paleozoico genera el gran supercontinente llamado Pangea (Figura 62) (SCOTSESE et al., 1979). Durante los siguientes 60 millones de años (Trías a Jurásico temprano, 240 a 180 millones de años AP) toda la corteza continental de la Tierra estuvo unida en este único supercontinente, rodeado por un único océano. La Pangea contenía muchas cadenas montañosas de distintas edades y considerables áreas fueron inundadas en distintas ocasiones por mares epicontinentales. En el Trías el mar epicontinental de Tethys penetraba en forma de cuña desde el Este, pero el resto de los mares

epicontinentales cubrían sólo pequeñas áreas estrechas en los márgenes (HOWARTH, 1981).

La rotura de la Pangea se inicia en el Jurásico (hace 180 millones de años) y dará origen, progresivamente, a la docena de placas que observamos hoy en la superficie del globo (Figura 63). Las placas actuales contienen a la vez corteza oceánica y continental; sólo 3 placas son enteramente oceánicas (la placa Pacífica, Nazca y Cocos). La primera corteza oceánica en ser formada se localiza en la región sur del Atlántico Norte. Los estudios de las últimas décadas a partir de las anomalías magnéticas de los fondos oceánicos han permitido reconstruir las fases de esta evolución. Mencionaremos brevemente las fases seguidas en la apertura del Atlántico.

Esta se inicia con la formación de un rift continental entre el Trías y el Jurásico temprano. En la zona comprendida entre el SE de USA, zona del Caribe y NW de África, comienza a formarse corteza oceánica. El eje de expansión oceánica corresponde con lo que luego será la dorsal atlántica. Durante el Jurásico medio el eje de expansión se extiende hacia el N y crea la zona de fracturas transcurrentes de la región Newfoundland - Gibraltar, a medida que Norteamérica y África se separan. Durante el Kimmeridgiense (Jurásico tardío) el eje ha penetrado suficientemente hacia el N para separar las plataformas continentales de Newfoundland e Iberia. La península ibérica comienza a rotar en sentido antihorario a partir del margen francés del Golfo de Vizcaya, en correspondencia con el movimiento relativo hacia el E del norte de África.

Durante el Cretácico temprano comienza la separación de Sudamérica con respecto a África, creándose un nuevo eje de expansión en el Atlántico Sur, que se extiende hacia el N hasta la región de Brasil y Angola. La rotura de la Pangea ha

alcanzado la configuración mostrada en la Figura 64 cuando se produce la anomalía magnética M7 (Hauteriviense, hace 120 millones de años). Durante el Cretácico temprano el Atlántico Norte continúa ensanchándose y su eje de expansión penetra hacia el N hasta el Golfo de Vizcaya y las Islas Británicas. En el Atlántico Sur la expansión progresa hasta la región de Nigeria. Durante el Cretácico tardío las zonas de expansión nor y sur atlánticas se unen. El eje noratlántico penetra entre las Islas Británicas y el banco de Rockall separándolos y creando una triple divisoria que progresivamente aislará Groenlandia de Canadá (desarrollando el Mar de Labrador) y Groenlandia de Europa (posteriormente). En el eje suratlántico la expansión es más rápida, aunque el extremo de Sudamérica y la Antártida todavía están conectados. La configuración de los continentes al producirse la anomalía magnética 24 (aproximadamente en el límite Cretácico - Terciario) es mostrada en la Figura 65.

Durante el Terciario temprano progresa la separación entre Canadá y Groenlandia, y el eje de expansión penetra hacia el N en el Mar de Labrador, pero la expansión cesa durante el Eoceno. Algo antes (durante la anomalía 24) el principal eje de expansión en el Atlántico Norte pasa a situarse al E y comienza a separar desde el sur Groenlandia de Europa. Este nuevo eje penetra hacia el N y crea corteza oceánica entre el Mar de Noruega y Groenlandia, conectándolo con el Artico. La expansión de este eje forma un "punto caliente" en Islandia, el cual ha seguido produciendo nueva corteza hasta el presente.

El Atlántico Sur, de modo parecido al Atlántico Norte, ha seguido ampliándose, pero la formación de corteza oceánica en el sur ha sido mayor y esto causa que Sudamérica rote en sentido horario en relación a Norteamérica, produciéndose las estructuras compresivas del margen sur del Caribe, la fosa de Puerto Rico y el arco volcánico de las Pequeñas Antillas. En el lado opuesto de la dorsal atlántica África se desplaza hacia Europa y produce la colisión de la placa semiindependiente de Iberia con Europa y su soldadura, creándose la cadena de los Pirineos al proseguir los esfuerzos compresivos (Figura 66).

Conviene retener que en la evolución Mesozoica existe una diacronía entre el proceso de apertura del Atlántico central y la del Atlántico Norte, siendo esta última más tardía. Este hecho implica toda una serie de movimientos relativos entre África, Iberia y Europa. Por un lado, la configuración de la región vasca durante el Jurásico era muy distinta a la actual. Cuando se inicia la expansión oceánica en el Golfo de Vizcaya (durante el Aptiense) el margen occidental de Francia estaba muy próximo al margen noribérico, a la vez que Iberia se encontraba más al W (con respecto a Francia y Europa) que su posición actual. El rift pirenaico es a la vez una zona transformante y el Golfo de Vizcaya pasa a constituir un límite primario entre la placa Ibérica y la Europea, mientras que el margen sur de Iberia se transforma en un

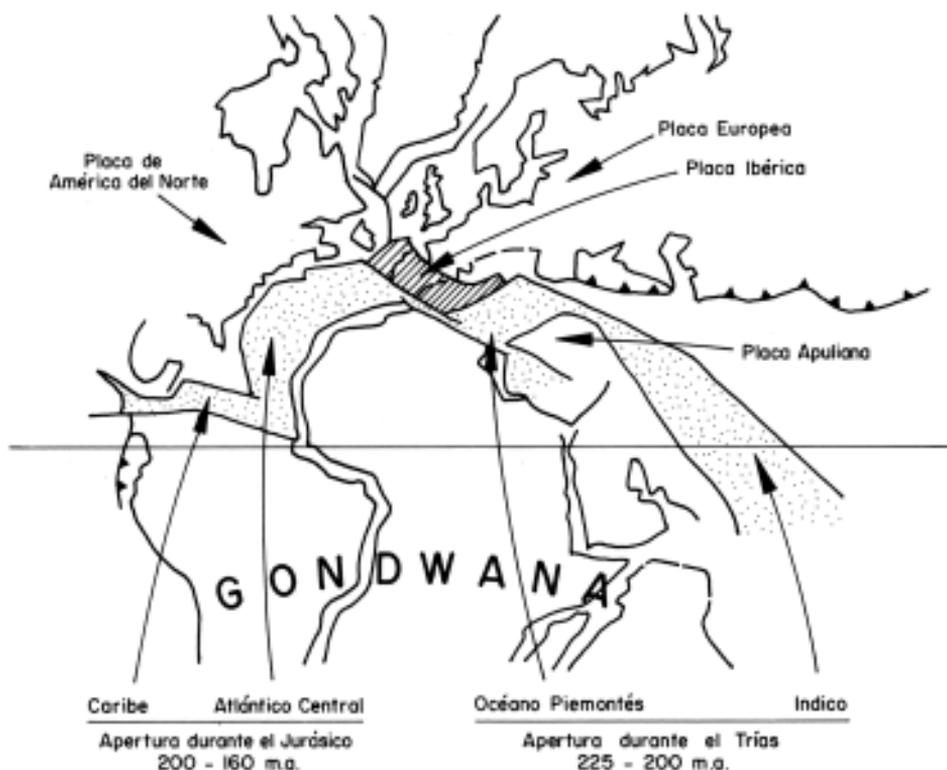


Figura 60. Posición de la placa semi-independiente de Iberia con respecto a Europa y África (Adaptado de: RAT et al., 1983).

límite secundario. Desde el fin del Jurásico hasta el Eoceno Iberia se une, y luego separa, de África. Esta actuación de Iberia como placa semiindependiente culmina al soldarse de nuevo a Europa entre el Eoceno y el Oligoceno, pero la unión se produce en una nueva posición, con el Golfo de Vizcaya ya formado, y en consecuencia con una configuración de Iberia con respecto a Europa casi perpendicular a la existente con anterioridad. Por otro lado, los movimientos laterales también han sido de considerable importancia y obviamente han seguido a la expansión del suelo oceánico en la dorsal atlántica. Estos movimientos ponen de manifiesto la existencia de dos accidentes mayores, fallas (o zonas) transformantes, uno localizado al N de África (que limitaría África e Iberia) y otro hacia la posición actual de los Pirineos (que separaría Iberia de Europa).

Desde el Lías al Aptiense varió notablemente la posición relativa de África e Iberia (Figura 67A), ya que mientras la primera se desplazó hacia el E unos 1.300 Km (considerando fija a Europa), Iberia apenas lo hace en el mismo sentido unos 150 Km. Desde el Aptiense al Coniaciense las placas de Iberia y África se desplazaron conjuntamente hacia el E, con respecto a Europa, pero manteniendo una posición relativa análoga, por tanto sin movimiento en el accidente norteafricano, mientras actuó exclusivamente el accidente noribérico (zona transformante pirenaica). Entre el Coniaciense y el Tortonense (Figura 67B) se va produciendo un giro, en sentido antihorario, de Iberia con relación a Europa, acompañado de una traslación de Iberia hacia el NW primero y hacia el N a continuación. Esto produce la formación de la cadena pirenaica con la consiguiente soldadura de la placa Ibérica a la Europea. La placa Africana experimenta igualmente un desplazamiento girado (más amplio en las zonas orientales) que la trasladan hacia el N hasta alcanzar una posición similar a la actual.

Como detalle adicional conviene destacar que, en relación a la posición del ecuador terrestre, la región vasca ha deriva-



Figura 61. Posición de los continentes actuales en el Devónico temprano, 400 millones de años AP. Proyección Mollweide. (Según: SCOTSE et al., 1979).



Figura 62. Paleogeografía del Trías (240-200 millones de años AP). 1 = Tierras emergidas. 2 = Mares epicontinentales. 3 = Mares oceánicos. La simple masa continental de Pangea consiste en Laurasia al norte y Gondwana al sur, y es dividida por el Mar de Tethys, que se introduce como una cuña desde el SE. La parte central del Tethys es corteza oceánica. Proyección Winkel, con centro en el meridiano 10°E. (De: HOWARTH, 1981; modificado).

do progresivamente hacia el norte hasta su latitud actual. En el Trías temprano (220 millones de años AP) la región vasca estaba próxima al ecuador (SMITH & BRIDEN, 1977).

Durante el Cretácico (135-65 millones de años AP) ocupó posiciones próximas al Trópico de Cáncer (RAT, 1988). Su deriva posterior conduce a la latitud actual de 43°N. Obvia-

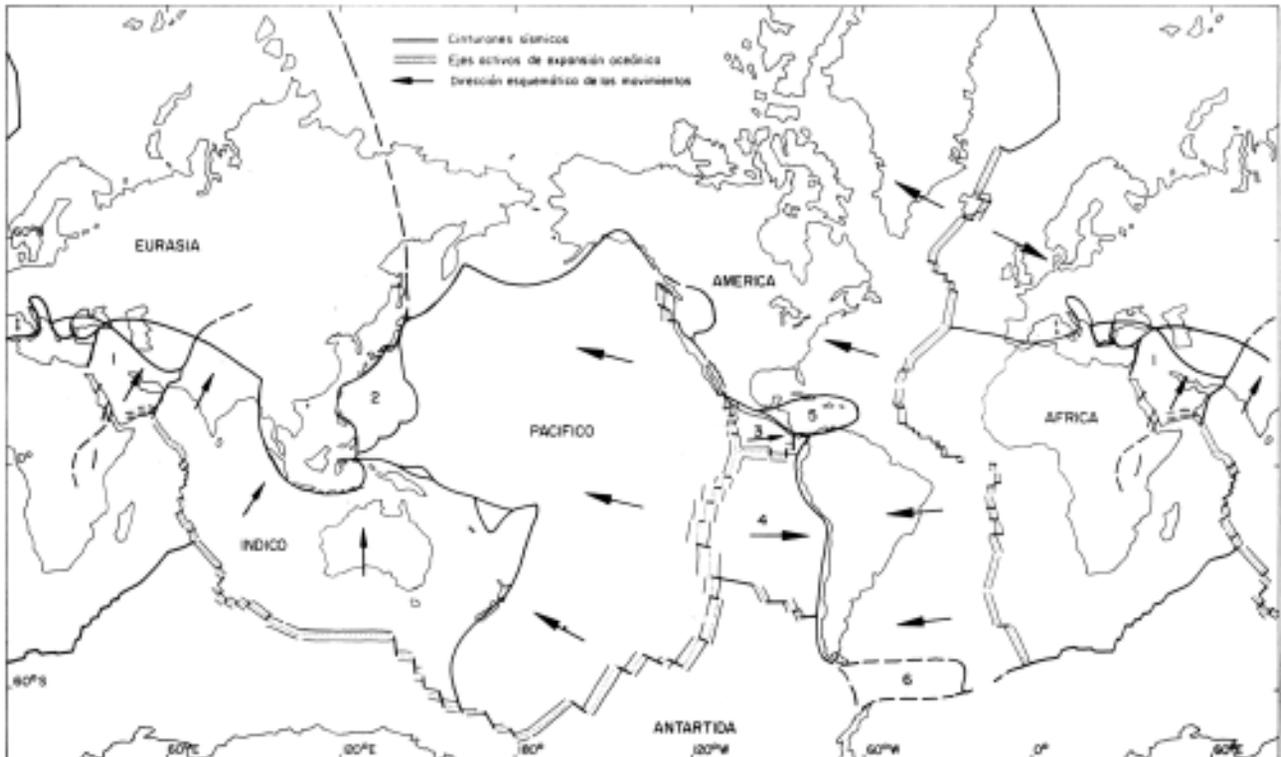


Figura 63. Cinturones sísmicos en torno a los principales bloques estables. Las seis mayores placas litosféricas son nombradas en el mapa; las placas menores han sido numeradas: 1 = Arabe. 2 = Filipinas. 3 = Cocos. 4 = Nazca. 5 = Caribe. 6 = Scotia.

mente, esta migración también tiene consecuencias climáticas.

La región vasca ocupa una posición particularmente compleja en la conexión entre la cadena de colisión de los Pirineos y la cadena de subducción del margen noribérico (Figura 68). Los estudios estructurales han aportado datos tanto de la plataforma submarina en el margen noribérico como de la parte emergida de los Pirineos. Pero, la extensión lateral de las estructuras detectadas está aún insuficientemente aclarada. Expondremos brevemente el estado de los conocimientos actuales, siguiendo principalmente a BOILLIOD & MALOD (1988) para el margen noribérico y a MEGIAS (1988) para la estructura pirenaica.

El margen noribérico fué un margen continental pasivo hasta el Cretácico terminal. Durante el intervalo Paleoceno-Eoceno se comportó como un margen activo como resultado de la convergencia de placas y la subducción hacia el sur de la placa Europea bajo la placa Ibérica. En el límite de placas se desarrolló una fosa marginal y un prisma de acreción tectónico, sufriendo el margen un acortamiento en relación con la subducción.

La formación de un rift en la corteza continental ocurrió en varias etapas, principalmente durante el intervalo Berriasiense-Aptiense. Posteriormente, el movimiento transcurrente senestro de Iberia con respecto a Europa conduce a la apertura del Golfo de Vizcaya por expansión del suelo oceánico. Durante el Cretácico terminal a Eoceno la placa Ibérica se mueve hacia el NW con respecto a Europa. Este movimiento, de cerca de 150 Km, produce la subducción de litosfera oceánica del Golfo de Vizcaya bajo la placa Ibérica, con la consiguiente deformación del primitivo margen pasivo, el cual se transforma en activo durante unos pocos millones de años. Los datos presentados por BOILLIOD & MALOD (1988) se basan en los sondeos del Leg 103 del Deep Sea Drilling Project (DSDP Initial Reports, 1979) y en los dragados e inmer-

siones de los sumergibles Cyana (GROUPE CYBERE, 1984) y Nautilus (BOILLIOD et al., 1986). Expondremos a continuación las fases de esta evolución:

(1) Rift continental Mesozoico.

En el norte de Asturias y del País Vasco la dirección del margen pasivo Cretácico es N120. Las estructuras del rift que siguen esta dirección han sido parcialmente preservadas en la región vasca. Grandes fallas como las de Vidio (NE de Galicia), Ventaniella (Asturias) y Urbena (en la cadena Cantábrica) también siguen esta dirección, y pueden ser fallas normales o fallas de desgarre del rift, reactivadas más tarde por la tectónica Cenozoica. Del mismo modo, las estructuras N70 reconocidas en estas regiones pueden ser interpretadas como fallas transversales o normales. El origen de esta geometría de fallas está bajo activa discusión. Según BOILLIOD (1986) las fracturas N120 son fallas normales resultantes de la extensión NE-SW durante el proceso de rifting (Figura 69). Por el contrario, OLIVET et al. (1984) consideran que el movimiento SE de Iberia con respecto a Europa comienza antes del Albiense; las fracturas N120 son interpretadas como fallas de desgarre conectando cuencas separadas de un rift segmentado (Figura 70). Es posible que la extensión NE-SW prevalezca en las primeras fases del rifting, mientras que la extensión NW-SE la preceda en el Golfo de Vizcaya. El presente margen noribérico probablemente experimentó varias fases de extensión crustal, durante el Trías, Jurásico tardío y Cretácico temprano. Desafortunadamente las primeras etapas están pobremente documentadas e incluso para el Cretácico temprano la cinemática del proceso extensional permanece como un tópico para futuras investigaciones.

(2) Margen pasivo Mesozoico.

La expansión del suelo oceánico en esta parte del Atlántico Norte tuvo su comienzo durante el Aptiense final o

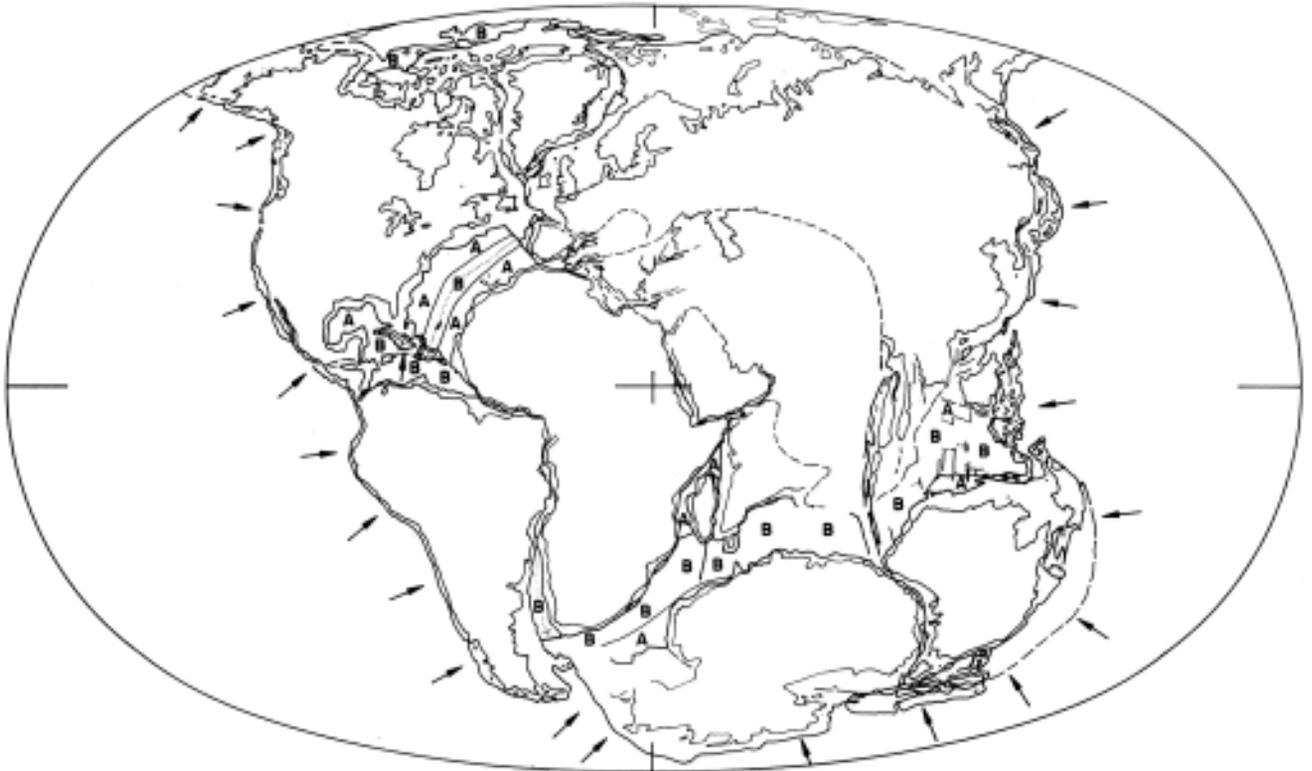


Figura 64. Configuración de los continentes durante la anomalía M7 (Hauteriviense, 120 millones de años AP). Proyección Winkel con centro en el meridiano 10°E. Las líneas finas representan la isóbata de 1.000 m (externa) y la línea de costa actual (interna); el punteado representa el eje de expansión oceánica, separado por fallas transformantes; las flechas indican la dirección de la subducción en el Caribe y el Pacífico. Las letras indican corteza oceánica en márgenes pasivos: A = esencialmente de edad Jurásico tardío (162-135 m.a.); B = Cretácico temprano hasta anomalía M7 (135-120 m.a.). Los ejes de expansión y subducción en el Pacífico han sido omitidos. (De: OWEN, 1976; modificado).

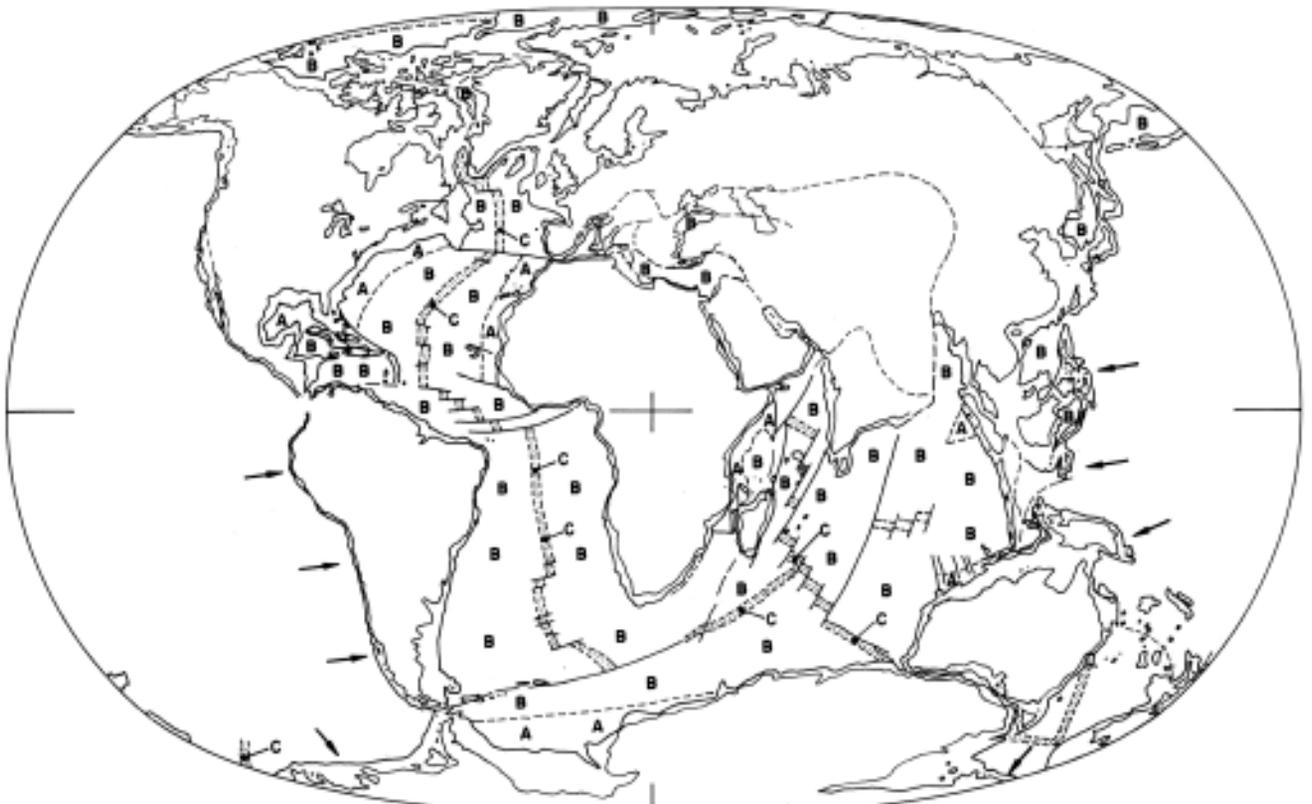


Figura 65. Configuración de los continentes durante la anomalía 24 (Paleoceno, 56 millones de años AP). Leyenda igual que Figura 64, excepto edad de la corteza oceánica en márgenes pasivos: A = Jurásico tardío (162-135 m.a.); B = Cretácico (135-65 m.a.); C = Cenozoico temprano hasta anomalía 24 (65-56 m.a.). (De: OWEN, 1976; modificado).

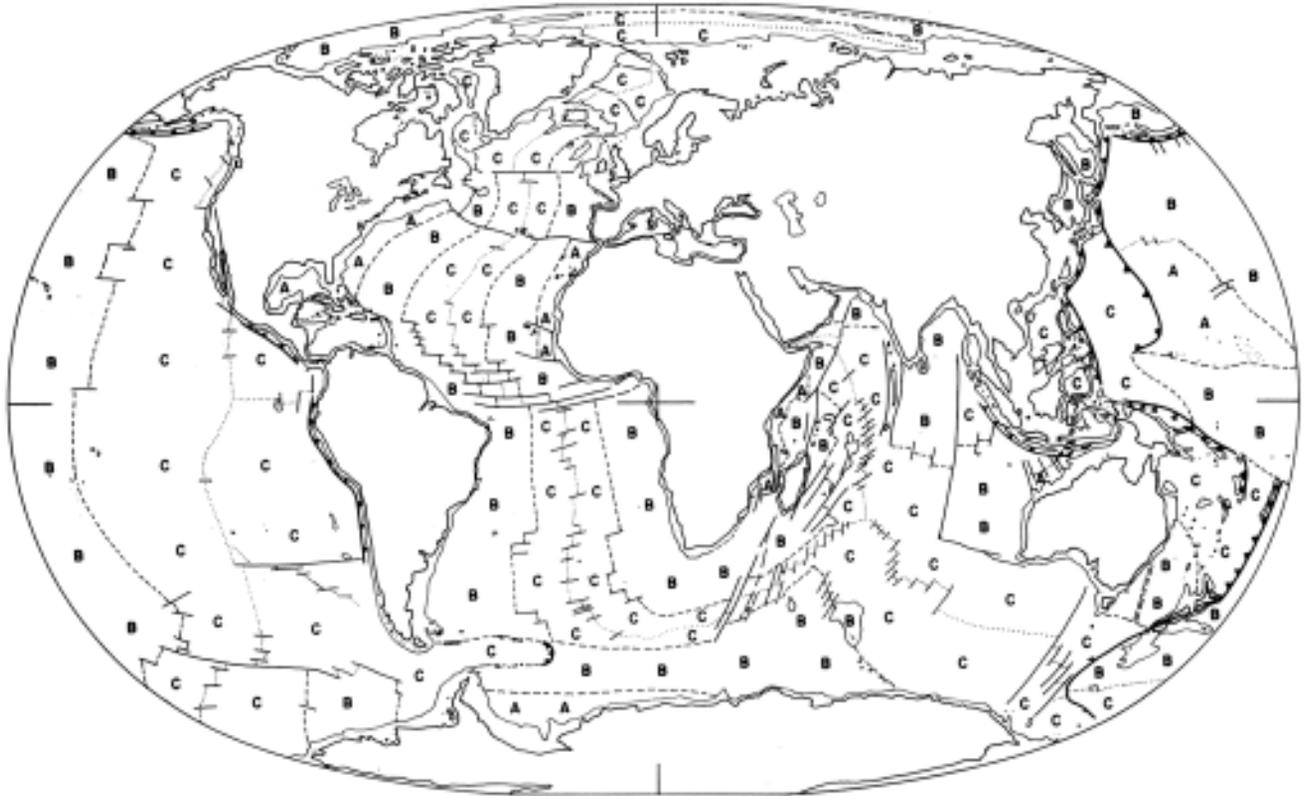


Figura 66. Configuración actual de la Tierra y distribución de las principales bandas de corteza oceánica. Proyección Winkler con centro el meridiano 10-E. Las líneas finas continuas representan la isóbata de 1.000 m (externa) y la línea de costa (interna, un poco más gruesa); la línea punteada indica los ejes de expansión oceánica, separados por fallas transformantes; la línea con triángulos representa las principales zonas de subducción. Las líneas a trazos separan distintas bandas de corteza oceánica, cuyas edades son: A = Jurásico tardío (162-135 m.a.); B = Cretácico (135-65 m.a.); C = Cenozoico, hasta el presente (65-0m.a.). (De: OWEN, 1976; modificado).

Albiense temprano. El margen de Galicia y Asturias evoluciona como un margen pasivo durante el resto del Cretácico, mientras que las regiones vasca y pirenaica fueron localmente deformadas por movimientos de desgarre a lo largo de la zona transformante norpirenaica (CHOUKROUNE & MATTAUER, 1978). Aquí, las cuencas E-W del Albiense-Cenomanense están superpuestas a la primitiva estructura del rift, y pueden ser interpretadas como cuencas separadas que experimentan una rápida subsidencia, alto flujo de calor y metamorfismo termal asociado. El entero margen puede ser interpretado como un margen pasivo, transformante o divergente, pero en todo caso orientado oblicuamente al margen Cenozoico E-W.

(3) Margen activo Cenozoico.

La convergencia de las placas Ibérica y Europea produce la subducción hacia el S de la litosfera oceánica del Golfo de Vizcaya, generando una variedad de estructuras en la fosa marginal y el margen noribérico (Figura 71).

La fosa marginal Paleoceno-Eoceno sigue el talud continental y ha sido caracterizada por datos gravimétricos y sísmicos. Un cinturón de anomalías negativas en el campo de gravedad (-100 a -150 miligals) sigue a lo largo del margen desde el Banco de Galicia hasta el País Vasco (Figura 72). Al W de Asturias y Galicia la fosa tiene 100 Km de ancho y 700 Km de largo, y es cortada por la falla transformante de Thetaha Gap. Hacia el E se abre en dos ramas que limitan por el norte y el sur el Plateau de las Landas. La rama sur sigue el cañón submarino del golfo de Cap Breton y está en correspondencia con el Cabalgamiento Frontal Norpirenaico.

Una cuenca sedimentaria está superpuesta al cinturón

de anomalías gravimétricas. La parte norte de la fosa posee sedimentos indeformados depositados antes (Cretácico tardío) o durante (Paleoceno-Eoceno) el proceso de subducción. La parte sur, a lo largo del talud noribérico, consiste en un cinturón continuo de sedimentos deformados pre-Oligocenos, actualmente interpretados como un prisma de acreción tectónica de un margen activo. El contacto tectónico entre el margen cabalgante y el prisma de acreción no puede ser reconocido por el registro sísmico, pero se asume que sigue el fondo del talud continental. Hacia el E esta zona cabalgante mayor se divide en dos ramas que se corresponden con aquellas definidas por las anomalías gravimétricas (Figura 71). El proceso de subducción puede haber continuado episódicamente después del Eoceno, durante el Oligoceno e incluso durante el Neógeno.

También han sido reconocidas o postuladas posibles fallas inversas y de desgarre sobre el margen noribérico y especialmente sobre el talud continental. Su edad es Paleoceno a Eoceno, aunque también ocurren movimientos tectónicos durante el Oligoceno. Sobre la plataforma continental es posible separar los efectos de estos diferentes eventos tectónicos, pero es difícil hacerlo sobre el talud, por la falta de depósitos Eocenos. Así, el margen de Asturias y Galicia es claramente un cinturón orogénico relacionado con la subducción. La deformación es acrecentada por la componente de desgarre del movimiento relativo NW-SE de las placas convergentes (Figura 73). Un engrosamiento significativo de la corteza fue producido a lo largo del proceso y el margen Cretácico se presenta en la actualidad considerablemente levantado. Este cinturón plegado es la continuación hacia el W de

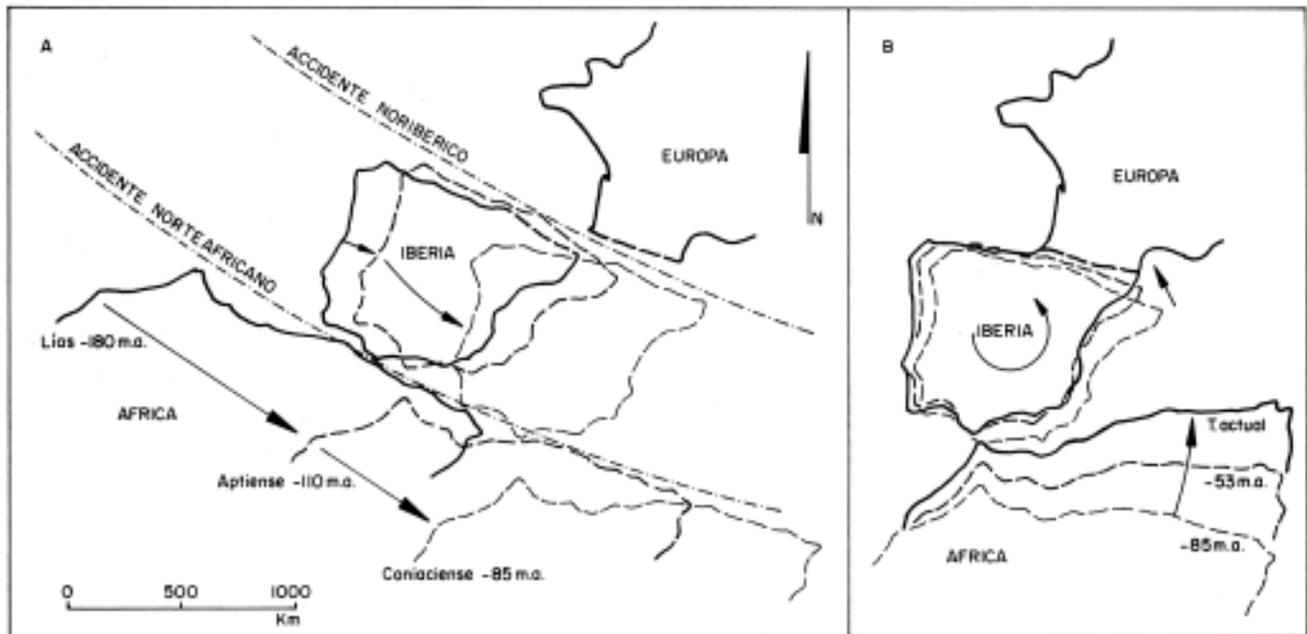


Figura 67. Movimientos relativos entre Europa, Iberia y Africa, durante la apertura del Atlántico (esquemático). (Según: OLIVET et al., 1984). A = Movimientos para el intervalo Lías a Cretácico tardío (a efectos de representación Europa se considera fija). B = Desde el Cretácico tardío hasta el Tortonense y la actualidad. Obsérvese cómo el desplazamiento desde el Lías al Aptiense es de 150 Km en Iberia y 1.300 Km en Africa, mientras que desde el Aptiense al Coniaciense ambas tienen magnitudes análogas.

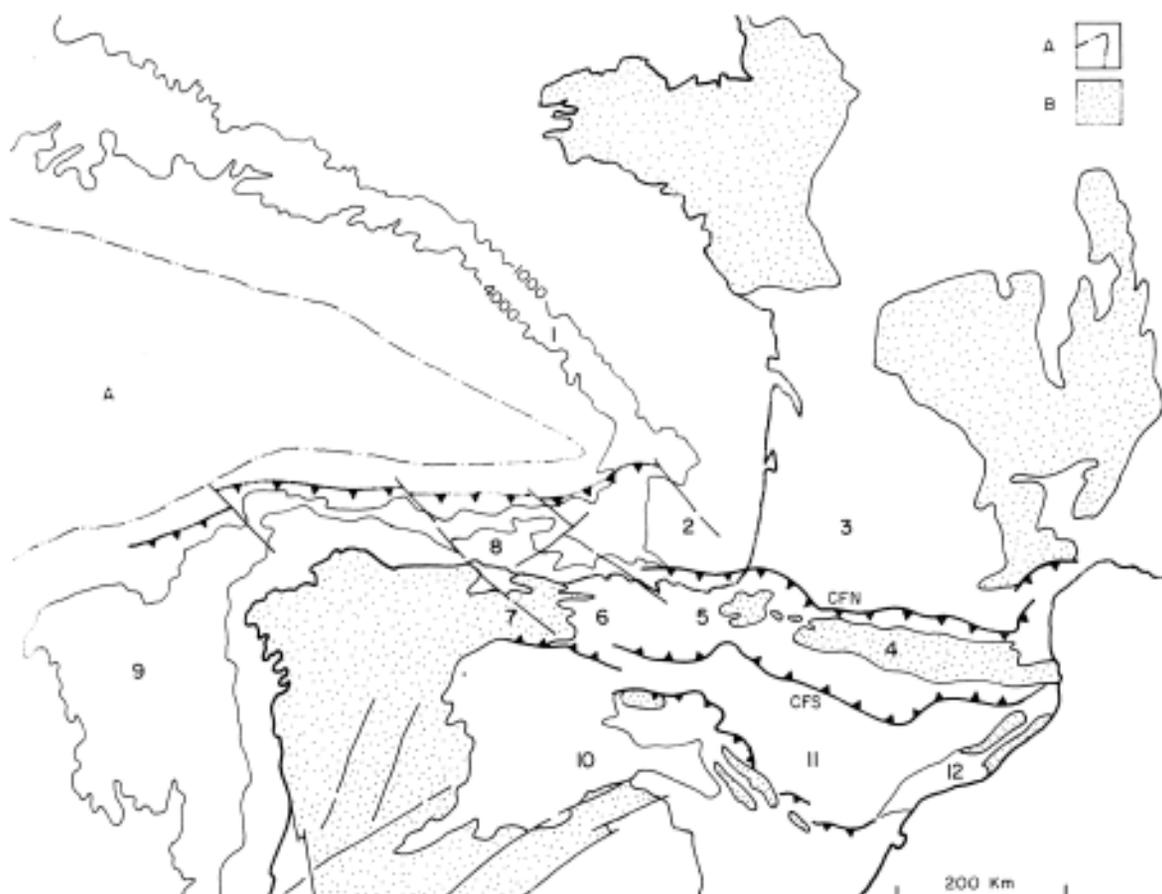


Figura 68. La región vasca y su contexto estructural (De: RAT et al., 1983; modificado). A = Cortera oceánica (esquemático). B = Principales afloramientos del Paleozoico. Placa Europea: 1 = Margen armónico; 2 = Plateau de las Landas; 3 = Cuenca de Aquitania. El sistema pirenaico y sus cabalgamientos frontales norte (CFN) y sur (CFS): 4 = Pirineos centrales; 5 = Arco Plegado Vasco. Placa Ibérica: 6 = Envoltura asturiana; 7 = Macizo asturiano; 8 = Margen noribérico; 9 = Banco de Galicia; 10 = Meseta ibérica; 11 = Cuenca del Ebro; 12 = Cadena costera catalana.

la cadena de los Pirineos. El segmento de Galicia y Asturias del margen noribérico no fué afectado por la colisión, debido a que la convergencia se detiene antes de producir una completa subducción de la litosfera oceánica del Golfo de Vizcaya. No obstante, el País Vasco y los Pirineos son una cadena de colisión y los dos márgenes de las cuencas del flysch Cretácico están envueltas en su tectónica. Sin embargo, existe una clara continuidad entre la cadena de subducción al W y la cadena de colisión al E. La Figura 74 es un claro diagrama de las estructuras Cenozoicas costa afuera, sobre el margen noribérico, incluyendo el País Vasco. Se considera que estas estructuras son un producto de la reactivación de la primitiva estructura del rift, excepto aquellas localizadas en la zona distal del margen, las cuales están relacionadas con la fosa marginal y probablemente han sido creadas por subducción y/o colisión Cenozoicas.

En la región vasca hubo dos cuencas sedimentarias sucesivas, de paleogeografía y control tectónico diferentes. Durante el Triás y el Jurásico se desarrolló una cuenca intracratónica (cuenca epicontinental) sobre un basamento estable, de modo similar a las demás cuencas europeas, como las de París y Aquitania. Posteriormente cambió la organización estructural y se constituyó la cuenca vasco-cantábrica Cretácico-Eocena, caracterizada por dos aspectos diferentes. Primero, fué un margen pasivo, de tipo divergente, muy claro al E de Bilbao, con fracturación acompañando al proceso de rifting (fosas Wealdenses), distensión continental con fallas lístricas y rotación de bloques (plataformas y cuencas del Complejo Urgoniano), y una rápida y variable subsidencia del margen (turbiditas y surcos de flysch) (Figuras 75 y 76). Segundo, la cuenca tiene un carácter de zona transformante, cuya geometría

no es aún del todo clara. La traslación relativa senestra y el acercamiento de las placas de Iberia y Europa rigieron su evolución y cierre al final del Eoceno. Las formaciones distales del sistema sedimentario (flysch, margas y calizas hemipelágicas) fueron plegadas enérgicamente, generando los cabalgamientos y pliegues del Arco Plegado Vasco (RAT et al., 1983). La organización sedimentaria implica la existencia de bloques intermedios (Alto de Vizcaya, Macizos Vascos) y de cuencas elementales o surcos. Probablemente se trataba de una amplia zona de fallas de desgarre. La deformación de la cobertera sedimentaria hace que las estructuras observables en la actualidad no siempre estén en correspondencia con las estructuras Cretácicas y, desde luego, es necesaria más investigación para tratar de entender en detalle su complejo conjunto.

En el norte de Vizcaya, entre Bilbao y Gernika, han sido estudiadas secuencias sedimentarias del intervalo Albiense - Cenomanense (ROBLES et al., 1988), coincidentes en líneas generales con las obtenidas por PUIGDEFABREGAS & SOUQUET (1986) para el ámbito norpirenaico. Ello permite extender hasta la región vasco-cantábrica el modelo de fosas de desgarre típico de la región norpirenaica.

La Figura 77 pone de relieve la semejanza de orientación y carácter entre los sistemas de fallas activas en la cuenca de Aquitania, del Cretácico temprano, y las de la cuenca vasca en Vizcaya, del Albiense a Cenomanense, lo que refuerza la hipótesis de la afinidad europea del norte de Vizcaya y, por consiguiente, de toda la zona situada al E de Bilbao, incluyendo a Guipúzcoa. El funcionamiento de las fallas N35E influyó notablemente sobre la sedimentación durante el Albiense tardío, provocando subsidencia diferencial con erosión de los bloques elevados e intensa sedimentación en los

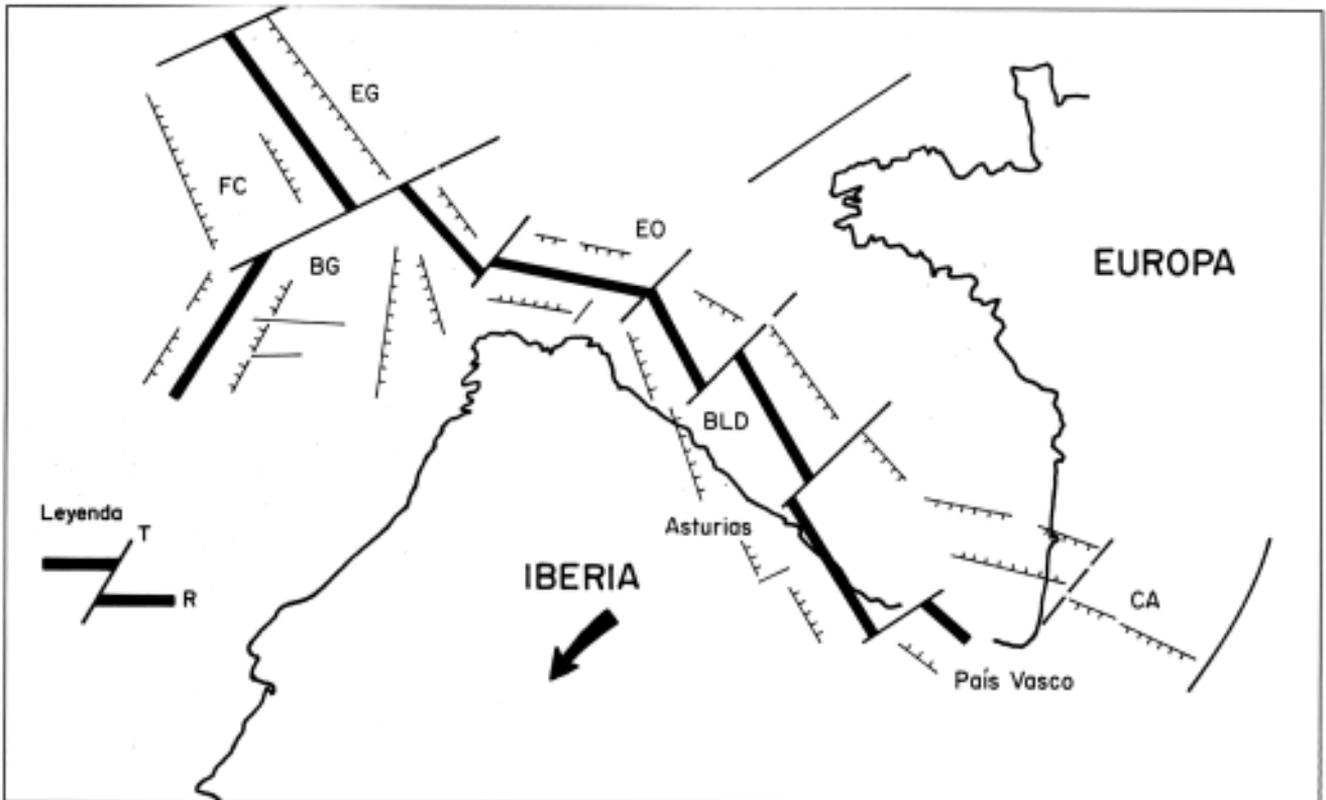


Figura 69. Esquema del rift continental al norte y oeste de la Placa Ibérica. Al menos durante la primera etapa de rifting Iberia se movió hacia el SW con respecto a Europa y la litosfera se expandió hacia el NE. La flecha indica el movimiento de Iberia con respecto a Europa. CA = Cuenca de Aquitania. BLD = Banco Le Danois. FC = Flemish Cape. BG = Banco de Galicia. EG = Espolón de Goban. EO = Espolón de Ortegaleña. R = Eje del rift continental. T = Falla transformante. (De: BOILLOT & MALOD, 1988; modificado).

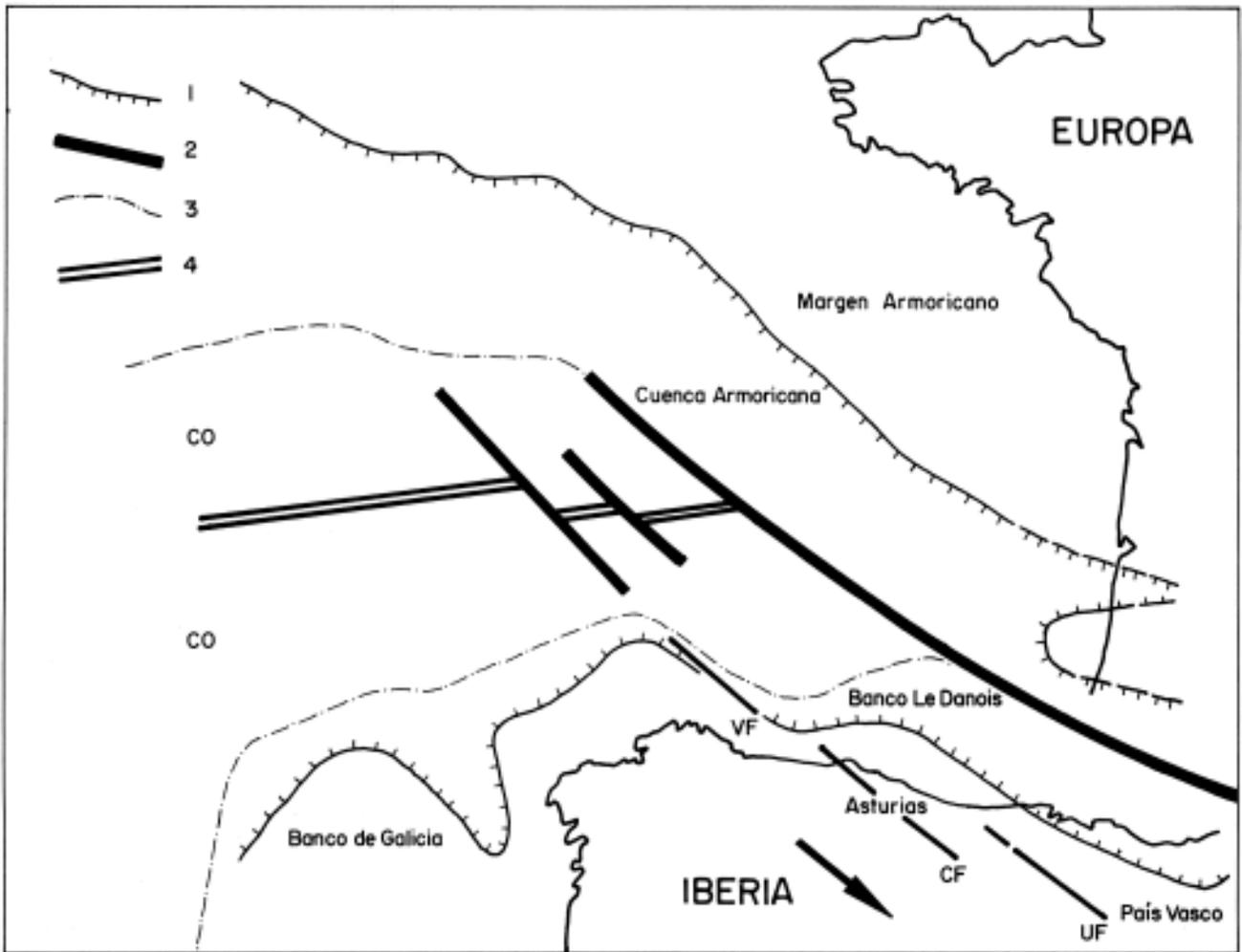


Figura 70. Estructura del Golfo de Vizcaya durante el Senoniense (75 millones de años AP), después de la deriva de Iberia hacia el SE. Los rasgos generales del margen están parcialmente heredados de la geometría del rift representada en la Figura 69. 1 = Límite superior del talud continental. 2 = Dirección de las transformantes. 3 = Límite océano-continente. 4 = Eje de expansión oceánica. CO = Corteza oceánica. VF = Falla de Vidio. CF = Falla Cantábrica. UF = Falla de Urbena. La flecha indica el movimiento de Iberia con respecto a la Europa estable. (De: OLIVET et al., 1984).

bloques hundidos. Durante el Cenomanense medio se generó una importante pulsación tectónica y una fuerte caída relativa del nivel del mar; se produjo una importante elevación o basculamiento del borde de cuenca, probablemente por el rejuego en condiciones compresivas del sistema de fallas N35E, y se depositaron turbiditas carbonatadas. Las reconstrucciones paleogeográficas indican que el área considerada del norte de Vizcaya estuvo situada en un margen continental de polaridad sur, es decir, un margen europeo (ROBLES et al., 1988). Este puede representar un segmento (desgajado) del margen armoricano o, más probablemente, el margen de un macizo septentrional emergido (Alto o Macizo de Vizcaya, o Plateau de las Landas de otros autores), que actuó como área fuente durante este período. Este sistema no aflora en la actualidad, probablemente por haber sido reactivado durante la compresión terciaria como superficies de corrimiento.

Los datos geológicos actuales sobre la cadena de los Pirineos a nivel superficial, de subsuelo (perfiles sísmicos y sondeos petroleros) y profundo (programa ECORS) permiten reconstruir el margen noribérico pirenaico. La información que presentamos sigue los datos e interpretación de MEGIAS (1988), ECORS Pyrenees Team (1988), y ROURE & CHOUKROUNE (1992).

La estructura pirenaica a nivel superficial y de subsuelo

muestra una cadena con simetría en abanico, es decir, con vergencias norte y vergencias sur. La vertiente norpirenaica presenta unas estructuras de vergencia septentrional y edad Paleógena. La estructura de la vertiente meridional es debida a la interferencia de dos fases tectónicas distintas:

(1) Una fase Eocena, caracterizada por una dirección de movimiento aproximado E-W y por una organización en juegos de cabalgamientos divergentes, que llegan a generar mantos de corrimiento de vergencia E y W. El acortamiento E-W ha sido estimado en un mínimo de 70-80 Km. Como consecuencia de este proceso, las cuencas Mesozoicas (Vasco-cantábrica, Graus-Tremp) tienden a emerger, y los altos relativos, en posición lateral, pasan a ser las nuevas áreas de sedimentación, donde se acumulan importantes espesores de sedimentos detríticos de carácter turbidítico (cuencas de Jaca y Olot).

(2) Una fase Oligocena, caracterizada por un cambio de la dirección de movimiento, que pasa a ser NW-SE, y vergencia generalizada de las estructuras hacia el sur. El rasgo estructural más importante sería el Cabalgamiento Frontal Surpirenaico, que constituye una superficie mecánica que se hunde suavemente hacia el norte penetrando en el basamento Paleozoico, y cuyo desplazamiento mínimo puede estimarse en 30-40 Km (Figura 78C). Este cabalgamiento, en su ascenso hacia el sur, corta claramente a los cabalgamientos y pliegues

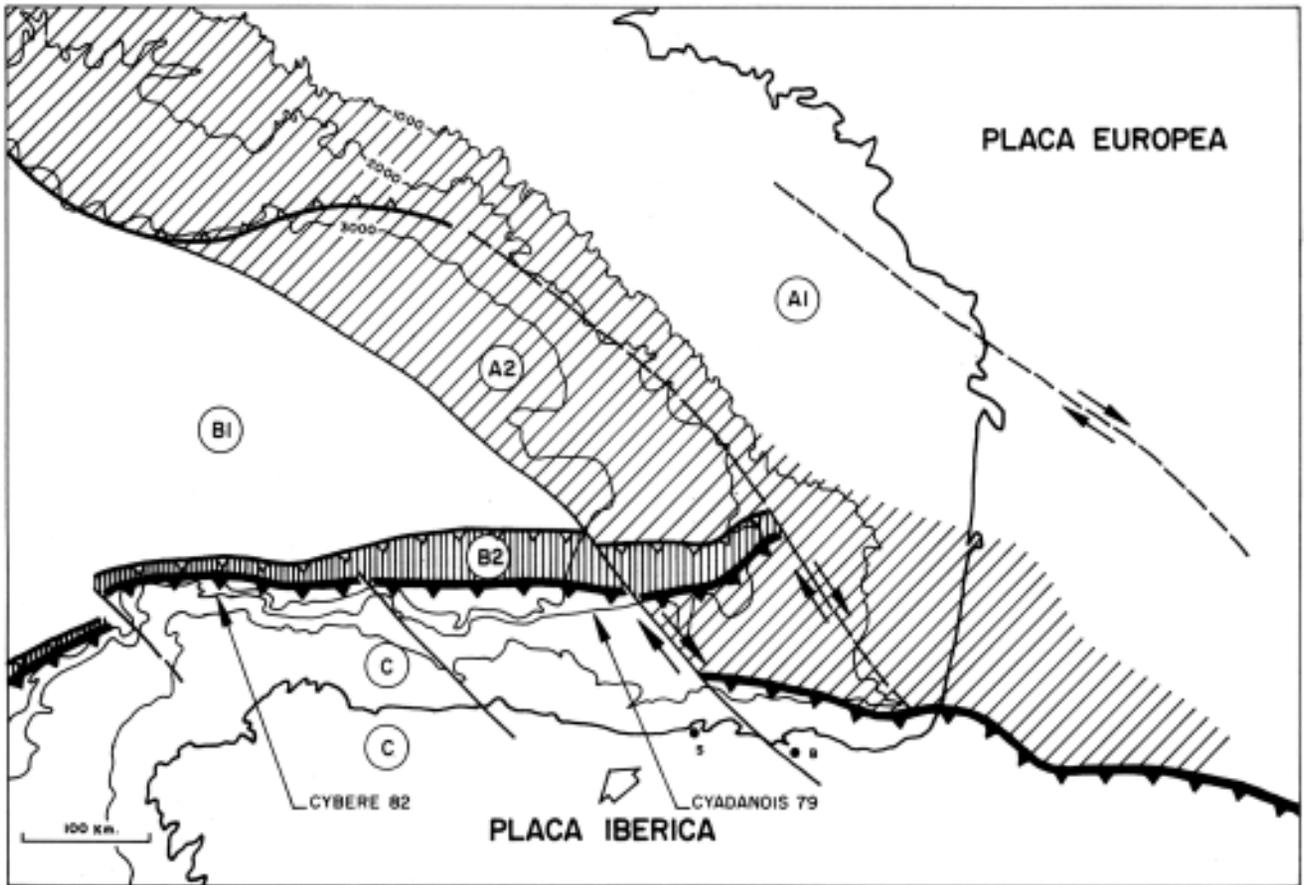


Figura 71. Esquema estructural del Golfo de Vizcaya en el que se indican las áreas estudiadas con sumergibles (cruceiros Cyadanois y Cybere). A1 = corteza continental normal. A2 = corteza continental adelgazada. B1 = corteza oceánica. B2 = prisma de acreción tectónico, formado en el límite convergente de las placas Europea e Ibérica durante el Paleoceno y Eoceno. C = corteza continental engrosada por efecto de la convergencia de placas y de la subducción hacia el sur de la litósfera oceánica bajo Iberia. La flecha blanca muestra la dirección del movimiento de Iberia con respecto a la Europa estable. (De: DEREGNACOURT & BOILLOT, 1982).

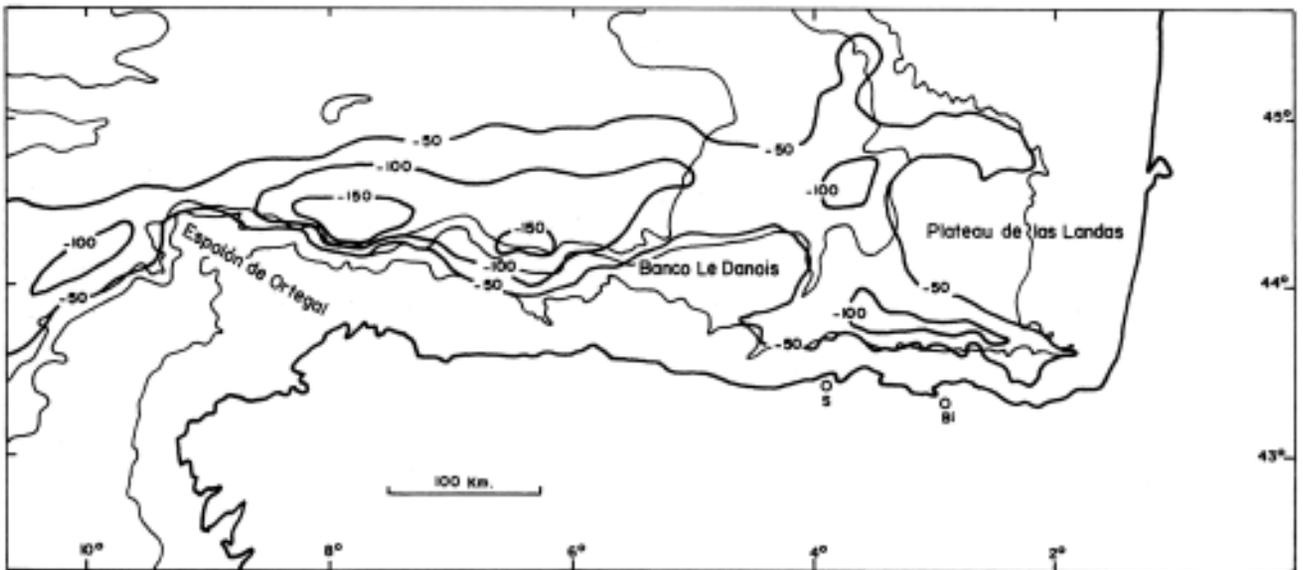


Figura 72. Anomalías gravimétricas negativas (en miligals) a lo largo del margen noribérico, sobreimpuestas a la fosa marginal Paleoceno-Eoceno (De: BOILLOT & MALOD, 1988).

de la fase Eocena anterior. Diversas líneas sísmicas son especialmente demostrativas de estas interferencias. Las importantes deformaciones que acompañan a esta fase son responsables del enmascaramiento de la fase Eocena.

La estructura pirenaica a escala de la corteza es ahora conocida por el perfil sísmico del programa ECORS, que dibuja una "radiografía" de la cadena. El hecho más destacable es la configuración geométrica de la Moho a uno y otro

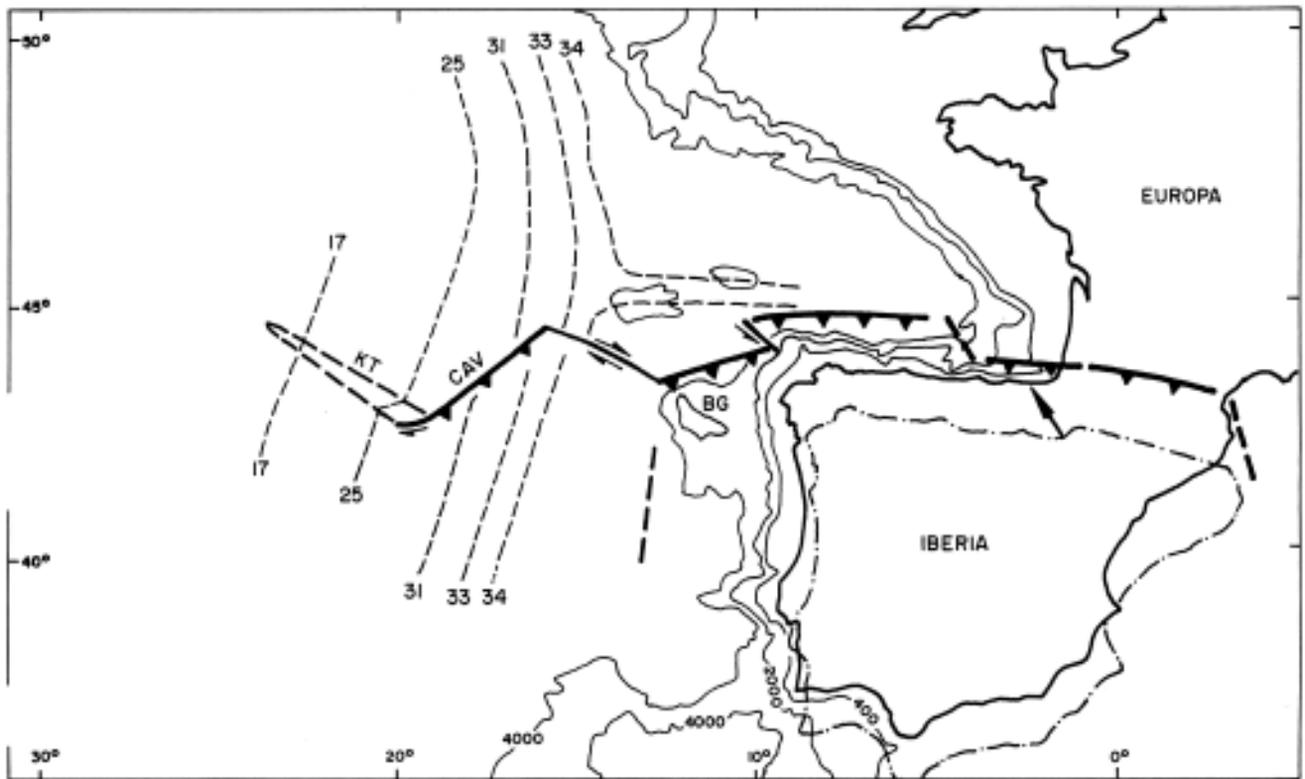


Figura 73. Límite de placas Eoceno y anomalías magnéticas en el Atlántico NE. El contorno a trazos representa la posición de Iberia cuando se produjo la anomalía magnética 33. La flecha indica la dirección del movimiento de Iberia con respecto a Europa durante el Paleoceno-Eoceno. BG = Banco de Galicia. KT = King's Trough. CAV = Cresta Azores-Vizcaya. Batimetría en metros. (De: BOILLOT & MALOD, 1988).

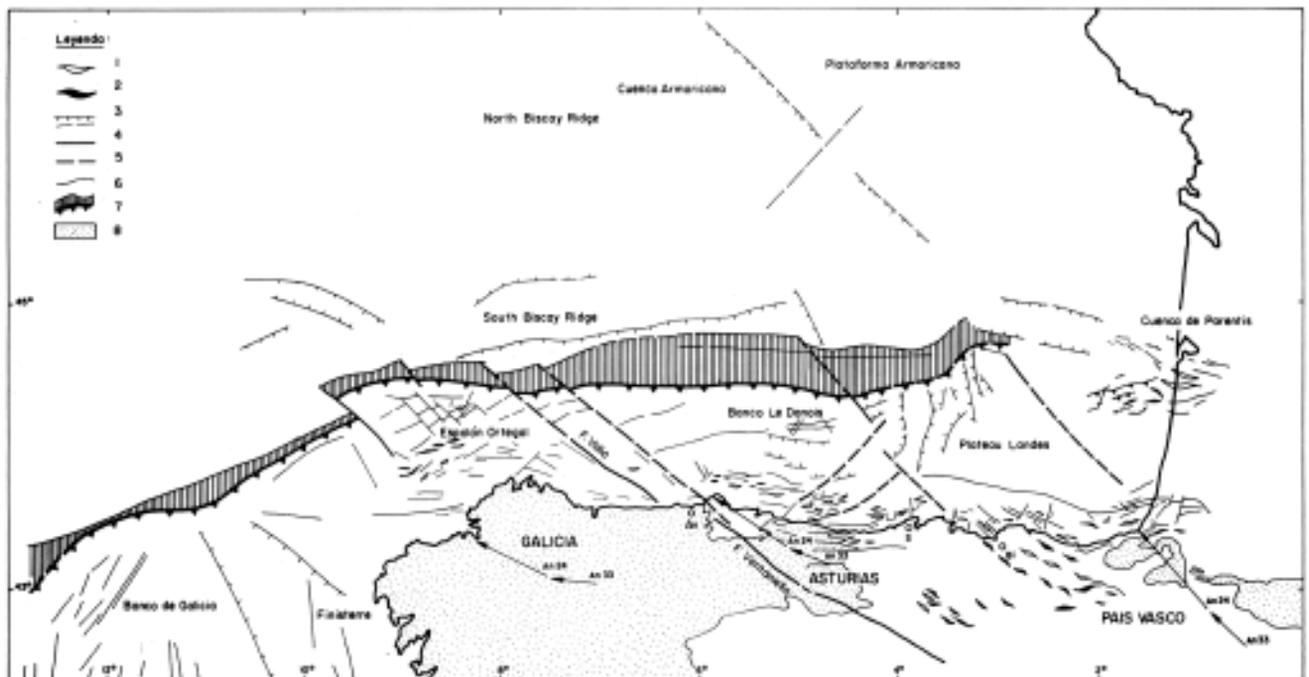


Figura 74. Esquema estructural del margen noribérico. 1 = sinclinal. 2 = anticlinal. 3 = falla normal mesozoica. 4-5 = fallas de desgarre. 6 = fallas nuevas cenozoicas. 7 = prisma de acreción tectónico. 8 = basamento premesozoico (en tierra). (De: BOILLOT & MALOD, 1988).

lado de los Pirineos, que muestra un decalaje de 15 Km de la Moho bajo la zona Norpirenaica. Ello permite constatar la inmersión de la placa Ibérica bajo la placa Europea (o la innegable tendencia a ello). Esta geometría cortical limita las posibilidades de interpretación e invalida hipótesis anteriores.

La estructura cortical pre-orogénica de la cadena es explicada por un modelo extensional asimétrico, que habría actuado durante parte de su etapa distensiva (Cretácico temprano a medio). Este modelo resuelve varios aspectos problemáticos, como el emplazamiento de las peridotitas y granulitas, y la

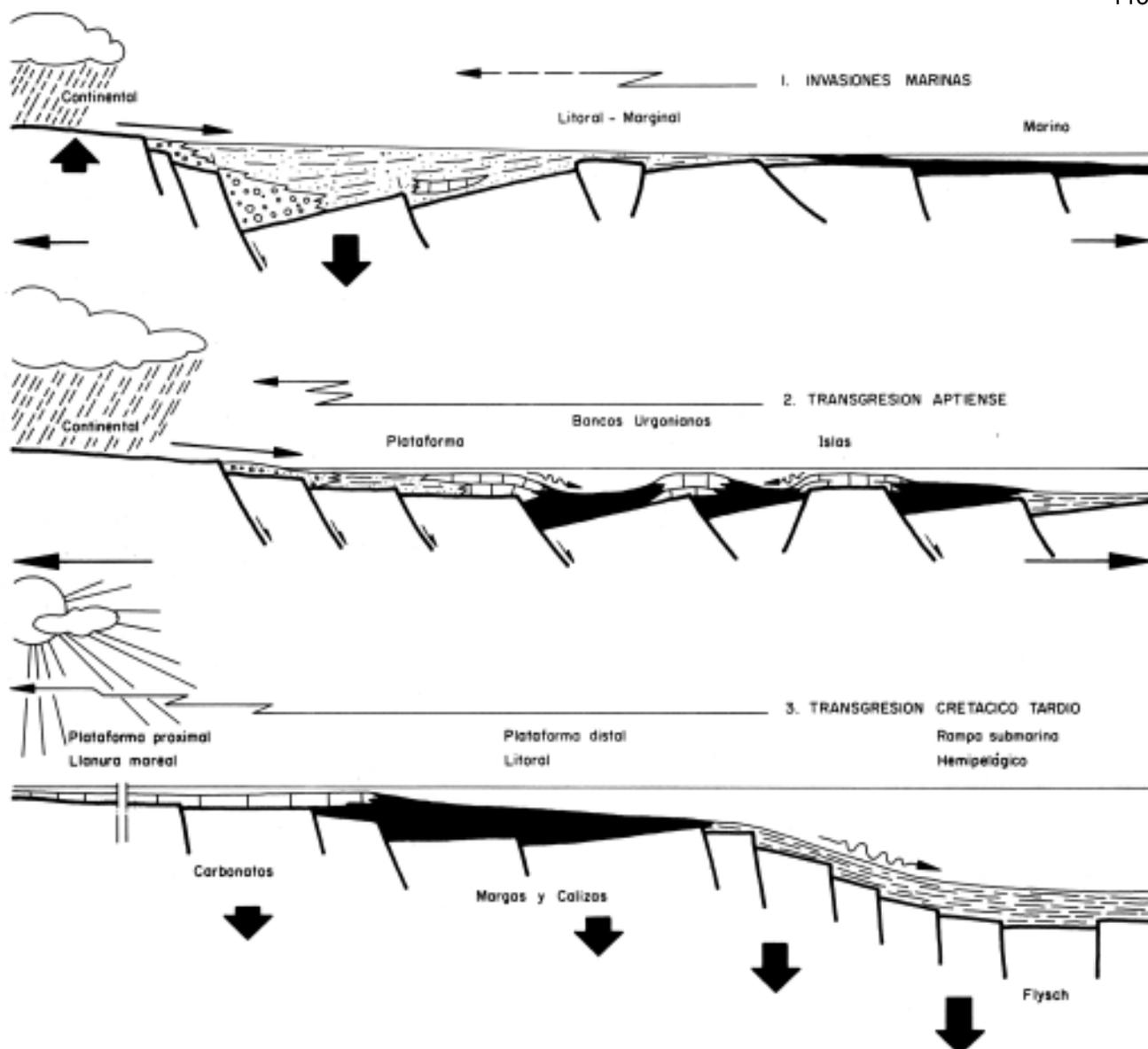


Figura 75. Génesis y evolución del margen pasivo noribérico en el sector vasco. 1 = Etapa de rifting (fosas wealdicas), Jurásico terminal - Barremiense. 2 = Etapa de estiramiento cortical (bloques basculados, sistemas deposicionales urgonianos), Aptiense - Albiense medio. 3 = Etapa de subsidencia distal (surcos de flysch), Albiense tardío - Eoceno. (De: RAT, 1988).

disconformidad tectónica entre niveles someros y profundos de la corteza.

Materiales de origen profundo (peridotitas y granulitas) afloran actualmente en la zona Norpirenaica, y su emplazamiento resultaba difícil de explicar. La Figura 78A representa el estadio anterior al inicio de la distensión cortical, con la hipotética geometría de las futuras fallas. La Figura 78B, un estadio evolucionado de la distensión alcenomanense, con las peridotitas en posición subaflorante, lo que explica la existencia de un flujo térmico anómalo responsable del metamorfismo térmico que afecta actualmente a una estrecha franja de la zona Norpirenaica. Esta posición alta de las peridotitas (y granulitas) explica el posterior emplazamiento de las mismas (y materiales Mesozoicos metamórficos) durante la etapa compresiva, en su posición actual. El cabalgamiento principal, ascendente hacia el sur, reutiliza la zona de cizalla distensiva anterior, mientras que el cabalgamiento hacia el norte (cabalgamiento Norpirenaico) representa un retrocabalgamiento (back thrusting) responsable de la colocación de materiales del manto superior en posición supracortical (Figura 78C).

El punteado del perfil sísmico ECORS muestra la tendencia a la inmersión de la placa Ibérica bajo la Europea. Por otro lado, la geología de superficie constata, a niveles someros, la doble vergencia estructural, con el flanco sur más desarrollado. El plano axial de esta doble vergencia se suele situar en el borde meridional de la zona Norpirenaica (ZNP). Recientemente la ZNP se considera alóctona y corrida hacia el norte sobre la plataforma de Aquitania. Esta interpretación implica que toda la ZNP, incluida la falla Norpirenaica (FNP) se ha trasladado hacia el norte sobre la superficie mecánica del Cabalgamiento Frontal Norpirenaico (CFNP). Los macizos paleozoicos de la ZNP podrían ser parte de bloques Iástricos de la placa superior, gestados durante la extensión cortical, y posteriormente trasladados hacia el norte. La presencia en la ZNP de fallas distensivas dúctiles basculadas, y anteriormente interpretadas como inversas, abogan en favor de esta hipótesis.

La evolución de las cuencas Mesozoicas post-Jurásicas es explicada entonces por extensión cortical de carácter asimétrico en relación con cizallas corticales de bajo ángulo. La Figura 79A representa los distintos dominios de la cuenca

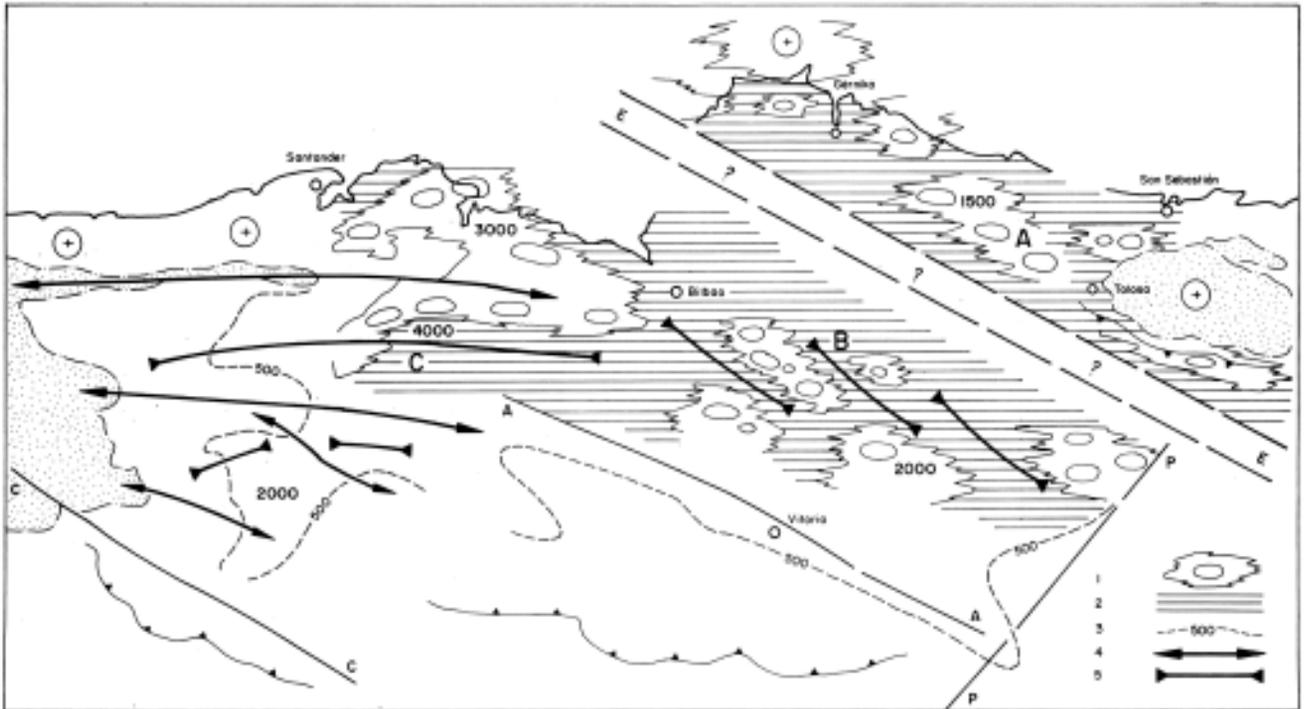


Figura 76. Organización geográfica del Complejo Urgoniano. 1 = Bancos Urgonianos rodeados de lentes de arcilla. 2 = Cuencas de margas negras. 3 = Isopaca de 500 m. 4 = Áreas y ejes positivos. 5 = Áreas de subsidencia máxima (los números dan una indicación, en metros, de la potencia probable del Complejo Urgoniano). A = Plataforma guipuzcoana. B = Área subsidente de la Fosa de Bilbao. C = Dominio Peri-asturiano. AA = Alineación de los diapiros de Alava. PP = Falla de Pamplona. CC = Falla Cantábrica. EE = La Plataforma Guipuzcoana se ha dibujado desligada de las zonas situadas al SW debió de estar situada más al E también se ha alineado con el macizo de Cinco Villas, como debió de encontrarse antes de la curvatura del Arco Vasco por la compresión pirenaica. El signo + indica probables zonas emergidas. En punteado: macizos paleozoicos. (De: RAT et al., 1983; modificado).

pirenaica en una transversal SW-NE. Sin embargo, algunas transversales, como las cuencas de Jaca y Olot (altos relativos durante la sedimentación Cretácica) quedarían sin explicación. En ellas la extensión cortical actuó en una dirección NE-SW, según la cual la placa inferior (placa Ibérica) se movió relativamente hacia el SW, mientras que la placa superior lo hizo en sentido contrario (placa Europea). La actuación de fallas transversales a las directrices pirenaicas (fallas de Roncesvalles y Segre, así como otras de orientación similar detectadas por la sísmica petrolera) originarían bloques que quedarían más o menos desligados del proceso extensivo general (Figura 79B). Estas fallas transversales son concebidas como fallas subverticales pertenecientes a la placa superior (dominio frágil de la corteza superior Europea), y conectan en profundidad con la cizalla principal de bajo ángulo, no afectando por consiguiente a la placa inferior (placa Ibérica). De este modo fragmentan la placa superior en bloques de corteza superior que quedarían desligados precozmente del proceso distensivo general. Las áreas activas darían lugar a las cuencas Cretácicas Vasco-cantábrica y Graus-Tremp, mientras que los bloques desconectados constituirían los altos intermedios conocidos como las cuencas Eocenas de Jaca y Olot. La desigual actividad de la placa inferior o superior en su proceso de separación podría explicar el aparente decalaje de las bandas metamórficas de la zona Norpirenaica y región vasca (Manto de mármoles de Leiza) (Figura 79C).

El modelo comentado, debido a MEGIAS (1988), define a uno y otro lado de la zona de cizalla cortical de bajo ángulo una placa inferior de una placa superior. Si el estado de creación de corteza oceánica no es alcanzado y el proceso se invierte (acortamiento), el camino inverso queda prefijado (principio de la economía tectónica) y la placa superior cabalga inexorablemente a la inferior. Este supuesto parece

ser el caso del rifting pirenaico a la luz de los conocimientos actuales. En los Pirineos el proceso extensivo alcanzó un punto crítico (sub-afloramiento del manto superior), pero sin llegar al estado de oceanización. En el Golfo de Vizcaya, por el contrario, la oceanización sí se produjo y, en consecuencia, la litosfera oceánica se sumerge durante la compresión bajo el margen noribérico. En la región vasca los sistemas deposicionales marinos Mesozoicos (post-Jurásicos) se depositan casi exclusivamente sobre la placa Europea (placa superior). Es durante la etapa de compresión Eocena cuando las áreas de sedimentación se trasladan progresivamente hacia el sur (a caballo entre las placas superior e inferior). Sólo durante el Oligoceno se concentran (cuencas del Ebro y del Duero) sobre la placa Ibérica.

La progresiva emersión del territorio de Guipúzcoa se inicia a finales del Eoceno (hace 40 millones de años). Probablemente se desarrolla de norte a sur, al progresar la compresión y el plegamiento pirenaicos. El proceso de surrección experimenta diversas pulsaciones episódicas que prosiguen levantando la cadena durante el Oligoceno y el Neógeno. La existencia de un relieve actual de moderada altitud en la región vasca obedece básicamente a la profunda subsidencia del basamento de las cuencas Cretácicas, en las cuales se acumularon considerables espesores de sedimentos (2 a 3 Km de potencia para la serie preservada del complejo Urgoniano). A ello se agrega que en la vertiente cantábrica, próxima al mar, la erosión ha sido muy activa, ya que recibe importantes precipitaciones (en comparación con las zonas meridionales). Los macizos kársticos de Guipúzcoa poseen en la actualidad elevaciones máximas de 1.400 m (Aralar) a 1.550 m (Aitzgorri). En el anticlinorio norte las elevaciones son menores (en torno a 1.000 m). La karstificación en Guipúz-

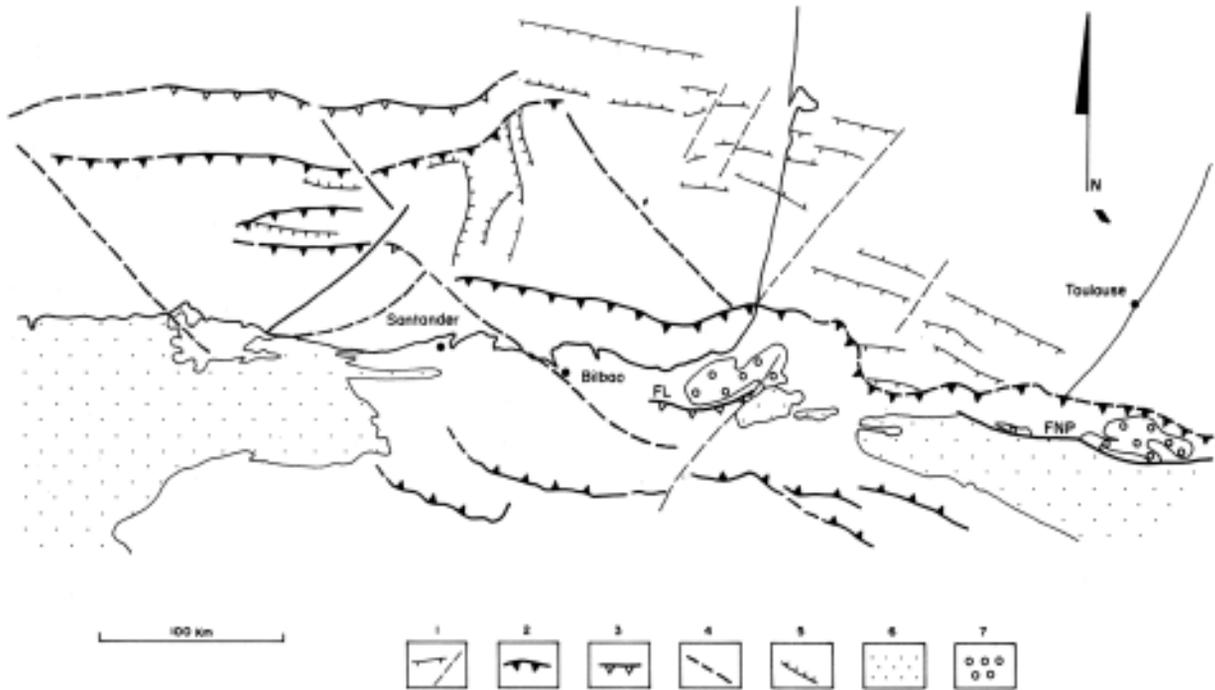


Figura 77. Mapa tectónico simplificado del Golfo de Vizcaya y zonas adyacentes. 1 = Fallas normales y desgarres del Cretácico temprano (syn-rift). 2 = Principales cabalgamientos paleógenos. 3 = Frente del prisma de acreción tectónico. 4 = Fallas y desgarres paleógenos y/o neógenos. 5 = Fallas finioligocenas o neógenas. 6 = Basamento ibérico. 7 = Basamento europeo. FNP = Falla Norpirenaica. FL = Falla de Leiza (De: ROBLES et al., 1988).

coa se produce a medida que van aflorando las calizas, pero las zonas karstificadas durante las primeras fases han desaparecido por erosión y remoción de superficie. La edad de inicio de los grandes sistemas subterráneos actuales se remonta probablemente al Plio-Pleistoceno (GALAN, 1991).

Para el Mesozoico y Cenozoico han sido publicados datos paleogeográficos generales, entre otros, por: OWEN (1976), SMITH & BRIDEN (1977), ADAMS (1981), HOWARTH (1981), UCHUPI (1988). Datos sobre las cuencas sedimentarias vascas han sido expuestos por: RAT & FLOQUET (1975), RAT et al. (1983), FLOQUET & MATHEY (1984), PASCAL (1985), RAT (1988). Desde el punto de vista bioespeleológico sería del mayor interés comprender la distribución de tierras y mares a medida que se va produciendo la emersión del terreno y su denudación posterior. Pero no existen mapas paleogeográficos detallados de Guipúzcoa para el período considerado.

Globalmente, durante la mayor parte del Mesozoico un mar epicontinental cubrió la región, con excepción de algunos momentos del Trías en los cuales una gran masa emergida abarcaba el W de Francia e Iberia (Figura 80). El rift del Golfo de Vizcaya y la subsidencia de la cuenca de Aquitania son seguidas al final del Trías por extensión crustal asociada a volcanismo, extrusión de lavas, y deposición

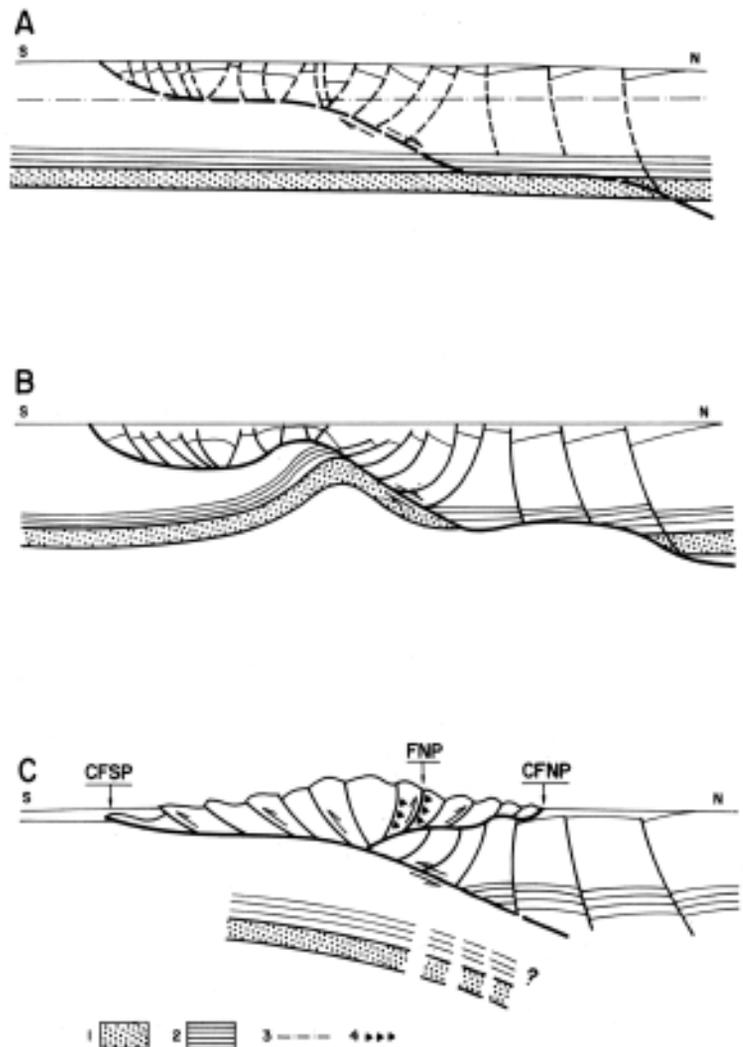


Figura 78. Esquema idealizado de la evolución cortical alpina del Pirineo. A = estadio previo a la distensión cortical Cretácica. B = estadio evolucionado de la distensión. C = estadio posterior a la compresión Oligocena (CFNP = Cabalgamiento Frontal Norpirenaico; FNP = Falla Norpirenaica; CFSP = Cabalgamiento Frontal Surpirenaico). 1 = manto superior (peridotitas). 2 = corteza continental laminada (granulitas). 3 = límite frágil-dúctil. 4 = peridotitas y granulitas alóctonas. (De: MEGIAS, 1988).

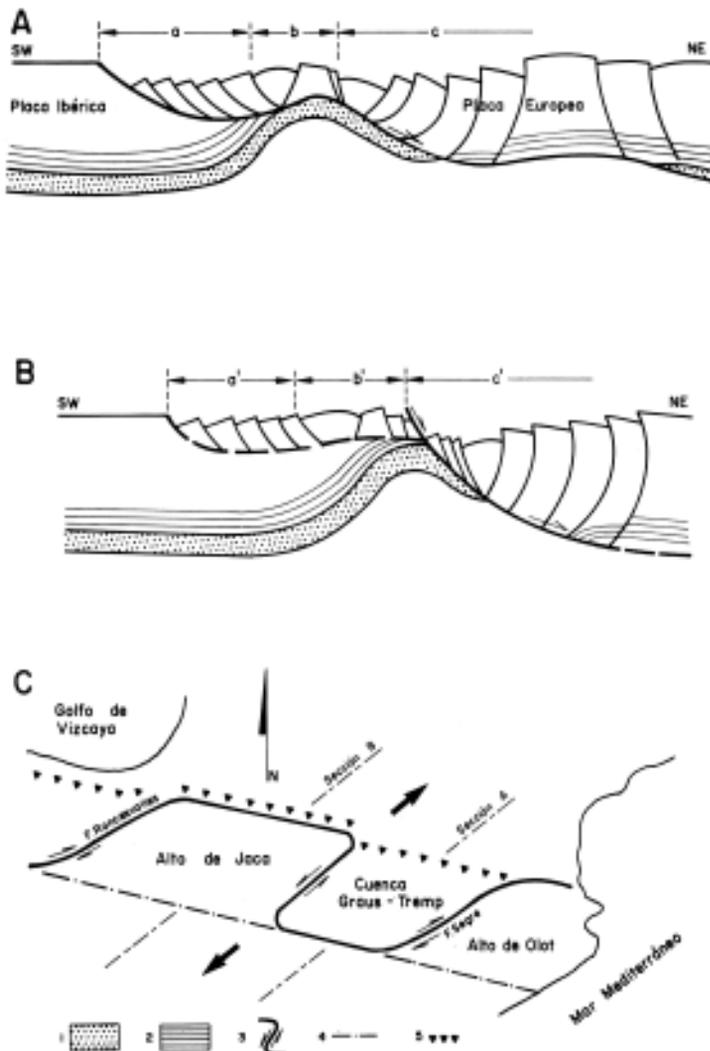


Figura 79. Esquema general de la distribución de cuencas y altos relativos de la vertiente surpirenaica durante la distensión cortical cretácica. A = evolución normal de la cizalla cortical (a = Cuenca de Graus-Tremp; b = alto relativo de la zona axial; c = Cuenca norpirenaica). B = bloqueamiento del tramo superior de la cizalla cortical (a' = alto relativo de Jaca; b' = alto relativo de la zona axial; c' = cuenca norpirenaica). C = trazado en superficie de la cizalla activa y bloqueada. 1 = manto superior. 2 = corteza inferior laminada. 3 = trazado de la cizalla activa. 4 = trazado de la cizalla bloqueada. 5 = bandas de metamorfismo térmico. (De: MEGIAS, 1988).

de evaporitas y lechos rojos. Un brazo de mar se extendió desde el proto-Atlántico, a través del Golfo de Vizcaya y la región que hoy constituye los Pirineos, hasta el Mar de Tethys. La extrusión de ofitas en el rift del Golfo de Vizcaya corresponde al Trías final - Jurásico inicial, y fué probablemente inducida por los movimientos transcurrentes en el eje del rift. La deposición en las cuencas del rift desarrolló tres facies: gravas, arenas rojas y arcillas con evaporitas (Trías temprano, Buntsandstein), depositadas bajo condiciones continentales o lacustres en aguas desde salobres a hipersalinas; carbonatos gradando a evaporitas y margas (Trías medio, Muschelkalk) depositados durante un relativo ascenso del nivel del mar; y evaporitas clásticas (Trías tardío, Keuper), representadas en la región por arcillas rojas con yesos, anhídrida y sal.

El Jurásico se inicia con una gran transgresión que, con diversos episodios, mantendrá sumergida a la región durante el Jurásico y Cretácico. Diversos brazos de mar conectan el Tethys con el proto-Atlántico en expansión y sobre Europa se distribuyen una serie de islotas de configuración cambiante,

pero con masas de tierra más o menos extensas al N y S del Golfo de Vizcaya. En estos mares epicontinentales se produce la deposición de la sedimentación marina Jurásica y Cretácica.

En el Cretácico tardío asciende notablemente el nivel del mar, el cual alcanza su máxima altura, y consecuentemente los continentes experimentan la más grande inundación conocida (al menos desde el Ordovícico, pero quizás de todo el Phanerozoico). Ha sido estimado que el mar Cretácico inundaba cerca del 40% de las áreas continentales, y sólo el 18% de la superficie del planeta era tierra, comparado con 28% hoy. El nivel del mar durante esta transgresión era probablemente 650 m más alto que en la actualidad (HANCOCK & KAUFFMAN, 1979). Estas fluctuaciones del nivel marino son debidas principalmente a la alteración de los volúmenes de las dorsales oceánicas, especialmente durante los períodos de rápida expansión del suelo oceánico. Al final del período la sedimentación toma un carácter más arcilloso y se forman las potentes serie flyschoides del Cretácico tardío. En el fondo de la cuenca marina se produce un episodio de volcanismo que deposita lavas submarinas de naturaleza basáltica y gran viscosidad ("lavas almohadilladas" del sinclino axial).

Durante el Paleoceno la expansión del Atlántico sólo había alcanzado el 75% de su anchura actual. En términos paleogeográficos, los mayores cambios durante el Cenozoico implican el movimiento de los continentes hacia sus posiciones actuales, con importantes alteraciones en las cuencas oceánicas. El Mar de Tethys desaparece al progresar el movimiento de África e India hacia el norte. Desaparecen los puentes de tierra que unían el E y W de Eurasia con Norteamérica. Se inicia la corriente circumpolar al separarse Australia del continente antártico. Se construyen las grandes cadenas montañosas de los Andes, Himalayas, Alpes y Pirineos. Al final del período se separan los océanos Atlántico y Pacífico al formarse un puente de tierra, durante el Plioceno, que une a Norte y Suramérica.

El Cretácico finaliza con una caída general del nivel del mar en todos los océanos, probablemente debida a un cambio (profundización local) en alguna de las grandes cuencas oceánicas. El Paleoceno comienza con la emersión de los continentes y retirada de los mares, que alcanzan un nivel inusualmente bajo.

No obstante, por unos pocos millones de años, el nivel del mar crece y durante el Danense algunas áreas marginales son inundadas. En nuestra región se produce una regresión mayor asociada a la orogénesis Eocena (fase Pirenaica). Aunque el inicio de la orogénesis pirenaica se remonta al Cretácico, durante el Eoceno medio - tardío tiene lugar una fase muy activa, que es seguida por posteriores plegamientos durante el Oligoceno. Como resultado de la colisión continental y la subducción de la litosfera oceánica bajo el margen noribérico en el Golfo de Vizcaya, se produce en la región una extensa deformación de la cobertera sedimentaria. Esta fase compresiva levanta las montañas cantábricas y los montes submarinos del Golfo de Vizcaya, exponiendo las turbiditas (facies flysch) del Cretácico final - Paleoceno. Al final del Senoniense se produce en los Pirineos un sistema de surcos que se rellenan en el Danense con calizas y flysch. Al progresar la colisión de Europa e Iberia durante el Eoceno medio, el sistema de surcos es reducido al cañón de Cap Breton (Figura 81). En la parte W de los Pirineos los sedimentos flysch son reemplazados por molasas. Para el Oligoceno tem-

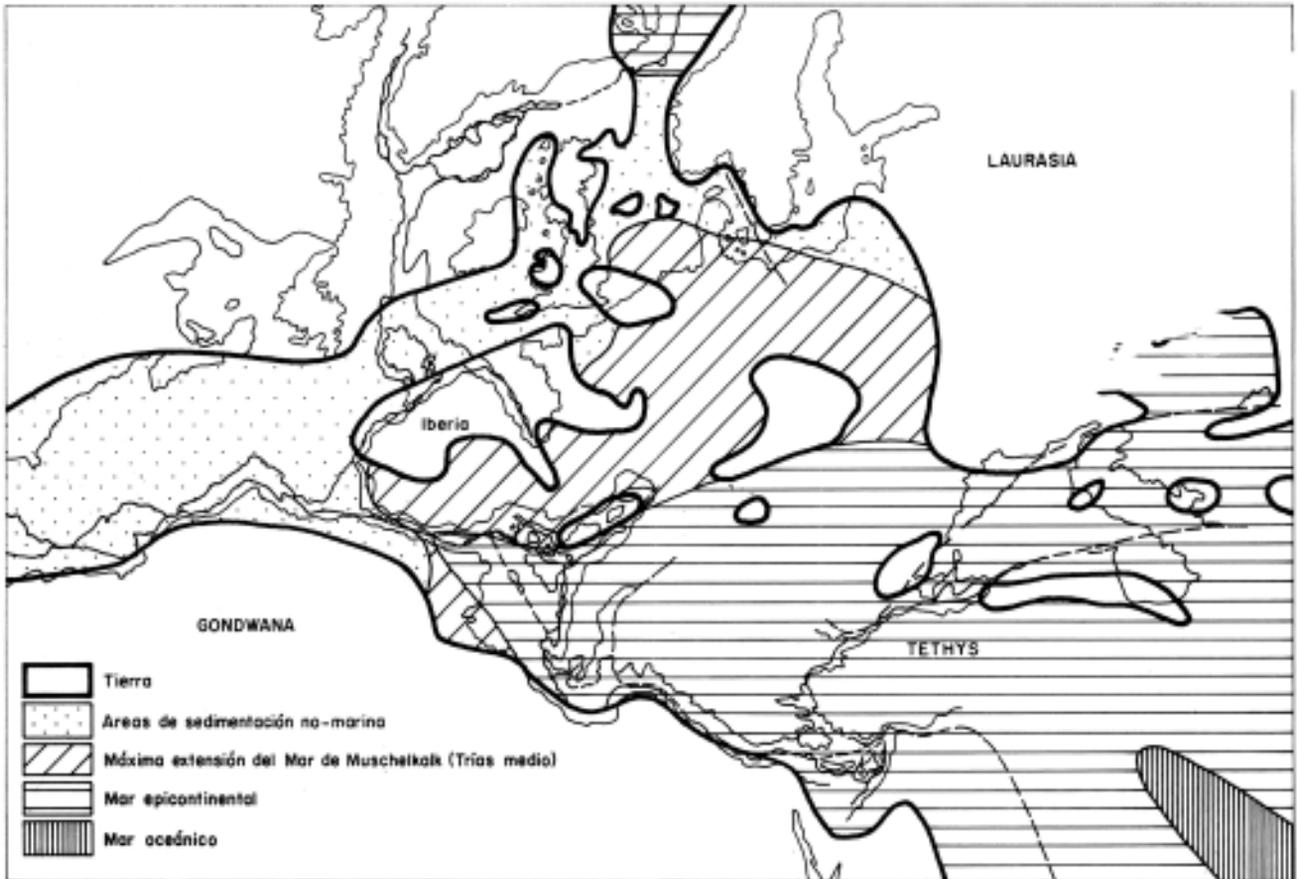


Figura 80. Paleogeografía de Europa y áreas adyacentes durante el Triás (240-200 millones de años AP). El área punteada posee sedimentación no-marina durante la mayor parte del Triás. (De: OWEN, 1976).

prano (35 millones de años AP) la entera región está ya emergida y se depositan evaporitas y lechos rojos en las cuencas Oligocenas del sur del País Vasco y del Ebro (Figura 82). Estos sedimentos continentales consisten en arenas, margas y yesos, y serán plegados con los sedimentos Mesozoicos durante la última fase orogénica. Los depósitos del Mioceno temprano en la cuenca del Ebro derivan de la erosión de la cadena y consisten en conglomerados, arenas y margas.

Paleogeográficamente la región que hoy constituye Guipúzcoa ha estado cubierta por las aguas, a excepción de algunos episodios del Triás, durante todo el Mesozoico. Eventualmente podrían haber existido algunas islas emergidas en las áreas ocupadas por el macizo de Cinco Villas y otros macizos Paleozoicos. Durante el Eoceno medio comienzan a producirse movimientos ascensionales importantes que culminarán, al final del periodo, con la emersión del territorio y la retirada de los mares. El Paleoceno está pobremente representado, pero el Eoceno ha dejado extensos depósitos de sedimentos. Durante el Eoceno, al tiempo que en el sinclinorio vizcaíno y en el norte de Alava y Navarra se depositaban calizas con Nummulites (p.ej. las calizas de la Sierra de Urbasa), en la zona costera guipuzcoana se depositaron potentes secuencias de facies flysch constituidas por areniscas alternantes con lutitas. Al final del Eoceno todo Guipúzcoa está emergida. Se forma entonces la divisoria de aguas actual. La vertiente norte drena con facilidad hacia el mar Cantábrico y los ríos comienzan su trabajo erosivo, generando un relieve que evoluciona hacia la configuración actual de montañas y valles. La vertiente sur, por el contrario, va a tener dificultades para desaguar hacia el Mediterráneo, ya que la cadena costera de Cataluña cerraba el paso hacia el mar. Se forma así una extensa cuenca lacustre (Lago del Ebro) que alcanza hasta el

sur de Navarra y Alava. En la depresión de Treviño se forma otro pequeño lago cerrado por la cadena Obarenes - Sierra de Cantabria. Durante el Oligoceno se mantienen las condiciones lacustres, rellenándose sus cuencas con sedimentos continentales (conglomerados en las orillas, arcillas con yesos en las zonas centrales), mientras que en la vertiente norte prosigue la acción de desgaste, retrocediendo la línea de costa y excavándose los valles fluviales. La erosión normal excava diferencialmente el terreno. Las montañas calcáreas van a constituir relieves positivos prominentes y en ellos se produce la denudación de superficie y la karstificación. Durante el Mioceno el drenaje de la vertiente sur labra pasos hacia el Mediterráneo y se vacían las cuencas lacustres. En la vertiente norte la línea de costa retrocede y se aproxima más a su posición actual.

Es pertinente reflejar que durante todo el Paleógeno y principios del Neógeno, Europa no constituía una única extensión de tierra, sino un conjunto muy variable de islas centradas en torno a unos pocos bloques relativamente estables. Esto es importante ya que afecta a la dispersión de la fauna terrestre y a las posibilidades de colonización (desde las tierras emergidas en un momento a las que progresiva o temporalmente van emergiendo). Por otro lado, la existencia del Mar de Tethys en tiempos Paleógenos puede haber facilitado migraciones marinas circumtropicales, ya que el Atlántico conectaba con el Pacífico. Durante el Neógeno el Mar de Tethys deja de existir, reduciéndose a un estrecho canal que conecta el Océano Índico con el proto-Mediterráneo. Esta última conexión cesa a mitad del Mioceno. En el período Oligoceno - Mioceno la parte norte del proto-Mediterráneo invade extensas zonas en el centro y este de Europa, generando una serie de cuencas interconectadas que se extienden entre

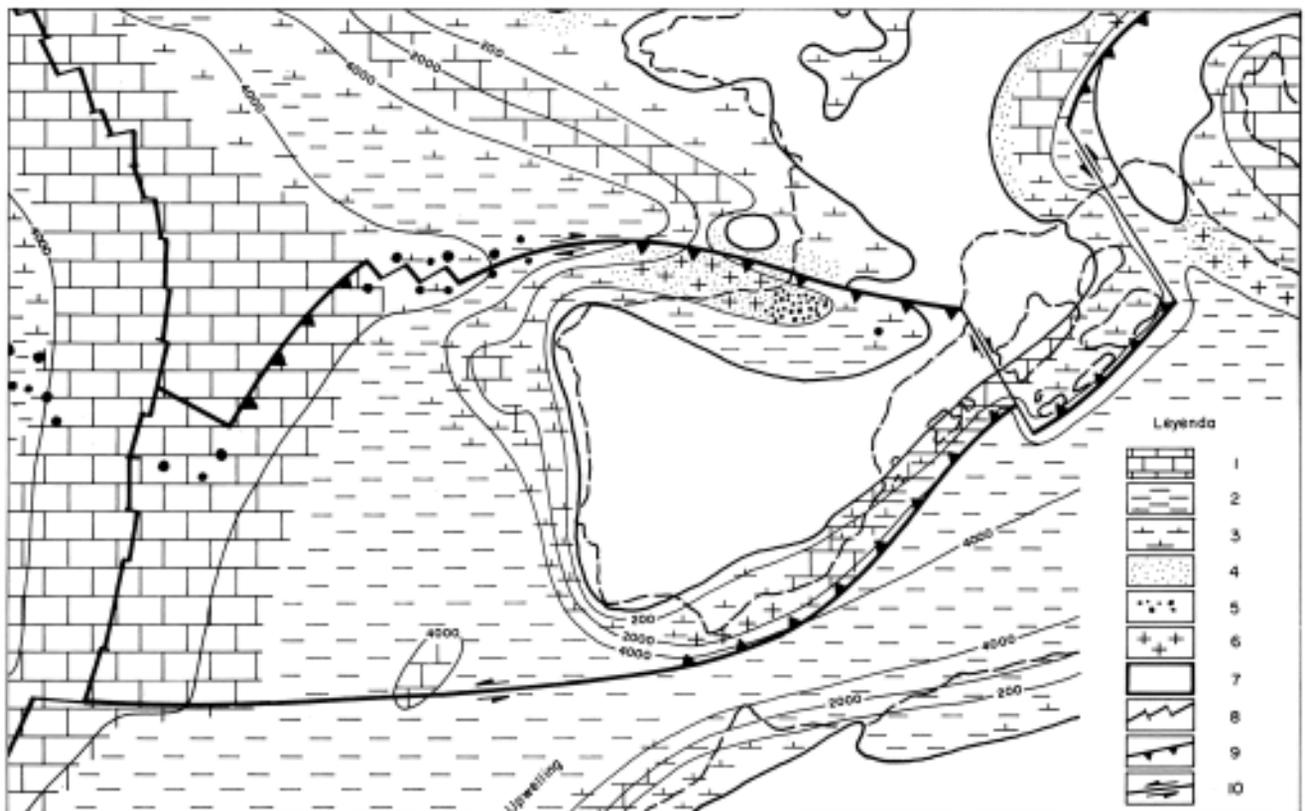


Figura 81. Paleogeografía del Eoceno medio (50 m.a. AP). 1 = Carbonatos. 2 = Fango. 3 = Margas y carbonatos arcillosos y arenosos. 4 = Arena y gravas. 5 = Montes submarinos. 6 = Flysch, turbiditas. 7 = Tierra. 8 = Eje de expansión oceánica. 9 = Falla cabalgante. 10 = Falla transcurrente. La línea de trazos representa el contorno de la costa actual. Isóbatas en metros. Upwelling = Surgencia. (De: UCHUPI, 1988).

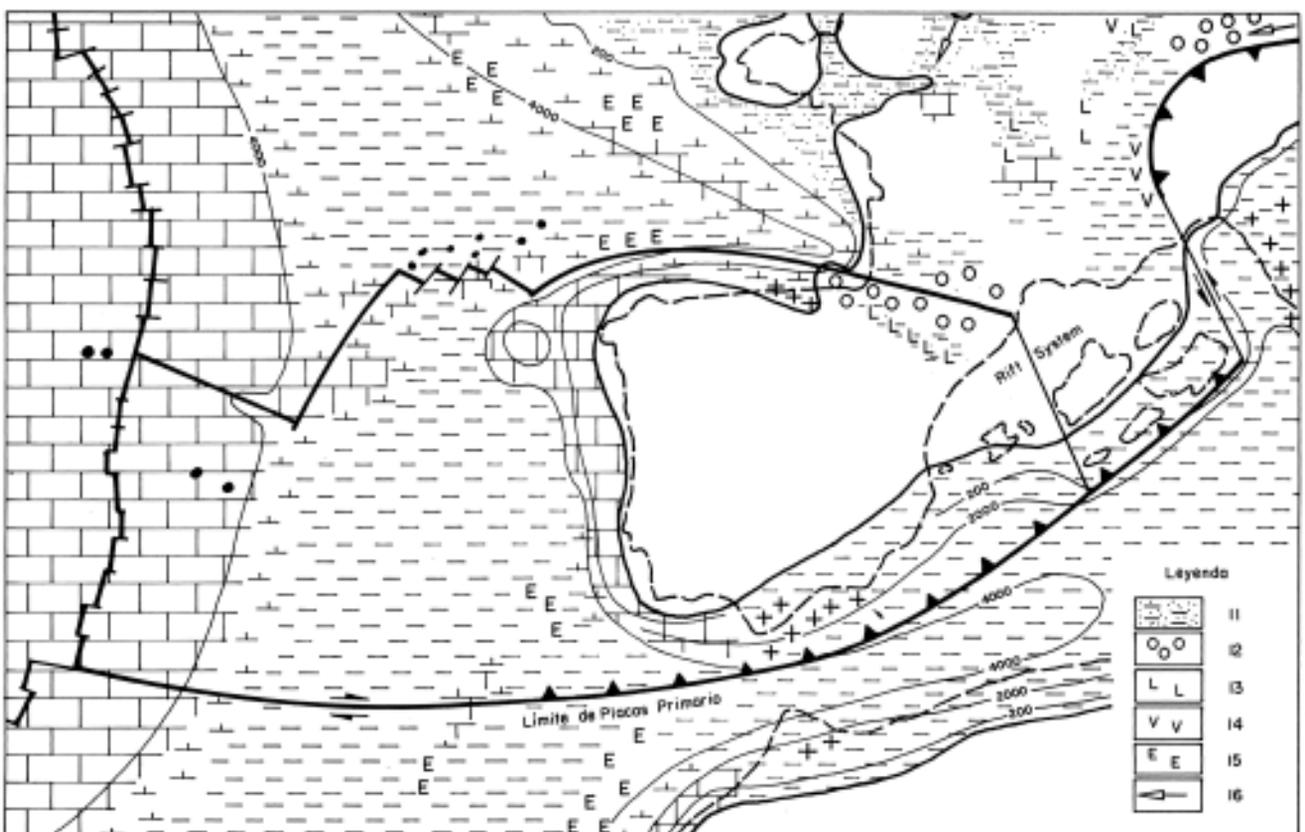


Figura 82. Paleogeografía del Oligoceno temprano (35 m.a. AP). Leyenda igual que Figura 81, más: 11 = Arena arcillosa y arcilla arenosa. 12 = Molasas. 13 = Evaporitas y lechos rojos. 14 = Volcánicas e intrusivas. 15 = Zonas de erosión. 16 = Inundaciones marinas episódicas. (De: UCHUPI, 1988).

islas y penínsulas desde los Alpes hasta el Mar de Aral. Este conjunto de mares interiores ha recibido el nombre de Paratethys y no está totalmente aislado del Mediterráneo hasta el Mioceno medio. Durante el Mioceno tardío las cuencas del Paratethys pierden progresivamente su salinidad dando lugar a interesantes fenómenos de especiación de faunas lacustres. El Mediterráneo pierde temporalmente su conexión con el Atlántico en el Tortonense tardío - Plioceno temprano, produciendo la llamada crisis Mesiniana de salinidad, que conlleva la deposición de evaporitas y la extinción de numerosos organismos marinos. Estos eventos terminan con la apertura del estrecho de Gibraltar en el Plioceno temprano, permitiendo el relleno de la cuenca mediterránea con aguas atlánticas.

Los cambios geológicos durante el Cuaternario sólo implican ligeros retoques del relieve existente. No obstante se producen cambios en el nivel del mar y en la línea de costa, fuerte erosión en la vertientes cantábrica, cambios en los niveles de base que son reflejados por las terrazas de los ríos en la cuenca del Ebro, levantamiento (surrección) en los Pirineos, y denudación glacial en los niveles altos. Estos cambios están asociados al desarrollo de los períodos glaciales Plio-Pleistocenos e implican drásticos cambios climáticos que serán comentados en el siguiente apartado.

LOS CAMBIOS CLIMATICOS.

El Mesozoico se caracteriza por climas cálidos en casi la entera totalidad del globo. En Europa reinan climas cálidos relativamente áridos. Durante el Trías existieron en el mar importantes arrecifes de coral y se depositaron calizas de plataforma y dolomitas. Indicadores de climas áridos y cálidos (como arenas de desierto y evaporitas) forman una buena parte de los depósitos continentales del N y W de Europa en este período. Depósitos similares se encuentran en lechos triásicos de Norteamérica, principalmente areniscas y yeso, lo que implica que los climas áridos estaban ampliamente extendidos. En el hemisferio sur existió igualmente un amplio cinturón de climas cálidos y áridos.

En el País Vasco los depósitos del Trías temprano (Buntsandstein), de típicas coloraciones rojas, son indicadores de un clima árido; al final del período (Keuper) se depositaron grandes cantidades de sales y yesos, junto con arcillas multicolores.

La Figura 83 muestra la distribución aproximada de los lechos rojos Permo-Triásicos. Más lejos del ecuador estos cinturones áridos son seguidos por regiones de climas cálidos y húmedos, con lujurante vegetación. Los depósitos continentales de carbón, indicadores de este tipo de clima, se desarrollaron p.ej. en Alemania, centro-norte de Siberia, Virginia y Carolina del Norte, y los bosques de esa época estaban habitados por reptiles termófilos. Restos de reptiles del Trías han sido encontrados tan al norte como Svalbard, ahora a 78°N, pero entonces sobre los 40°N.

Similares condiciones prevalecen durante el Jurásico, época en que el nivel del mar era relativamente alto. Las calizas se depositan extensamente en Europa y en menor proporción en Norteamérica. En base a determinaciones O18/O16 sobre sedimentos marinos Jurásicos, ha sido inferido que la temperatura del agua en los océanos era en muchos lugares 10°C más alta que hoy. Los arrecifes de coral cubrían p.ej. Inglaterra y Japón, zonas hoy de clima templado. Los depósitos de evaporitas y lechos rojos siguen siendo prominentes en las áreas continentales europeas. Un cinturón climático cálido y húmedo está representado por depósitos Jurásicos de carbón en el sur de Suecia, Groenlandia, Escocia y Cáucaso.

Los climas del Cretácico temprano continúan siendo cálidos, pero más tarde seguirá un progresivo enfriamiento, aunque con climas más cálidos que los actuales. La presencia de grandes reptiles en altas paleolatitudes y otras evidencias fósiles sugieren que en la primera mitad del Mesozoico los gradientes climáticos no eran pronunciados.

El enfriamiento cretácico da lugar a climas boreales en algunas partes del mundo. Durante el Cretácico tardío nuestro planeta experimenta la más grande transgresión marina desde tiempos precámbricos, con una amplitud vertical de 600-700 m; no obstante, su efecto sobre el clima es incierto. El final de la era Mesozoica se presenta con una deriva de los cinturones climáticos hacia el sur, en correspondencia con el movimiento de las principales masas de tierra hacia el norte. El cinturón de arrecifes de coral migra desde 55°N en el Trías-Jurásico hasta 45°N en el Cretácico. El cinturón de evaporitas sigue una tendencia similar. En conjunto, el Mesozoico ha sido un extenso período cálido.

A partir del inicio del Cenozoico (65 millones de años AP) y a medida que nos acercamos al presente, es progresivamente más fácil de determinar las variaciones climáticas generales, tanto porque la flora (especialmente angiospermas) y la fauna van siendo más parecidas a las presentes (y pueden ser usadas como indicadores climáticos), como porque son disponibles registros bastante completos de la sedimentación oceánica.

Los cambios en el clima mundial durante el Cenozoico producen fluctuaciones en la amplitud del cinturón tropical. Determinaciones O18/O16 sobre conchas marinas en Australia han revelado primero un ascenso y luego una gradual pero significativa caída de las temperaturas (Figura 84). No obstante, hasta hace 2-3 millones de años, los climas cenozoicos eran más cálidos que los de hoy. Durante el Paleógeno creció una vegetación sub-tropical en áreas que ahora son templadas. P.ej., las palmas crecían tan al norte como Alaska (62°N), mientras que una rica vegetación templada produjo en Svalbard (78°N) la formación de extensos depósitos de carbón. En el NW de Europa la flora, y en parte la fauna, ilustran un progresivo enfriamiento, pero de forma algo distinta a lo indicado para Australia. Géneros hasta ahora hallados sólo cerca del ecuador, predominaban en Europa durante el Terciario temprano. Estimaciones de la temperatura media anual en la cuenca de Londres indican una caída de 11°C entre el Eoceno y el presente (temperatura media de 21°C en el Eoceno, 18°C en el Oligoceno tardío, 16°C en el Mioceno, 14°C en el Plioceno, comparado con 10°C hoy) (HAMBREY & HARLAND, 1981). Ante la escasez de información paleoclimática sobre Guipúzcoa, los datos anteriores pueden ser utilizados como referencia general para la región norte del País Vasco.

Durante el Paleógeno han sido inferidos climas cálidos en muy diversos lugares, como lo demuestra la existencia de lechos rojos en p.ej. el sur de Alemania y Suiza. Los arrecifes de coral continúan desarrollándose en Europa, pero con una limitada extensión, y principalmente confinados al área mediterránea y sur de la URSS.

En el País Vasco los sedimentos del Mioceno son continentales y en ellos aparecen restos de mamíferos que son antepasados del elefante, rinoceronte, hipopótamo y hiena actual, así como un caballo primitivo (*Hipparion*) de pequeña talla; estos conjuntos faunísticos indican un clima cálido sub-tropical.

Ulterior evidencia del enfriamiento durante el Terciario es aportada por relaciones O18/O16 en sedimentos profundos oceánicos. Las temperaturas del fondo del Océano Pacífico caen desde 10°C en el Oligoceno medio, a 7°C en el Mioceno, y 2°C en el Plioceno final (la última figura es similar a la situación actual).

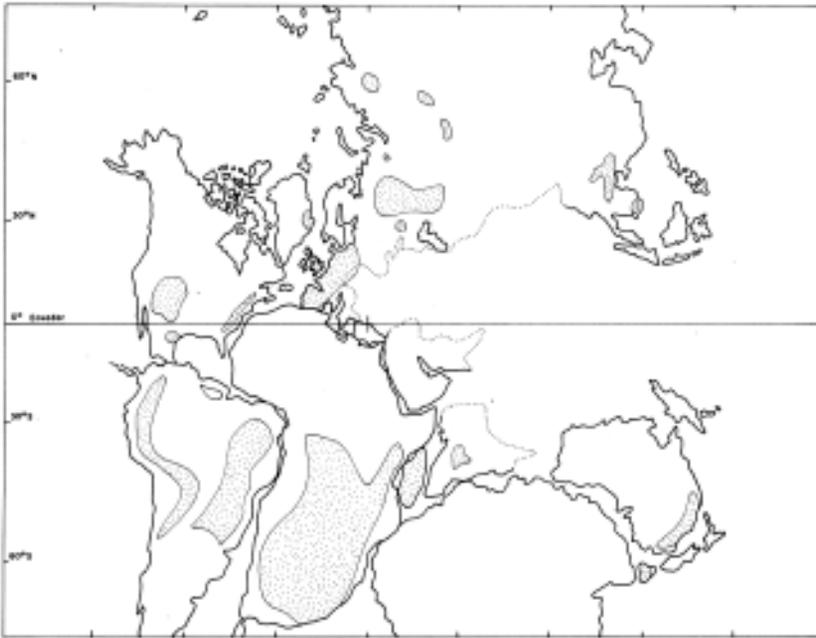


Figura 83. Distribución aproximada de los lechos rojos Permo-Triásicos, dibujados sobre una reconstrucción paleocontinental (proyección Mercator) para el Triás temprano (220 m.a. AP). Las líneas punteadas son los márgenes continentales postulados previos a la colisión. (De: HAMBREY & HARLAND, 1981).

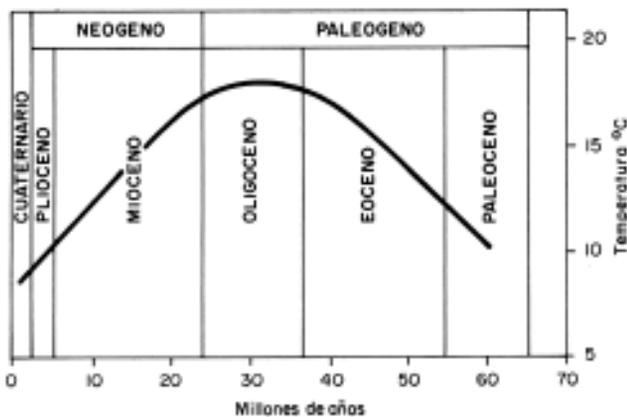


Figura 84. Curva de temperatura isotópica media para el Cenozoico, basada en relaciones O18/O16 de conchas marinas (*Scallops*, *Glycymeris* y ostras) de Australia. (De: HAMBREY & HARLAND, 1981).

Es difícil generalizar en lo que concierne a la lluvia durante el Terciario, ya que ésta es extremadamente variable. No obstante puede indicarse algunas tendencias generales para algunas áreas. En el sur y centro de Europa los extensos depósitos de evaporitas del Terciario temprano sugieren aridez, mientras que subsiguientes e igualmente extensos depósitos de lignito del Oligoceno y Mioceno indican considerables lluvias. El Mioceno tardío probablemente fue otro período árido. En el centro de la URSS los climas terciarios fueron frecuentemente más húmedos que los actuales; las actuales estepas sin árboles estuvieron cubiertas por grandes bosques, al principio conteniendo especies tropicales siempreverdes, que luego fueron sustituidas por bosques deciduos, y más tarde por bosques mixtos de coníferas y árboles deciduos. La flora de las estepas sólo aparece a finales del Mioceno. La vertiente norte del País Vasco, incluyendo Guipúzcoa, probablemente tuvo climas húmedos durante casi todo el Terciario. El desarrollo de la cadena pirenaica creó un factor suplementario de humedad al permitir la intercepción de los vientos

húmedos provenientes del Atlántico. En la vertiente sur de Alava y Navarra existieron en cambio algunos episodios áridos, tanto durante el Oligoceno como en el Mioceno.

Evidencias de glaciaciones durante el Terciario han sido reconocidas recientemente. Extensos depósitos glaciales de edad Plioceno, tanto terrestres como marinos, han sido hallados en diversas partes del mundo, pero la extensión de la cubierta de hielo es objeto de controversia. La más temprana evidencia de la presencia de hielo en la Antártida se remonta al Oligoceno tardío (hace 25 millones de años), aunque se presume que el gran casquete de hielo antártico sólo comenzó a ser construido hace 14 millones de años; antes de esa fecha sólo existieron glaciares locales.

El Cuaternario es un corto período (1,7 millones de años) en el cual se produce un abrupto cambio climático que no tiene paralelo en la historia anterior del planeta. El dramático enfriamiento del final del Plioceno va seguido por una sucesión de edades de hielo que es lo más característico del Cuaternario. Este período es subdividido en dos épocas, Pleistoceno y Holoceno; la última de ellas cubre sólo los últimos 10.000 años y también es referida como post-glacial, aunque algunas evidencias sugieren que no se trata de un período interglacial simple.

Los intentos para subdividir el Cuaternario en períodos glaciales e interglaciales y establecer su cronología han tropezado con diversos problemas, siendo el principal lo incompleto del registro estratigráfico en tierra, lo que ha conducido a un amplio rango de correlaciones basadas en datos insuficientes.

Los intentos para subdividir el Cuaternario en períodos glaciales e interglaciales y establecer su cronología han tropezado con diversos problemas, siendo el principal lo incompleto del registro estratigráfico en tierra, lo que ha conducido a un amplio rango de correlaciones basadas en datos insuficientes. Las 4 ó 5 grandes glaciaciones clásicas (en Europa, en orden de menor a mayor antigüedad: Würm, Riss, Mindel, Gunz, Donau) hasta el momento no han podido ser satisfactoriamente colocadas en una adecuada escala de tiempo, existiendo una buena correlación entre distintas áreas sólo para la última de ellas (Würm). A mayor antigüedad de los depósitos las correlaciones se toman progresivamente más inciertas (IMBRIE & IMBRIE, 1979).

Un rearrreglo crítico de la cronología del Cuaternario, basado en el análisis de las relaciones isotópicas del oxígeno en foraminíferos de sedimentos profundos marinos (donde el registro estratigráfico es relativamente completo), ha mostrado que la cronología tradicional debe ser tratada con gran reserva y circunspección (KUKLA, 1977). El estudio de sedimentos profundos marinos ha mostrado que en Europa han existido al menos 17 períodos glaciales (y otros 17 interglaciales) en los últimos 1,7 millones de años (EVANS, 1971). La curva climática muestra amplias variaciones que se correlacionan bastante bien (al menos para el último millón de años) con la curva de insolación de verano (energía solar recibida por unidad de área de la Tierra) (Figura 85). Esta última, calculada según la hipótesis de MILANKOVITICH (1930), es una función de causas astronómicas.

Entre estas causas se encuentran: (1) La oblicuidad de la eclíptica terrestre, que oscila entre 22° y 24,5° cada 40.000 años. (2) La excentricidad de la órbita elíptica de la Tierra, variable según un ciclo de 90.000 años. (3) La precesión de los equinoccios, con una periodicidad de 21.000 años. El efecto combinado de estos tres factores ocasiona que diferentes cantidades de radiación solar alcancen los hemisferios norte y sur, produciendo una compleja distribución de la energía recibida, la cual fué estudiada en primer lugar por el

físico Milankovitch y posteriormente ha sido correlacionada con la ocurrencia de episodios glaciales. A ello se agrega dos mecanismos de largo término: (1) Un incremento en la longitud del día terrestre como resultado de un efecto de marea generado principalmente por la Luna a partir del Precámbrico. (2) Fluctuaciones en la intensidad del campo geomagnético terrestre que afectan a la incidencia de material ionizado de origen solar. PEARSON (1978) ha discutido y revisado estos efectos.

A pesar de las polémicas suscitadas por este tema, hoy existe un considerable acuerdo entre los científicos. La correlación entre las curvas de radiación solar de Milankovitch y la periodicidad de los periodos fríos es ahora generalmente aceptada, especialmente desde la evidencia aportada por el registro sedimentario marino (HAMBREY & HARLAND, 1981).

Determinaciones isotópicas de oxígeno en hielo glacial conservado en los casquetes continentales han proporcionado un registro muy detallado de las variaciones de temperatura en los últimos 120.000 años (Figura 86). La curva representa el período interglacial que precede a la última glaciación (Würm), la glaciación en sí, y el período interglacial actual. Puede apreciarse que las múltiples fluctuaciones climáticas de la última glaciación son seguidas por un acentuado y repentino calentamiento.

Existen algunas predicciones sobre el clima futuro basadas en la combinación de hipótesis astronómicas con la evidencia geológica y éstas postulan que dispondremos de 1.000 años más de climas templados, los cuales serán seguidos por 22.000 años de enfriamiento con retorno a otro episodio glacial (IMBRIE & IMBRIE, 1979). Estos pronósticos no incluyen la consideración de cambios ambientales introducidos por el hombre.

Existen pocos datos relativos a las condiciones climáticas imperantes en cada intervalo de tiempo del Cuaternario, pero algunos comentarios pueden ser hechos sobre los periodos glaciales e interglaciales en general. La temperatura media en los periodos glaciales alcanzó valores de 8°C menos que en la actualidad. En su máxima extensión el hielo cubrió totalmente Escandinavia y el norte de la URSS, extendiéndose hacia el sur sobre las tierras bajas del centro-norte de Europa y llegando hacia el W hasta cubrir completamente las Islas Británicas. En Norteamérica cubrió enteramente Groenlandia, Canadá y el norte de USA hasta la latitud de Kentucky. Asociados a las principales cadenas montañosas se desarrollaron grandes campos de hielo, tanto en los Alpes, Pirineos, Himalayas, Nueva Zelanda y Patagonia, como en las altas montañas tropicales y templadas, incluyendo las de Africa y Suda-

mérica. Como contraste, el casquete de hielo de la Antártida, rodeado por océanos, no era mucho más grande que hoy. La Figura 87 muestra las áreas cubiertas por hielo durante los episodios fríos del Cuaternario.

La existencia de grandes casquetes de hielo tiene un profundo efecto sobre las circulaciones atmosférica y oceánica, las cuales desplazaron los cinturones climáticos 2.000 Km hacia el ecuador, con el resultado de un marcado estrechamiento de la zona ecuatorial durante los periodos fríos. En las zonas tropicales glaciadas los periodos fríos van asociados a condiciones de aridez, mientras que los interglaciales son generalmente húmedos.

Los grandes cambios en las condiciones ambientales producen modificaciones en la distribución de los animales. Durante las glaciaciones las zonas templadas actuales eran ocupadas por mamíferos de ambiente de tundra, como el mamut, el rinoceronte lanudo y el reno, en Europa.

Datos recientes compilados por UCHUPI (1988) indican que la formación de casquetes de hielo en Europa se inició en las altas latitudes en tiempos Pliocenos, hace 5 millones de años, pero la glaciación continental sólo está bien desarrollada a partir de hace 2,4 millones de años. Durante el máximo glacial del Würm el borde sur del hielo continental cubría el Mar del Norte y el norte y centro de Alemania, con extensos glaciares de montaña en los Alpes y Pirineos. Los puntos altos de Italia, sur de Francia, Península Ibérica y norte de Africa tenían una cubierta permanente de hielo. En los Pirineos los glaciares se extendían bastante lejos hacia abajo en las laderas norte, más frías. El loess era depositado desde el este de Francia hasta el centro de Alemania, en Argelia y a lo largo de la costa atlántica del norte de Africa. La vegetación terrestre era predominantemente de tundra.

Durante los máximos glaciales el agua polar se movía hacia el sur hasta una latitud de 41°N, donde formaba un abrupto sistema frontal que separaba el giro ciclónico subpolar del giro anticiclónico subtropical. La Corriente del Golfo (Gulf Stream) era forzada hacia el sur por la Corriente del Labrador. El frente polar alcanzaba la península ibérica y marcaba la posición de los Oestes, los cuales durante el invierno deben haber sido comparables en intensidad a los "Howling Fifties" que presenta la Antártida actualmente. La Corriente de Canarias tenía aguas 8°C más frías que hoy y se extendía lejos costa afuera y hacia el sur. La intensificación de los Alisios extendió la surgencia (upwelling) de aguas costeras al talud continental, intensificando la circulación de aguas profundas. En el norte de Africa la fuerte surgencia costa afuera produjo una fase de desertificación. Con la falta de cobertura vegetal, la erosión por el viento se incrementó, y

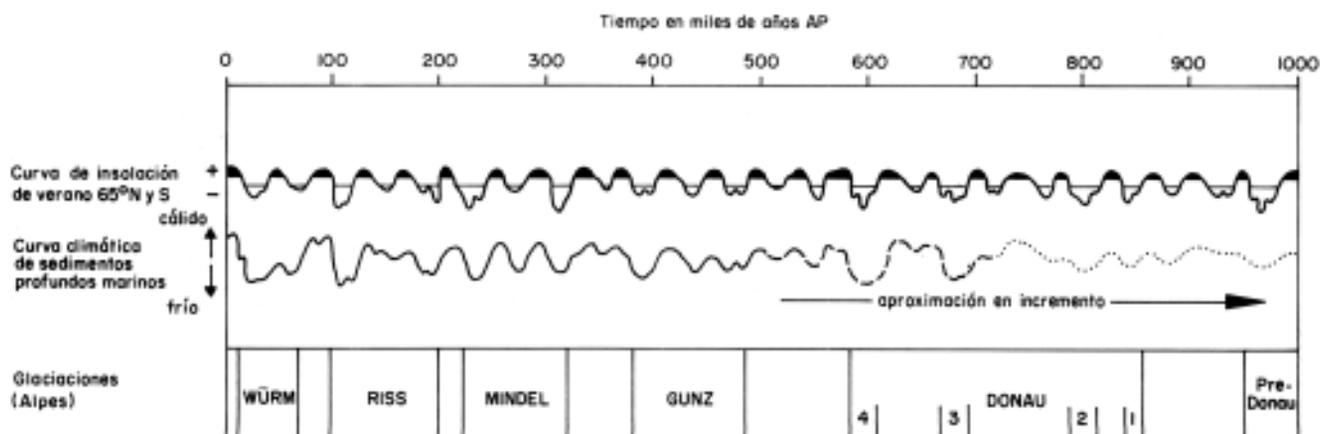


Figura 85. Cambio climático y cronología tentativa del último millón de años. (De: EVANS, 1971).

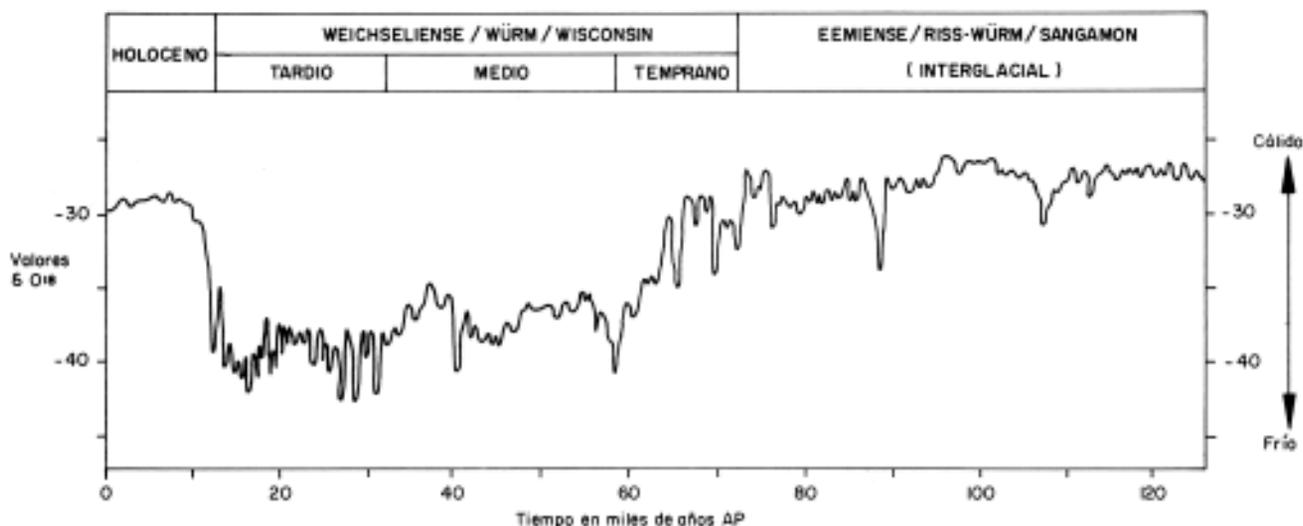


Figura 86. Variaciones en la relación isotópica de oxígeno (O18/O16) a través del hielo continental de Groenlandia durante los últimos 120.000 años. Los valores altos representan temperaturas altas. (De: HAMBREY & HARLAND, 1981).

grandes cantidades de polvo eólico fueron transportadas al océano. Durante el verano el frente termal en el Atlántico se retiraba hasta el centro del Golfo de Vizcaya, decreciendo la intensidad de los procesos en el norte de África. Los icebergs en el mar alcanzaban latitudes muy meridionales antes de fundirse en aguas cálidas y han sido hallados bloques erráticos (transportados por los icebergs) en sitios tan al sur como el monte submarino Great Meteor, a 30°N.

La deglaciación en el Atlántico entre 40° y 65°N sigue tres etapas (RUDDIMAN & McINTYRE, 1981): calentamiento en la región SE y central, hace 13.000 años; calentamiento de las secciones nor-centrales, hace 10.000 años; y calentamiento en el Mar del Labrador, hace 9.000 a 6.000 años. En esta trama existe un período de enfriamiento entre hace 11.000 a 10.000 años, durante el intervalo conocido en Europa como Dryas temprano.

Adicionalmente durante el Cuaternario se producen marcadas fluctuaciones del nivel del mar (relacionadas con la construcción y fusión de las masas de hielo) y levantamientos en los Pirineos, renovando la erosión de los valles y produciendo a continuación un descenso de los niveles de base locales, con la consiguiente incisión del relieve. En los macizos kársticos de niveles altos, la erosión glacial rebaja el terreno y recorta antiguas redes subterráneas. El drenaje subterráneo abandona antiguos conductos, se hunde siguiendo el descenso experimentado por los niveles de base, y crea nuevos sistemas de galerías activas (GALAN, 1991). Numerosas simas de Guipúzcoa (p.ej. Aitzbeltz, en Izarraitz; Saastarri, Leizebeltz o Basolo, en Aralar) se presentan hoy en posiciones topográficas que no cuentan con agua suficiente para explicar su formación, y ello es producto de la modificación del relieve por la denudación superficial.

Un cuadro de los episodios climáticos fríos Pleistocenos en las montañas de Guipúzcoa puede ser inferido en base al gradiente altotérmico actual. La temperatura media experimenta un descenso aproximado de 0,5°C por cada 100 m de incremento en altitud. Ello supone que un descenso en la temperatura media de 8°C (condición reinante durante los máximos glaciales) equivale a una variación de 1.600 m en altitud. Las zonas de montaña que hoy alcanzan 1.000 m deben haber tenido un clima equivalente (considerando sólo la altura) al que impera hoy a 2.600 m, es decir, un clima de tipo alpino correspondiente a un piso nival. Evidencias puntuales de glaciario en niveles altos de Guipúzcoa han sido reportadas para Aralar y Aitzgorri. Es de suponer que en

niveles medios y bajos este efecto se atenúa por la proximidad al Cantábrico y el efecto moderador que introduce un clima oceánico. Probablemente una localidad como San Sebastián, situada prácticamente a nivel del mar, debe haber tenido durante los episodios fríos una temperatura media próxima a los 5°C. En muchas partes de Guipúzcoa los ambientes subniveles y de tundra deben haber alcanzado gran extensión, pero también es probable la persistencia de bosques en los enclaves húmedos de los valles. La información palinológica es por el momento escasa y fragmentaria. Durante los interglaciales, en cambio, extensos bosques de caducifolios y coníferas coexistieron bajo climas húmedos y templados.

El límite Holoceno/Pleistoceno es colocado generalmente 11.000 años antes del presente. Hace 15.000 años el nivel del mar estaba 110 m más bajo que en la actualidad y emergía parte de la plataforma continental; la línea de costa estaba alejada varios kilómetros de su posición actual. Para hace 11.000 años el nivel del mar había ascendido 60 m, debido a la extensa ablación sufrida por los casquetes nórdicos de hielo. Esta tendencia se interrumpió brevemente durante el intervalo frío del Dryas. Luego el mar prosiguió ascendiendo y alcanzó su presente nivel hace 5.000 años. La inundación del Mediterráneo por agua dulce transformó esa región en un estuario, con ingreso de agua profunda atlántica y sobreflujo de agua menos densa mediterránea. En la costa cantábrica los últimos ascensos del nivel del mar generaron rías y estuarios, y gran parte de los sedimentos provenientes de tierra son atrapados en estas regiones creando la presente fase de sedimentación.

BIOGEOGRAFIA: DISTRIBUCIONES DE FAUNA Y ENDEMISMOS.

En este apartado serán consideradas las distribuciones geográficas de los cavernícolas más representativos del karst de Guipúzcoa, tratando separadamente las formas stygobias y los troglobios terrestres.

Fauna acuática.

Los grupos que contienen formas stygobias en el karst de Guipúzcoa son los siguientes:

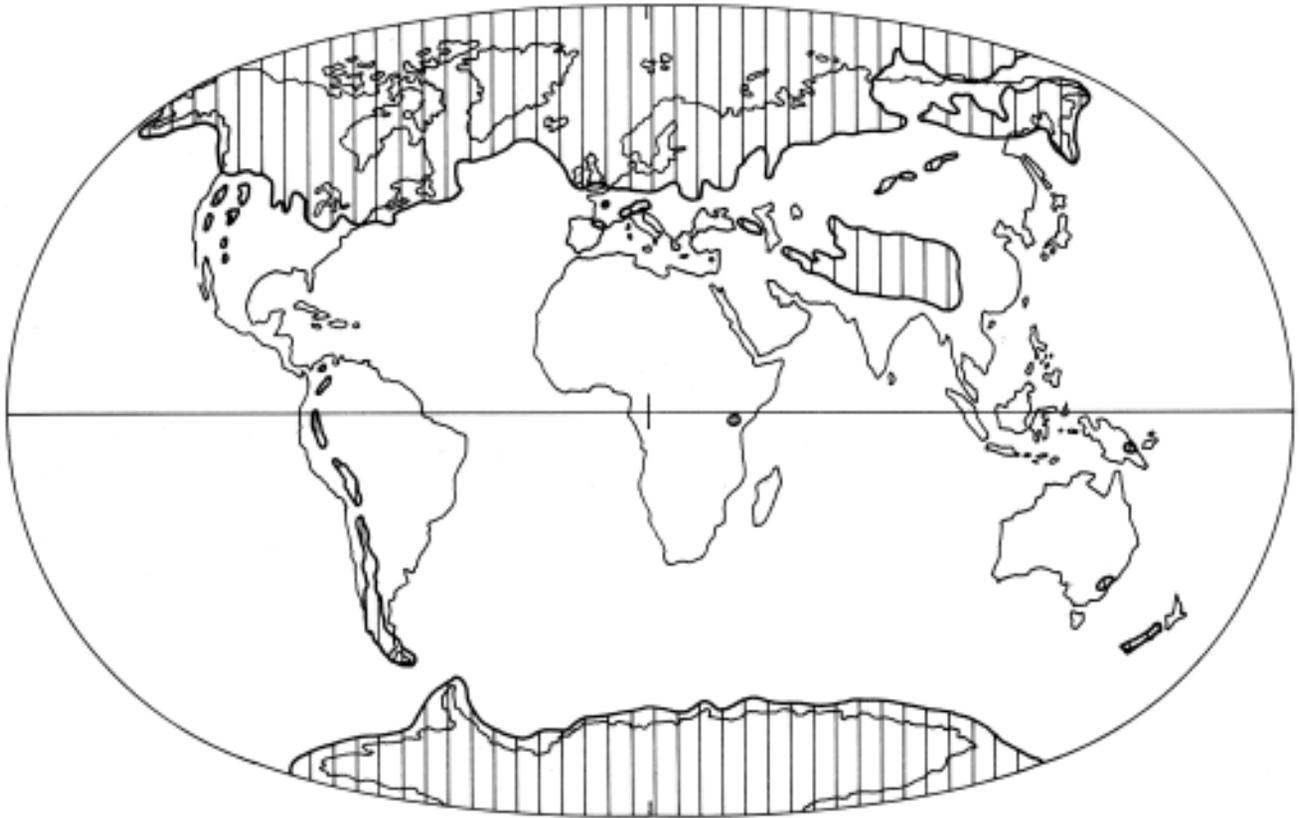


Figura 87. Areas glaciadas durante los episodios fríos del Cuaternario. (De: EVANS, 1971; modificado).

(1) *Platyhelminthes. Turbellaria. Tricladida.*

Sólo el suborden *Paludicola* (planarias de agua dulce) posee especies cavernícolas, las cuales están distribuidas en la región Paleártica. En la fauna hipógea de Guipúzcoa está representada la especie stygobia *Crenobia anophthalma*, de la familia *Planariidae*. La forma troglófila *Crenobia alpina* habita en aguas epígeas en Europa septentrional, pero en la parte sur de su área de distribución (Pirineos, País Vasco, Cantabria) generalmente se la encuentra en habitats hipógeos. La forma stygobia *Crenobia anophthalma* es muy próxima a la anterior, pero es estrictamente hipógea, depigmentada y sin ojos. Su distribución comprende el karst balcánico, donde es muy frecuente, y algunas cavidades del País Vasco (Alava y Guipúzcoa), donde es relativamente rara. Se trata en consecuencia de una distribución disyunta.

La familia *Planariidae* posee otros géneros stygobios, como *Planiolia* (distribuido en la región norepirenaica francesa) y *Atrioplanaria* (en Isère y Saboya). Las formas stygobias más comunes en el centro de Europa pertenecen a otra familia (*Dendrocoelidae*), con numerosas especies en los karsts franceses.

(2) *Annelida. Oligochaeta.*

Las formas stygobias de nuestra fauna están representadas por el género *Haplotaxis*, distribuido en la región norepirenaica francesa y el País Vasco. *Haplotaxis leruthi* es común en numerosas cuevas norepirenaicas. En la península ibérica sólo son conocidas dos especies stygobias. *Haplotaxis navarrensis*, de cavidades de Aralar y Aitzgorri, y encontrada recientemente en Ojo Guareña (zona de Burgos próxima a Alava); y *Haplotaxis cantabronensis*, del karst de Ramales, Santander (próximo a Vizcaya).

Los *Haplotaxis* cavernícolas están así distribuidos en el

País Vasco y vecinos relieves cantábricos. En los Pirineos franceses son sustituidos por otra especie del mismo género.

Haplotaxis navarrensis puede ser considerado un endemismo vasco.

(3) *Arachnida. Acarina.*

Los ácaros acuáticos hipógeos pertenecen a dos grupos. Los *Hydrachnellae*, habitantes del medio hyporheico (intersticial), y los *Limnohalacaridae*, grupo que contiene especies ubiquestas y cavernícolas, y que también habitan en el hyporheico. Cabe destacar que los *Limnohalacaridae* derivan de formas marinas de *Halacaridae*.

Los *Limnohalacaridae* están representados por tres especies. *Soldanellonyx chappuissi* y *S.monardi*, distribuidos en cuevas de Guipúzcoa y Santander, pero con distribuciones muy amplias fuera de la península (*P.chappuissi* en Europa y USA; *P.monardi* en los Pirineos, Creta, norte de Europa y USA); estas especies han sido encontradas también en biotopos no-cavernícolas (fondo de lagos alpinos, manantiales de alta montaña, lagos y marismas nórdicos); por ello son consideradas especies ubiquestas. En nuestra región su habitat es exclusivamente cavernícola y son incluidas en la categoría de troglófilos.

Troglohalacarus dentipes sólo es conocida de la localidad tipo: la cueva de Iturmendi (San Sebastián); presenta ojos depigmentados y se la considera stygobia; es un endemismo exclusivo de Guipúzcoa.

Estas son las únicas especies y las únicas localidades de *Limnohalacaridae* en la península ibérica.

(4) *Crustacea. Copepoda. Cyclopoida.*

Los copépodos ciclópodos estrictamente stygobios de nuestra fauna están representados por el género *Speocyclops*.

El género posee 14 especies, todas ellas stygobias, distribuidas a lo largo de la zona norte del Mediterráneo, desde el Caúcaso hasta los Pirineos y País Vasco (Figura 88). A la península ibérica sólo llegan 3 especies: *S.sebastianus* (descrita de la cueva de Aitzbitarte y única localidad conocida), *S.spelaeus* (de Guipúzcoa y Santander) y *S.cantabricus* (de zonas de Santander próximas a Vizcaya). *S.spelaeus* es considerada un endemismo vasco y *S.sebastianus* un endemismo estrictamente guipuzcoano. Otras especies del género están presentes en los karsts franceses meridionales (Pirineos, Causses, Cévennes), Italia, Yugoslavia, Rumania, Grecia y Caúcaso.

Una especie afín a las anteriores es *Graeteriella unisetiger*, ampliamente distribuida en cuevas en los Pirineos franceses y centro de Europa (Figura 89), y considerada stygobia por numerosos autores (VANDEL, 1965; GINET & JUBERTHIE, 1987; BELLES, 1987). MARGALEF (1953) la cita de biotopos epigeos de Gran Bretaña, por lo cual debe ser considerada stygófila. En cualquier caso su distribución en la península ibérica se circunscribe a cavidades de Guipúzcoa y Santander.

(5) Crustacea. Copepoda. Harpacticoida.

Los copépodos harpacticoides stygobios tienen distintos orígenes y pueden derivar de formas marinas, muscícolas e intersticiales. En la fauna hipógea guipuzcoana hay 7 especies stygobias de 3 familias distintas.

La familia *Ameiridae* sólo posee dos especies stygobias en la península ibérica: *Stygonitocrella dubia* y *Nitocrella vasconica*, sólo conocidas de cuevas de Ernio y por tanto son endemismos guipuzcoanos. Este grupo es de origen marino y además de especies cavernícolas posee otras de hábitos intersticiales, sobre todo litorales, algunas de ellas encontradas en aguas de cierta salinidad.

La familia *Canthocamptidae* posee representantes stygobios en el género *Bryocamptus*, de origen muscícola. Los *Bryocamptus* poseen especies estrictamente cavernícolas, junto a otras epigeas habitantes del intersticial y de musgos. En el karst de Guipúzcoa están representadas 5 especies: dos stygófilas de amplia distribución (*B.pygmaeus* y *B.weberi*) y tres stygobias. Estas últimas son los únicos representantes stygobios del género en la península ibérica y su distribución es la siguiente: *B.dentatus* sólo es conocida de la cueva de Aitzbitarte (Guipúzcoa) y otras dos cavidades, del país vasco francés e Italia; *B.pyrenaicus* es conocida de cavidades de Aralar y región norpirenaica francesa; *B.zschokkei* es abundante en los Pirineos franceses; la subespecie *B.zschokkei halcanicus* (que algunos autores elevan al rango de especie) sólo es conocida de cavidades de Guipúzcoa y Santander. El género, que como hemos mencionado tiene también representantes epigeos, posee una amplia distribución en Europa. Las especies cavernícolas son particularmente abundantes en los karsts del sur de Francia. Las tres especies stygobias citadas presentan distribuciones de tipo vasco-norpirenaico, y en el caso de *B.dentatus* extendida hasta el karst de Italia, aunque con áreas disyuntas.

La familia *Parastenocaridae* tiene un probable origen intersticial marino. En la península ibérica sólo existen dos especies stygobias: *Parastenocaris cantabrica* y *P.stammeri*, distribuidas en cavidades de Santander y Guipúzcoa. Otras especies cavernícolas del género se distribuyen en los Pirineos occidentales franceses (dos especies) y en el sur de Italia (una especie). El género *Parastenocaris* cuenta además con otras especies que habitan en el intersticial.

En total el género *Parastenocaris* posee cerca de 70 especies en las regiones tropicales y templadas. La mayoría de ellas son intersticiales y sus ambientes pueden ser salados, salobres o de agua dulce. En opinión de NOODT (1962) las

formas de agua dulce derivan de ancestros marinos. En las regiones tropicales (Indonesia, Guayana) algunas especies se han transformado en muscícolas, mientras que en las regiones templadas han colonizado ambientes intersticiales y cavernícolas, como es el caso de las especies stygobias europeas. El área de distribución de las formas stygobias europeas se extiende desde Italia hasta la zona norpirenaica y región vasco-cantábrica.

(6) Crustacea. Isopoda.

Los isópodos acuáticos contienen formas stygobias en varias familias.

La familia *Stenasellidae* está representada por el género stygobio *Stenasellus* (Figura 90), de origen marino antiguo. Los *Stenasellus* presentan caracteres muy primitivos y están distribuidos en habitats hipógeos de Eurasia y África tropical.

Stenasellus breuili es un endemismo guipuzcoano, sólo conocido de cavidades de Aitzgorri y Aralar.

Stenasellus virei habita tanto en cuevas como en el hypohelminorheico, y comprende 5 subespecies. La forma nominal *S.v.virei* era conocida de cuevas del Pirineo y sur de Francia; en el País Vasco ha sido encontrada en la cueva de Alt-xerri (Guipúzcoa) y en una cueva de Urbasa (Navarra); también ha sido reportada de biotopos intersticiales en las cuencas del Garona y del Dordoña (Francia) y del Ebro (Pirineos catalanes y cadena costera catalana). Otras tres subespecies (*S.virei boui*, *S.virei hussoni* y *S.virei angelieri*) poseen distribuciones restringidas en la zona norpirenaica, en aguas sobre todo intersticiales. *S.virei buchneri* habita el intersticial y cuevas en la región cantábrica (Asturias, Santander).

La familia *Asellidae* está representada en el País Vasco por dos formas stygobias de *Proasellus* del grupo *spelaeus*. El grupo contiene 7 especies, de hábitos cavernícolas o intersticiales, y estrechamente relacionados. Cuatro de ellas son endémicas de Portugal; *P.cantabricus* de Santander; *P.chappuisi* es endémica del País Vasco (cavidades de Alava y Guipúzcoa); y *P.spelaeus aquae-calidae*, propia del país vasco francés (macizo de Arbailles, Laruns y zonas próximas) habiéndose encontrado recientemente en una cueva del Pirineo de Huesca. Las especies de Santander y País Vasco son preponderantemente cavernícolas, mientras que las portuguesas tienen una distribución en el intersticial y karsts costeros.

Existen otros dos grupos de isópodos acuáticos de origen marino representados en el karst de Guipúzcoa por formas troglófilas.

Jaëra ortizi, de la familia *Jaeridae*, es un endemismo guipuzcoano sólo conocido de un pequeño macizo kárstico próximo a Pasajes. En la península ibérica no son conocidas otras especies, con la excepción de *Jaëra halearica*, de zonas calizas litorales de la isla de Mallorca. Ambas especies son muy próximas entre sí y en opinión de MARGALEF (1953) derivan directamente de la especie marina *Jaëra nordmanni*, de la cual difieren muy poco. Recientemente han sido colectados otros ejemplares de *Jaëra* (afines a *J.nordmanni*) en la cueva de las Brujas (Zugarramurdi), a 20 Km del mar. Estos ejemplos ilustran muy bien la colonización del medio kárstico a partir de elementos marinos.

Sphaeroma hookeri, de la familia *Sphaeromatidae*, es un troglófilo de Guipúzcoa, con características comparables a las del caso anterior. El suborden *Sphaeromidea*, al cual pertenece, está compuesto principalmente por animales marinos. La especie *Sphaeroma hookeri* es un habitante de aguas salobres, encontrada primero en un meandro de San Sebastián, y posteriormente en la cueva de Unanue, a 4 Km del mar en San Sebastián. La especie soporta desde salinidades próximas a las del mar hasta aguas dulces en el karst, pero no ha colonizado las aguas continentales epigeas. La especie es conoci-

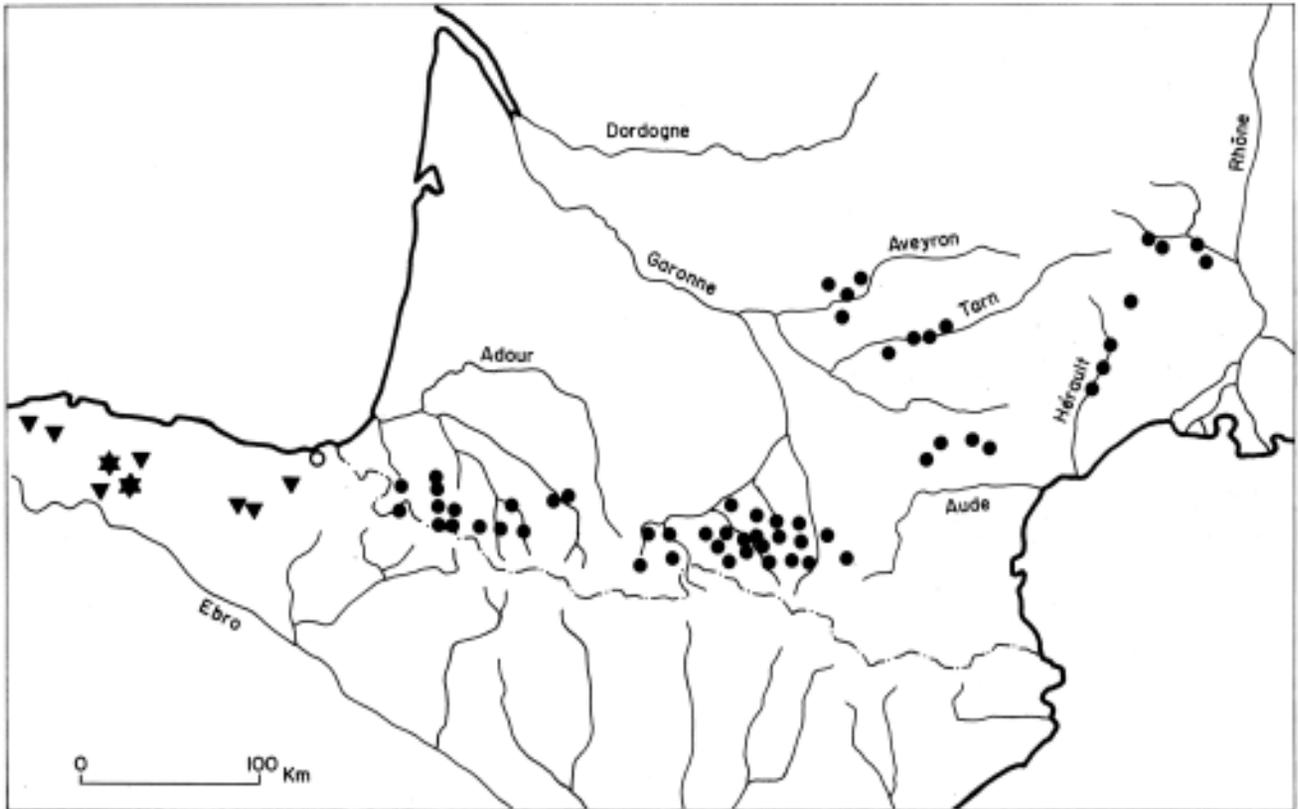


Figura 88. Distribución geográfica de los copépodos stygobios del género *Speocyclops* en el sur de Francia y norte de la península ibérica. *Speocyclops sebastianus* (círculo blanco); *S. spelaeus* (triángulo negro); *S. cantabricus* (estrella); otras especies de *Speocyclops* (círculos negros). (Datos franceses de: GINET & JUBERTHIE, 1987).

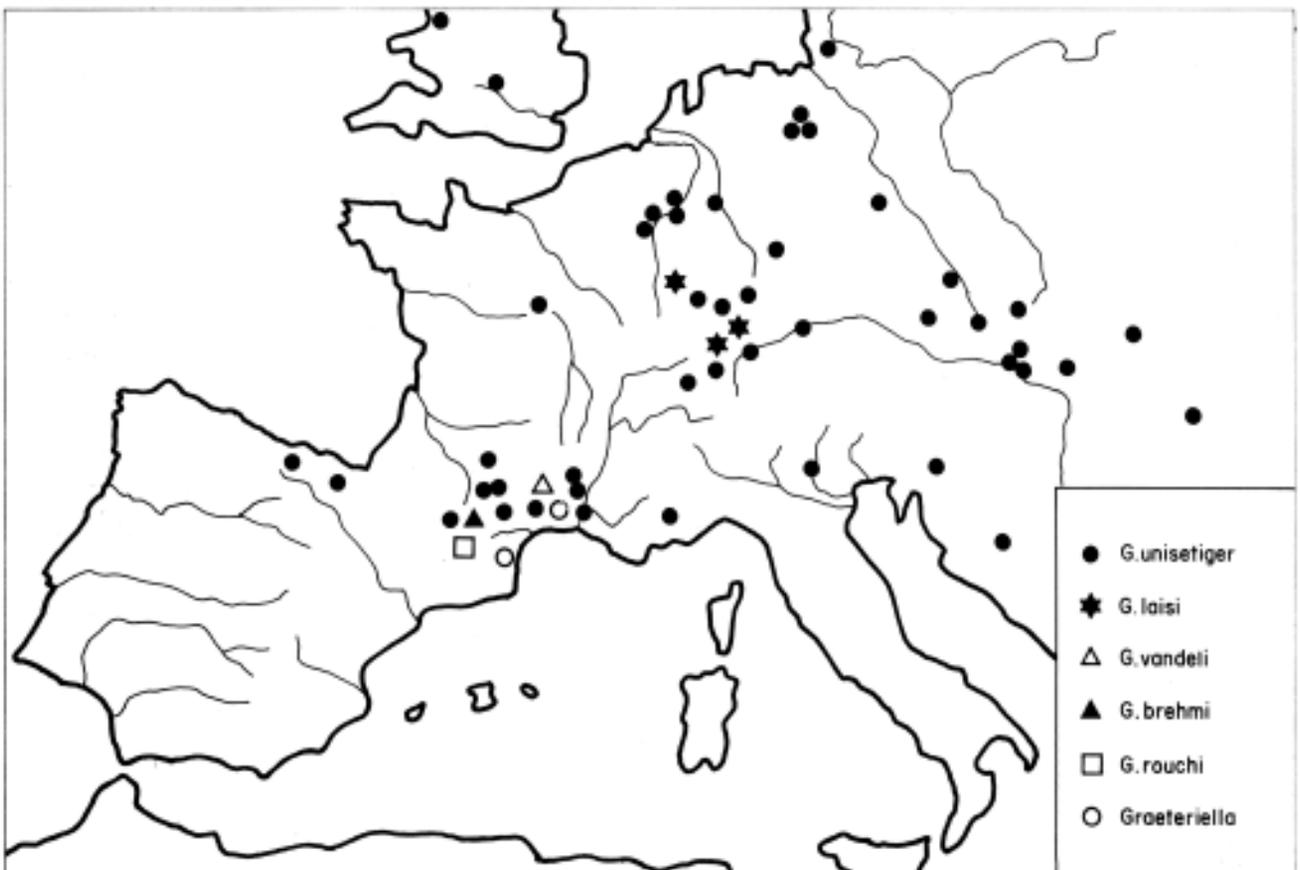


Figura 89. Distribución, en Europa, de los copépodos stygobios del género *Graeteriella*. (De: LESCHER MOUTOUE, 1973; modificado).

da de lagunas salobres en el litoral mediterráneo y atlántico europeo.

(7) *Crustacea. Amphipoda.*

Los anfípodos stygobios de Guipúzcoa están representados por cinco especies de dos géneros de origen marino: los *Niphargus* (de la familia *Niphargidae*) y los *Pseudoniphargus* (de la familia *Hadziidae*).

El género *Niphargus* habita todo tipo de aguas subterráneas y tiene una amplia distribución en el centro de Europa (Figura 91). Las dos formas señaladas para Guipúzcoa son estrictamente stygobias.

Niphargus ciliatus cismontanus sólo es conocida de dos cavidades en los macizos de Aitzgorri e Izarraitz, y es por tanto un endemismo guipuzcoano.

Niphargus longicaudatus habita en cavidades de los Balcanes, Italia, sur de Alemania y Francia. En la península ibérica sólo es conocida en el País Vasco (Guipúzcoa, y zonas próximas de Vizcaya y Navarra). Posteriormente fué encontrada otra especie peninsular de *Niphargus*, *N. delamarei*, en la parte más oriental del Pirineo catalán, tanto en cuevas como en pozos y biotopos hyporheicos.

El género *Niphargus* está ampliamente distribuido en Europa, exceptuando las zonas del norte. Su límite norte coincide aproximadamente con la línea de máxima extensión de los glaciares cuaternarios (Figura 91) (RUFFO, 1982; KARAMAN & RUFFO, 1986). Su límite SW son los Pirineos franceses, faltando en la península ibérica, con la excepción de las dos áreas segregadas indicadas (País Vasco y Cataluña) en las cuales rebasa sobre ambos bordes la cadena pirenaica.

El género *Pseudoniphargus* tiene una distribución amplia, ampli-atlántica y mediterránea occidental: norte de África, península ibérica, sur de Francia, Yugoslavia, Córcega y Madeira. Las especies ibéricas tienen una distribución disjunta, en tres áreas: zona norte vasco-cantábrica, zona sur bética, y zona oeste lusitana, cada una de ellas con sus propios conjuntos de especies endémicas. Esta distribución en

parte coincide con la distribución de las áreas calizas en la península; aunque la ausencia del género en las zonas de levante y centro-este peninsular no tiene una explicación clara. Conviene destacar que las formas de las zonas oeste y sur son básicamente intersticiales, mientras que en la zona norte hay tanto formas intersticiales como cavernícolas, predominando las primeras en la parte más oriental (Picos de Europa) y las segundas en la parte occidental (País Vasco).

En la zona norte peninsular (desde Asturias a Navarra) el género *Pseudoniphargus* comprende 14 especies, la mayoría de ellas con pequeñas distribuciones alopátricas, limitadas a una simple cuenca de drenaje o a un área kárstica (NOTENBOOM, 1990). Siete de ellas están presentes en el País Vasco y tres en Guipúzcoa. La mayoría de las especies del País Vasco son stygobias; en la zona vasco-santanderina predominan las cavernícolas-intersticiales; y en Asturias son predominantemente intersticiales. Este hecho aparentemente está en relación con la mayor extensión del hyporheico y napas parafluviales epígeas en la parte oriental del área, mientras que en el País Vasco estos medios intersticiales son muy reducidos o están casi ausentes. Las tres especies guipuzcoanas son stygobias y endémicas.

Pseudoniphargus incantatus es conocida de Aitzbitarte (Guipúzcoa) y zonas navarras próximas del Ugarana y Bidasoa (Zugarramurdi, Urdax, Yanci). *P. unisexualis* habita en cavidades frías de zonas altas de Aitzgorri (cueva de San Adrián) y Aralar (sistema Ormazarreta). *P. vasconiensis* tiene una distribución más amplia, a menor altitud, en cavidades de Aitzgorri, Aralar, Ernio y Otxabio, incluyendo zonas limítrofes con Navarra y Alava.

(8) *Insecta. Colembolla.*

La familia *Sminthuridae* incluye formas terrestres adaptadas a la vida acuática. Los minúsculos *Arrhopalites* pueden ser considerados formas stygobias, ya que viven sobre películas de agua en la superficie húmeda de las estalactitas y en los gours. El género posee algunos representantes en las cuevas del Jura, Vercors y Alpes marítimos. En la península ibé-

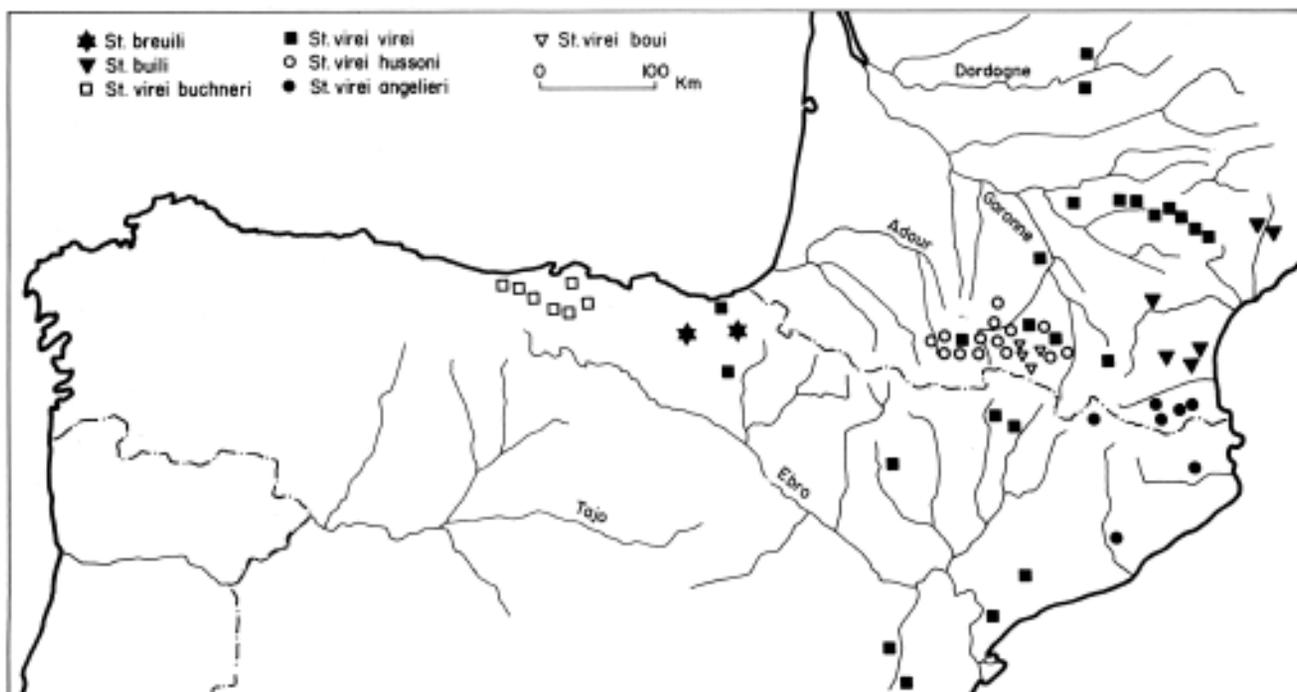


Figura 90. Distribución de las formas stygobias de *Stenassellus* en el sur de Francia y norte de la península ibérica. (De: MAGNIEZ, 1978; modificación).

rica sólo se presentan dos especies, endémicas y exclusivas de Guipúzcoa: *Arrhopalites boneti*, de Aralar, y *Arrhopalites furcatus*, de Aitzbitarte.

Conclusiones sobre la distribución de los stygobios.

(1) Para analizar las distribuciones de fauna hay que distinguir entre las distribuciones a nivel de género, las distribuciones de las formas stygobias de un género que posee tanto formas cavernícolas como intersticiales, y las distribuciones a nivel de especie.

Las distribuciones a nivel de género suelen ser amplias. El conjunto de formas stygobias de un género posee distribuciones más restringidas, pero todavía bastante amplias y a menudo disyuntas, ya que las zonas calizas están separadas. A nivel de especie las formas stygobias ocupan áreas poco extensas, siendo frecuentes las localizaciones puntuales y los endemismos. No obstante, en general, la distribución de los stygobios es mucho más amplia que la de los troglobios terrestres, que generalmente poseen distribuciones restringidas incluso a nivel de género. Este hecho probablemente sea debido a las mayores posibilidades de dispersión que ofrece el medio acuático y que comprende complejos sistemas subterráneos en continuidad con medios hipógeos intersticiales.

(2) La mayoría de los grupos de crustáceos stygobios está ausente del norte de Europa. El género *Niphargus* ilustra a este respecto el fenómeno y el límite norte de su área de distribución coincide con el límite de la máxima extensión de las zonas glaciadas cuaternarias (Figura 91). Ejemplos parecidos se presentan en otros grupos de crustáceos, como copépodos *Cyclopoida* y *Harpacticoida*, ostrácodos, isópodos *Asellidae* y *Stenasellidae*, anfípodos *Pseudoniphargus*.

(3) El género *Niphargus* ejemplifica también otra característica de la fauna stygobia guipuzcoana que merece ser destacada de manera especial. A nivel de género (o incluso de grupos taxonómicos superiores) los stygobios que poseen una amplia distribución en Europa llegan hasta los Pirineos franceses, pero están ausentes en la península ibérica, con la excepción del País Vasco y zonas próximas o similares (Ver p.ej. Figuras 88, 89, 91).

En el caso concreto de la distribución de *Niphargus*, ésta rebasa los Pirineos sólo en el País Vasco y una pequeña porción oriental del Pirineo Catalán. Lo mismo ocurre con los isópodos *Stenasellidae*. En la mayoría de los casos la distribución es exclusivamente vasco-europea o vasco-cantábrica-europea; ejemplos en turbelarios *Crenobia*, oligoquetos *Haplotaxis*, ácaros *Limnohalacaridae*, ciclópodos *Speocyclops* y *Graeteriella*, harpacticídeos *Stygonitocrella*, *Nitocrella*, *Bryocamptus* y *Parastenocaris*, isópodos asélidos (*Proasellus* grupo *spelaeus*), jaéridos y esferomátidos, y colémbolos *Arrhopalites*.



Figura 91. Área de distribución de los anfípodos del género *Niphargus*. La línea de trazos indica la extensión de los hielos durante la glaciación Mindel; la línea continua, el límite de los hielos durante el Würm. (De: RUFFO, 1982; modificado).

En los casos de *Niphargus*, *Pseudoniphargus*, *Stenasellus* y *Proasellus*, los representantes vascos o vasco-cantábricos son formas stygobias, mientras que las especies ibéricas son predominantemente intersticiales.

Esquemáticamente, la fauna stygobia vasca tiene una clara afinidad europea; mientras que la fauna ibérica posee especies distintas, con afinidades norteafricanas, y con predominio de formas intersticiales en los grupos considerados.

(4) A nivel de especie destaca que el 64% de la fauna stygobia guipuzcoana es endémica (14 especies del País Vasco, 9 de las cuales exclusivas de Guipúzcoa, sobre un total de 22). Hay además 3 especies guipuzcoano-santanderinas, 2 guipuzcoano-norpirenaicas y 3 vasco-europeas.

Son endemismos guipuzcoanos: *Troglohalacarus dentipes*, *Speocyclops sebastianus*, *Stygonitocrella dubia*, *Nitocrella vasconica*, *Stenasellus breuili*, *Niphargus ciliatus cismon-tanus*, *Pseudoniphargus unisexualis*, *P.vasconiensis*, *Arrhopalites boneti*, *A.furcatus*.

Son endemismos vascos: *Haplotaxis navarrensensis*, *Speocyclops spelaeus*, *Jaëra ortizi*, *Proasellus chappuisi*, *Pseudoniphargus incantatus*.

Distribuciones disyuntas vasco-europeas las presentan: *Crenobia anophthalma* (País Vasco y Balcanes), *Bryocamptus dentatus* (Guipúzcoa, País vasco francés e Italia), y *Niphargus longicaudatus* (País Vasco, sur de Europa).

Distribuciones guipuzcoano-norpirenaicas las presentan: *Bryocamptus pyrenaeus*, *Stenasellus virei virei*.

Distribuciones guipuzcoano-cantábricas las presentan: *Bryocamptus zschokkei balcanicus*, *Parastenocaris cantabrica*, *P.stammeri*.

Adicionalmente no hay que olvidar que nos estamos refiriendo sólo a las especies presentes en Guipúzcoa. Las 14 especies que son endemismos vascos están presentes en Guipúzcoa, pero en el conjunto del País Vasco el número de endemismos es considerablemente mayor. Por ello el País Vasco, en general, y Guipúzcoa, en particular, constituyen un

área muy activa de especiación y diversificación de formas stygobias.

(5) De las formas stygobias citadas algunas pertenecen a grupos compuestos enteramente por formas dulceacuícolas. Este es el caso de los turbelarios Tricladida y oligoquetos *Haplotaxidae*. Los copépodos *Speocyclops* y *Graeteriella* probablemente derivan de antiguas formas muscícolas, al igual que los harpacticidos *Bryocamptus*. Pero la mayoría de las formas stygobias no tiene un origen dulceacuícola o epígeo, sino primariamente marino. Son ejemplo de ello los ácaros *Limnohalacaridae*, los copépodos *Ameiridae* y *Parastenoracaridae*, los isópodos *Asellidae* y *Stenasellidae* (más las formas stygófilas de *Jaeridae* y *Sphaeromatidae*), los anfipodos *Niphargidae* y *Hadziidae*.

En muchos casos el medio de transición utilizado por los ancestros de los stygobios para acceder al karst parece haber sido el intersticial. Algunas de las formas citadas pertenecen a géneros que incluyen representantes tanto cavernícolas como intersticiales. Pero a nivel de especie el karst guipuzcoano se caracteriza por poseer una inmensa mayoría de formas cavernícolas estrictas. Probablemente ello sea debido al escaso desarrollo que presenta el intersticial de los valles. Es de suponer que en el pasado la situación pudo haber sido algo diferente y, en consecuencia, ello sugiere un origen relativamente antiguo para muchas de las especies presentes. Este tema será desarrollado con mayor amplitud en los apartados de colonización y evolución.

Fauna terrestre.

Los grupos que contienen formas troglobias en el karst de Guipúzcoa son los siguientes:

(1) *Mollusca. Gastropoda. Ellobiidae.*

El género *Zospeum* posee 15 representantes troglobios en Europa, distribuidos en los karsts yugoeslavos, norte de Italia, y región vasco-pirenaica. Esta última posee en la península ibérica 4 especies, dos de ellas representadas en Guipúzcoa: *Z. bellesi* (de cavidades de Guipúzcoa, Navarra y Huesca), *Z. suarezi* (del País Vasco, incluyendo Guipúzcoa, y Santander), *Z. biscaiense* (de Vizcaya), y *Z. schauffusi* (de Santander y Asturias) (Figura 92).

(2) *Arachnida. Pseudoscorpionida.*

Las formas troglobias de pseudoscorpiones de Guipúzcoa pertenecen a dos géneros (*Chthonius* y *Neobisium*) de dos familias distintas (*Chthoniidae* y *Neobisiidae*). Las formas troglobias de *Chthonius* son cavernícolas poco modificados y pertenecen al subgénero *Ephippiochthonius*, el cual posee en la península ibérica 8 especies de la región mediterránea, dos de Asturias y una endémica de Guipúzcoa, del macizo de Ernio. La familia *Neobisiidae* posee formas troglobias altamente modificadas, agrupadas en el subgénero *Blothrus* del género *Neobisium* (Figura 93), el cual posee en el País Vasco 12 especies, 10 de ellas endémicas y sólo 2 halladas en otras cuevas fuera del país, una de ellas en Cantabria y otra en Lleida. El subgénero posee 3 especies adicionales ibero-baleares. En la región de Cataluña, Levante y Mallorca los pseudoscorpiones troglobios están representados por otros géneros (*Roncus*, *Acanthocreagris*, *Troglobisium*).

De las especies vascas de *Neobisium*, 8 están representadas en Guipúzcoa y 7 de ellas son endémicas exclusivas de Guipúzcoa. Las distribuciones de cada especie se circunscriben a macizos y cavidades aisladas.

En conjunto destaca que el País Vasco, y en particular el territorio guipuzcoano, constituyen el centro de diferenciación de los *Neobisium* troglobios, con un elevado número de especies, la mayoría de ellas endémicas.

(3) *Arachnida. Opiliones.*

Las formas troglobias pertenecen a dos familias distintas: *Travuniidae* e *Ischyropsalidae*. Los primeros pertenecen al suborden *Laniatores*, el cual contiene cavernícolas altamente modificados de antiguo origen. El grupo está representado en nuestra fauna por el género *Peltonychia*, con tres especies, dos de ellas consideradas troglófilas y la forma troglobia *Peltonychia navarica*. Esta habita en cavidades del país vasco francés (Sara, Laburdi) y del macizo de Orobe. La familia *Travuniidae* comprende 18 especies europeas, tanto cavernícolas como habitantes de biotopos muy húmedos (musgos); su área de distribución (Figura 94) abarca las cordilleras balcánicas de Dalmacia y Slovenia, SW de los Alpes y Macizo Central francés, zona norpirenaica y región vasco-cantábrica. A esta familia pertenece también la especie troglobia *Abasolea sarea*, sólo conocida de la cueva de Sara.

La familia *Ischyropsalidae* del suborden *Palpatores* está representada por 6 especies del género *Ischyropsalis*, 3 de ellas troglófilas y otras 3 consideradas troglobios poco modificados (troglobios poco troglomorfos). Estas últimas presentan la siguiente distribución. *Ischyropsalis dispar* es conocida de cuevas de Vizcaya, Alava y Sierra de Aralar (Kilixketa, Putxerri, sinclinal central). *I. magdalenae*, de cuevas de Galdames y Carranza (Vizcaya) y Aralar. *I. espagnoli*, exclusiva de Aralar. El género, ampliamente distribuido en Europa, incluye formas muscícolas y cavernícolas; en la península ibérica se extiende únicamente por la zona norte vasco-cantábrica, más una especie que alcanza los Pirineos orientales y el macizo de Montseny.

Las cuatro especies de opiliones citadas son endemismos vascos.

(4) *Arachnida. Araneida.*

Las formas troglobias comprenden 4 especies de las familias *Erigonidae* (= *Micryphantidae*) y *Linyphiidae*. A la primera familia pertenece *Blaniargus cupidon*, distribuida en cuevas de los Hautes Pyrenées y País Vasco. En Guipúzcoa ha sido colectada en Ernio y Aralar.

La familia *Linyphiidae* cuenta con géneros de amplia distribución en Europa y normalmente extendidos a la península ibérica. Las tres especies troglobias de *Linyphiidae* de Guipúzcoa pertenecen a 3 géneros distintos.

Centromerus microps habita en cuevas en la mitad W de los Pirineos, sobre ambas vertientes, y en País Vasco. En Guipúzcoa es conocida de cavidades de Otxabio y Aralar. El género posee otras 3 especies troglobias peninsulares: *C. viduus* (endémica de Mairuelegorreta, Alava), *C. paradoxus* (de Cataluña y Levante), y *C. europaeus* (de Yugoslavia, Alpes marítimos, Argelia y Cádiz). Las especies francesas de *Centromerus*, además del Pirineo, habitan en los Alpes y les Cévennes.

Leptyphantes cavicola es una forma endémica sólo conocida de Otxabio y Aralar. El género posee otras 8 especies troglobias en la península, distribuidas en cavidades de Portugal, Andalucía, Extremadura, Levante, Cataluña y País Vasco. Las formas troglobias de este grupo son cavernícolas poco modificados.

Troglohyphantes contiene formas troglófilas y troglobias distribuidas desde los Cárpatos y los Alpes hasta los Causse, Pirineos (ambas vertientes), País Vasco y región cantábrica.

Troglohyphantes allaudi es una forma endémica descrita de la cueva de Galarra y encontrada únicamente en cavidades de Guipúzcoa (Mondragón, Ekain, Ernio) y Vizcaya. El

género posee en la península 6 especies troglobias más, distribuidas en el Pirineo de Huesca, País Vasco, Santander y Asturias.

(5) *Crustacea. Isopoda. Trichoniscidae.*

Los isópodos terrestres cavernícolas están representados en nuestra fauna por la familia *Trichoniscidae*, que comprende formas muy higrófilas, humícolas, endógeas y cavernícolas. En Guipúzcoa son conocidas 4 especies, estrictamente troglobias, de dos géneros: *Trichoniscoides* y *Escualdoniscus*.

Los *Trichoniscoides* cavernícolas están distribuidos en el Jura, Pirineos, litoral atlántico de Francia, País Vasco, España y Portugal. La península ibérica cuenta con 12 especies troglobias: 4 de Portugal, 2 de Asturias, 4 del País Vasco y 2 del Pirineo catalán.

Trichoniscoides breulli es endémica de Vizcaya y Alava. *T.cavernicola*, de Santander, Vizcaya y Guipúzcoa (en esta última tiene el mayor número de localidades hipógeas). *T.dubius*, sólo conocida de Ernio. Y *T.pseudomixtus*, sólo conocida de Aralar. Las 4 pueden ser consideradas endemismos vascos; sólo *T.cavernicola* tiene una distribución un poco más extensa. *T.dubius* es un endemismo guipuzcoano.

Escualdoniscus es un género muy primitivo, que no se acerca a ningún otro género conocido, y sólo habita en el País Vasco. Posee dos únicas especies. *E.triocellatus*, forma troglófilo-endógea del país vasco francés. Y *E.coiffaiti*, un troglobio estricto de las cuevas de Aitzbitarte (Guipúzcoa) y Sara (Laburdi).

(6) *Diplopoda.*

El territorio de Guipúzcoa se caracteriza por poseer una gran variedad de diplópodos cavernícolas, distribuidos en varios órdenes y familias distintas. De las 13 especies conocidas, 9 son troglobios y 4 troglófilos.

El orden *Glomerida* tiene formas troglobias en dos géneros de la familia *Glomeridae*: *Trachysphaera* y *Spelaeoglomeris*.

Trachysphaera comprende especies endógeas y cavernícolas distribuidas en Europa desde la región vasco-cantábrica hasta el Cáucaso y Asia Menor. *Trachysphaera drescoi* es una forma troglófila endémica de Guipúzcoa. *Trachysphaera ribauti* es troglobia, endémica de Guipúzcoa y sólo conocida del macizo de Udalaiz.

Spelaeoglomeris es un género de distribución vasco-pirenaica y comprende troglobios de origen antiguo. Sólo dos especies son conocidas en la península ibérica. *S.doderoi* (= *S.racovitzae*), de Aitzbitarte (Guipúzcoa) y otras cavidades del país vasco francés y región norpirenaica francesa. *S.hispanica* sólo es conocida de una cueva en el Pirineo de Huesca.

El orden *Craspedosomida* posee formas troglobias en las familias *Anthogonidae* y *Vandeleumidae*.

La primera de ellas está representada por el género *Cranogoma*, que posee sólo dos especies, ambas troglobias, del País Vasco y Pirineos. *Cranogoma esagnoli* es un endemismo guipuzcoano. *C.cornutum* es endémica del Pirineo de Lérida. Cabe destacar que en los Pirineos franceses las formas más abundantes de diplópodos cavernícolas están incluidas en la familia *Blaniulidae* (del orden *Iulida*), y particularmente en los géneros *Typhloblaniulus* (el cual no alcanza el País Vasco), *Vascoblaniulus* (del macizo de Larra), y formas troglófilas de *Blaniulus* (que incluyen un representante en Guipúzcoa).

La familia *Anthogonidae* posee en territorios vecinos (pero hasta ahora no reportados para Guipúzcoa) dos géneros troglobios monoespecíficos y endémicos del País Vasco: *Alavosoma* (de Alava) y *Vascosoma* (del país vasco francés y zonas próximas de Navarra).

La familia *Vandeleumidae* está representada por dos géneros troglobios: *Vandeleuma* y *Guipuzcosoma*. *Vandeleuma* posee sólo dos especies, endémicas del País Vasco. *V.vasconicum*, del país vasco francés y Guipúzcoa. Y *V.hispanica*, de Aralar. *Guipuzcosoma* es un género monoespecífico, troglobio y endémico de Guipúzcoa; *G.comasi* sólo es conocido del sistema Sabesaia - Leize aundia (Ernio).

El orden *Iulida* está representado por una especie troglófila de *Blaniulidae* y tres especies troglobias de *Iulidae* incluidas en el género *Mesoiulus*. Los blaniúlidos troglobios, como mencionamos antes, son típicamente pirenaicos; en el País Vasco son sustituidos por los iúlidos troglobios del género *Mesoiulus*, el cual tiene una distribución vasco-cantábrica. Son conocidas 5 especies troglobias de este género, dos de ellas de Santander y tres del País Vasco; estas últimas son: *Mesoiulus cavernarum*, *M.henroti*, y *M.s.stammeri*.

M.cavernarum es endémica de Guipúzcoa y se encuentra en numerosas localidades. *M.henroti* es endémica de Aralar. *M.s.stammeri* es conocida de cavidades de Vizcaya y Gui-

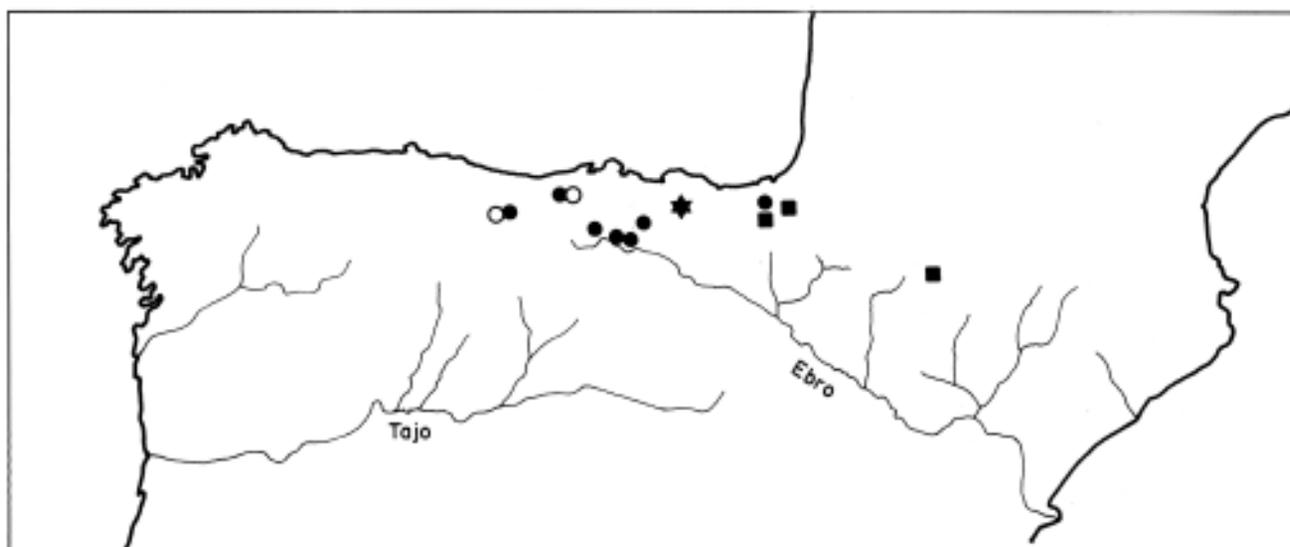


Figura 92. Distribución en la península ibérica de los gasterópodos del género *Zospeum*: *Z.bellesi* (cuadrados negros); *Z.suarezi* (círculos negros); *Z.biscaiensis* (estrella); *Z.schaufussi* (círculos blancos). (De: BELLES, 1987; modificado).



Figura 93. Distribución en la península ibérica de los pseudoescorpiones cavernícolas *Neobisium* del subgénero *Blothrus*.

púzcoa (Izarraitz, Aitzgorri, Udalaiz). Otra subespecie, *M.stammeri san-cipriani*, es exclusiva de Carranza (Vizcaya).

El género *Mesojulius*, además de las especies troglóbias citadas, posee formas endógeas en los Balcanes y el Mediterráneo Oriental. Posee además grandes afinidades con el género *Apfelbeckiella*, el cual contiene muchas especies troglóbias en Bulgaria y Rumania. Este hecho sugiere un origen paleo-normediterráneo para el grupo.

Los diplópodos cavernícolas de Guipúzcoa incluyen 9 especies endémicas, una de ellas troglófila y 8 troglóbias. De estas últimas, 4 son endemismos vascos y las otras 4 endemismos exclusivamente guipuzcoanos. Cabe además destacar que, a nivel de género, *Vandeleurna* es un endemismo vasco y *Guipuzcosoma* un género endémico de Guipúzcoa.

(7) Chilopoda.

Esta clase contiene 17 especies y subespecies cavernícolas en Guipúzcoa, 7 de ellas troglófilas y 10 troglóbias. Todas pertenecen al género *Lithobius* (de la familia *Lithobiidae*). El área de distribución de las formas troglóbias del género comprende básicamente la región vasco-cantábrica, los Pirineos, Alpes marítimos y el karst Adriático; recientemente han sido halladas algunas especies cavernícolas en el sur de la península, Mallorca y Marruecos.

De las 10 formas troglóbias citadas, 7 son endemismos vascos (3 de ellos exclusivos de Guipúzcoa). Hay además otras 2 formas troglófilas endémicas (una de ellas exclusiva de Guipúzcoa).

(8) Insecta. Collembola.

Los colémbolos guipuzcoanos poseen 10 formas troglóbias terrestres en 4 géneros de 3 familias distintas. Son éstos: *Onychiurus* (*Onychiuridae*), *Typhlogastrura* (*Hypogastruridae*), *Pseudosinella* y *Tomocerus* (*Entomobryidae*).

La distribución geográfica de los colémbolos cavernícolas permanece todavía mal conocida. En Europa son consideradas troglóbias 188 especies, según los datos de MASSOUD & THIBAUD (1973). Los 4 géneros citados en Guipúzcoa habitan al menos en Francia y la península ibérica.

Los *Onychiurus* franceses son conocidos de los Pirineos,

Languedoc, Cévennes, Alpes y Jura. De las 3 especies guipuzcoanas, 2 son endémicas de Aralar. En la península ibérica son conocidas 3 especies más de Cataluña y 1 de Portugal.

La familia *Hypogastruridae* está representada por varias especies en los Pirineos franceses. El género *Typhlogastrura* sólo posee 2 especies troglóbias en la península: *T.mendizabali* (endémica de Aralar) y *T.breuili* (de Cádiz).

Pseudosinella posee 36 especies troglóbias en Francia. En Guipúzcoa hay 8 especies, 6 de ellas troglóbias (4 de las cuales son endemismos vascos) y 2 troglófilas (1 endémica). En el resto de la península han sido citadas 19 especies adicionales, pero desconocemos si todas ellas son troglóbias. De todos modos lo que sí es claro es que todas las citadas únicamente de cuevas se distribuyen por la franja norte de la península, desde Picos de Europa hasta los Pirineos catalanes, incluyendo una especie que alcanza Castellón y otra la isla de Mallorca.

El género *Tomocerus* está bien representado en Francia. Sin embargo, es de destacar que el mayor número de especies de este género se encuentra en cavidades del archipiélago de Japón. En la península ibérica sólo son conocidas dos especies troglóbias, una de ellas de Cataluña y la otra, *T.vasconicus*, endémica de la cueva de Arrobieta (Tolosa, Guipúzcoa). Adicionalmente es conocida la forma troglófila *T.minor*, de Aralar y Urbasa.

De las formas troglóbias guipuzcoanas 8 son endémicas (una de ellas exclusiva de Guipúzcoa).

(9) Insecta. Diplura.

Los dipluros guipuzcoanos han sido poco estudiados. Son conocidas dos especies troglóbias de los géneros *Podocampa* y *Litocampa* (familia *Campodeidae*).

El género *Podocampa* posee tres especies troglóbias: una de los Pirineos (ambas vertientes), otra de Portugal, y *P.simonini*, endémica del macizo de Ernio (Guipúzcoa).

El género *Litocampa* posee 4 especies troglóbias: tres de ellas de los Pirineos (ambas vertientes), y *L.espanoli*, del País Vasco y Cantabria, incluyendo Guipúzcoa.

En los Pirineos en cambio predomina el género *Plusiocampa*, el cual no alcanza Guipúzcoa. La distribución de este género comprende: la región norepirenaica francesa (con 7 especies), los pirineos catalanes (2 especies), Alicante (1 especie), y las islas Baleares (2 especies).

(10) Insecta. Coleoptera.

La coleópteroфаuna troglobia de Guipúzcoa comprende 25 especies de 3 familias distintas: *Carabidae*, *Catopidae* y *Psephenidae*.

La familia *Carabidae* posee formas troglóbias en las subfamilias *Trechinae* y *Pterostichinae*. A la primera de ellas pertenece *Trechus beusti*, un troglbio poco modificado, emparentado con formas nivícolas y endémico de cavidades de Aitzgorri, y en segundo lugar *Hydrapheonops galani*, especie endémica de Pagoeta-Ernio, y único representante del grupo de los *Aphaenops* en Guipúzcoa.

El grupo de los *Trechus* comprende básicamente especies forestales de biotopos húmedos, formas endógeas y algunos cavernícolas muy poco modificados. Su distribución a nivel de género es amplia y en la península las formas más caver-

nícolas se extienden por la región vasco-cantábrica (6 especies) y, en menor proporción, en Alicante (3 especies), Málaga (1 especie) y Portugal (1 especie). También se distribuye por la región norpirenaica.

El grupo de los *Aphaenops* posee varios géneros cavernícolas, exclusivamente pirenaicos, distribuidos preferentemente en la vertiente norpirenaica y zonas altas. *Geotrechus* comprende unas 20 especies y ocupa la región centro-oriental (incluyendo Cataluña). *Aphaenops* e *Hydrapphaenops* (con 33 y 14 especies, respectivamente) ocupa los Pirineos centrales y occidentales, alcanzando el País Vasco. De los *Aphaenops*, 5 especies alcanzan el macizo de Larra y zonas próximas (Zuberoa, Behenavarra y NE de Navarra), sin llegar a Guipúzcoa. De los *Hydrapphaenops* sólo 2 especies alcanzan el País Vasco: una de ellas en los macizos de Larra y Arbailles, y la citada *Hydrapphaenops galani*, de Guipúzcoa, la cual constituye la forma más occidental del grupo.

La subfamilia *Pterostichinae* está representada por dos géneros: *Trogloorites* y *Ceuthosphodrus*.

Trogloorites breulli es un troglóbulo estricto que habita en cavidades de Aralar, Urbasa y Andía. Ha diferenciado una subespecie bien caracterizada (*T. breulli mendizabali*) que se localiza más al norte, en los macizos de Ernio y Ekain, y por tanto endémica y exclusiva de Guipúzcoa. El género sólo posee otra especie en los Alpes marítimos. Esta distribución sugiere que los *Trogloorites* son los restos de una antigua línea filética que poblaba la cadena vascopirenaica-provenzal, y cuyos representantes han quedado confinados en dos zonas disyuntas, como relictos, en los extremos de su primitiva área de distribución.

El género *Ceuthosphodrus* comprende especies troglóbias y otras troglófilas y guanobias. Entre las primeras están representadas en Guipúzcoa: *Ceuthosphodrus vasconicus* (un endemismo guipuzcoano del macizo de Aitzbitarte) y *C. peleus* (especie de amplia distribución en el norte peninsular, dividida en varias subespecies). La subespecie *C. p. bolivari* es endémica de Udalaitz. Otra especie cavernícola de este grupo habita en el país vasco francés y Navarra.

Para algunos autores todas las formas de *Ceuthosphodrus* deben ser consideradas troglófilas, por sus hábitos marcada-

mente guanófilos. Las formas citadas para Guipúzcoa, las cuales pertenecen al subgénero *Ceuthosphodrus*, se diferencian de las del subgénero *Actenipus* (el cual incluye la mayoría de los representantes guanobios y troglófilos). La distribución de los *Ceuthosphodrus* más marcadamente cavernícolas comprende la región vasco-cantábrica. El género en su conjunto se distribuye en el Macizo Central francés, Pirineos, región vasco-cantábrica (hasta Galicia), y zona costera de Castellón y Valencia.

La familia *Catopidae* posee en Guipúzcoa 17 taxones, todos ellos troglóbios y pertenecientes a la subfamilia *Bathysciinae*. Estos comprenden tres secciones distintas: *Speocharis*, *Bathysciola* y *Speonomus*.

La sección *Speocharis* es exclusiva de la región vasco-cantábrica, siendo Guipúzcoa el límite E de su área de distribución. De las 33 especies conocidas del género *Speocharis*, 8 alcanzan Vizcaya y una sólo Guipúzcoa: *S. noltei*, cuya distribución se extiende desde Gernika hasta Izarraitz.

La sección *Bathysciola* comprende unas pocas formas cavernícolas poco modificadas en el género *Bathysciola*, distribuido en los Pirineos y región vasco-cantábrica. En Guipúzcoa está representado por dos subespecies endémicas de la especie *B. schiodtei*.

La sección *Speonomus* es la más diversificada, de amplia distribución pirenaica. A nivel generico y subgenérico tiene distribuciones restringidas. En el país vasco peninsular está representada por el subgénero *Speonomidius* (del género *Speonomus*) y por los géneros *Euryspeonomus*, *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella* y *Jossettekia*, todos ellos endémicos, troglóbios, y exclusivos de los territorios de Guipúzcoa y Navarra. En Guipúzcoa están presentes 4 formas de *Speonomidius*, 4 de *Euryspeonomus*, 3 de *Speocharidius*, y tres géneros monoespecíficos representados por *Kobiella galani*, *Aranzadiella leizaolai* y *Jossettekia angelinae*.

La familia *Pselaphidae* comprende dos formas endémicas, troglóbias, de dos géneros monoespecíficos; son éstas: *Typhlobythus breulli* y *Prionobythus bolivari*.

En total, los coleópteros troglóbios de Guipúzcoa comprenden 25 formas endémicas del País Vasco (19 de las cuales son endemismos guipuzcoanos). Tres géneros y un subgé-



Figura 94. Distribución, en Europa, de los opiliones cavernícolas de la familia *Travuniidae*. Este tipo de distribución es común en los grupos taxonómicos que albergan troglóbios en el País Vasco. La fauna troglóbica del País Vasco muestra sus mayores afinidades con la de la región norpirenaica francesa y franja normediterránea hasta los Balcanes. (Datos franceses de: GINET & JUBERTHIE, 1988; modificado).

nero son endemismos vascos (*Euryspeonomus*, *Jossettekia*, *Prionobythus*, *Speonomidius*). Cuatro géneros son endemismos exclusivos de Guipúzcoa (*Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella*, *Typhlobythus*).

Conclusiones sobre la distribución de los troglobios terrestres.

(1) La distribución de los troglobios terrestres muestra muchos de los casos ya señalados para los stygobios, pero destaca que las distribuciones son generalmente más restringidas, particularmente entre los insectos, en los que la fragmentación específica y subespecífica es considerablemente elevada.

(2) A nivel de género existen distribuciones de tipo *Nip-hargus*, es decir, vasco-europeas, entre ellas, p.ej. los opiliones *Ischyropsalis* y *Peltonychia*, los gasterópodos *Zospeum*, los diplópodos *Trachysphaera*, o los carábidos *Troglorites*, en algunos casos con áreas disjuntas.

En otros casos las distribuciones a nivel de género son más amplias, incluyendo diversas localidades ibéricas, fuera del País Vasco o de la franja vasco-cantábrica. Ejemplos en: araneidos *Centromerus*, isópodos *Trichoniscoides*, quilópodos *Lithobius*, la mayoría de los colémbolos (el género *Tomocerus* incluye además a Japón), dipluros *Podocampa*, carábidos *Trechus* y *Ceuthosphodrus*.

Existen también algunos grupos preferentemente ibéricos, como: pseudoescorpiones *Chthonius* y araneidos *Leptyphantas*.

Los pseudoescorpiones *Neobisium* del subgénero *Blothrus* y las formas más cavernícolas de diplópodos *Mesoilulus* son sobre todo vasco-cantábricos.

Distribuciones exclusivamente vasco-cantábricas las presentan los *Bathysciinae Speocharis*, que alcanzan su límite E en Guipúzcoa. Distribuciones vasco-pirenaicas las presentan: araneidos *Blaniargus*, diplópodos *Spelaeoglomeris* y *Crano-goma*, y los *Trechinae Hydraphaenops*, que alcanzan su límite W en Guipúzcoa. Distribuciones cántabro-vasco-pirenaicas las presentan: araneidos *Troglohyphantes*, dipluros *Litocampa* y *Bathysciinae Bathysciola*.

(3) El endemismo a nivel de género es un hecho destacable. En la fauna troglobia guipuzcoana hay 10 géneros y 1 subgénero que son endemismos vascos, 6 de los cuales son endemismos exclusivos de Guipúzcoa.

Son endemismos vascos los siguientes géneros: isópodos *Escualdoniscus*; diplópodos *Vandeleuma*; coleópteros *Euryspeonomus*, *Jossettekia* y *Prionobythus*.

Son endemismos guipuzcoanos: diplópodos *Guipuzcosoma*; coleópteros *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella*, *Typhlobythus*, y el subgénero *Speonomidius* de los *Speonomus*.

Como señalamos para los stygobios, sólo nos estamos refiriendo a la fauna guipuzcoana. En el conjunto del País Vasco el número de taxones endémicos a nivel de género es considerablemente más elevado.

(4) A nivel de especie, prácticamente no existe ninguna con distribuciones amplias. De las 79 especies de troglobios terrestres, 69 son endémicas del País Vasco (87% del total) y 38 de ellas exclusivas de Guipúzcoa.

Los grupos que presentan formas troglobias endémicas son los siguientes: pseudoescorpiones, opiliones, araneidos, isópodos, diplópodos, quilópodos, colémbolos, dipluros y coleópteros.

Existen muchos casos de especies sólo conocidas de una o

unas pocas cavidades, circunscriptas a un macizo o área kárstica muy pequeña. La fragmentación específica es considerablemente elevada entre los coleópteros, diplópodos y pseudoescorpiones. Destaca sobre todo la elevada diversidad taxonómica de los coleópteros troglobios: 25 especies y subespecies de 14 géneros distintos.

Conclusión general sobre la distribución de los troglobios y stygobios.

La variabilidad de las distribuciones que presentan los distintos grupos zoológicos, no facilita la obtención de conclusiones únicas. Si se superpone en un mapa las áreas de distribución de los géneros y especies citados, el resultado es una compleja red de áreas yuxtapuestas, con una gran densidad de formas exclusivas de la región vasca, en general, y de Guipúzcoa, en particular. Prueba de ello es que del conjunto de troglobios acuáticos y terrestres (101 taxones) el 82% (83 taxones) son endémicos.

Las mayores afinidades de la fauna guipuzcoana a nivel de grupos taxonómicos superiores son con los de la región norepirenaica francesa y su continuación por los macizos calcáreos normediterráneos, desde el sur de Francia hasta el norte de Italia, Yugoslavia y los Balcanes (Ver como ejemplo Figura 94).

La región vasca es un área biogeográfica con características propias, con conjuntos taxonómicos exclusivos, y otros compartidos con Santander o zonas norepirenaicas próximas. Aunque no ha sido estudiada en detalle la fauna de territorios vecinos a Guipúzcoa, la información general consultada permite efectuar comparaciones entre los grupos de troglobios más representativos y de ello se desprende la existencia de un centro de alta diversidad en el cual la cantidad de formas propias del País Vasco es máxima; este área comprende el territorio de Guipúzcoa, región N y NE de Vizcaya, zona W de Laburdi, y zona NW de Navarra (Bidaxoa-Ugarana, por un lado, y Aralar-Leiza, por otro). El área así delimitada constituye el núcleo central de la región biogeográfica vasca.

Endemismos.

El 82% de las formas troglobias y stygobias conocidas en el karst guipuzcoano son endémicas (83 sobre 101 taxones). Considerando en conjunto las formas troglófilas y troglobias el porcentaje de endemismos es del 52% (95 sobre 184 taxones). No hay formas endémicas entre los troglóxenos.

El término endémico significa nativo de, o restringido a, una particular región geográfica. En ecología un centro endémico es un área que tiene una biota local altamente distinta, con un 5-10% de especies endémicas (LINCOLN et al., 1982). Este porcentaje de especies endémicas es ampliamente rebasado por la fauna cavernícola guipuzcoana y particularmente por la fauna troglobia.

La fauna cavernícola contiene numerosos relictos, confinados a territorios limitados, y aislados unos de otros. Ello conduce a fenómenos de microevolución, con el resultado de la aparición de numerosas especies endémicas. No obstante, ésto es sólo un caso particular de un fenómeno muy general: la variación que sigue al aislamiento de las poblaciones. La formación de especies endémicas no es un problema específicamente bioespeleológico, pero sí es un carácter distintivo de la fauna cavernícola guipuzcoana y confirma la idea de la existencia de un centro de diferenciación y diversificación vasca, con características propias.

RELICTOS, REFUGIOS Y ADAPTACION.

Los mecanismos de colonización y de especiación en el habitat hipógeo siguen siendo actualmente objeto de controversia entre los biospeleólogos. El papel de las cavernas como habitat-refugio y de los cavernícolas como formas relictas está en el centro de estas discusiones. Gran parte de la polémica deriva del hecho de que a nivel mundial, o general, no existe un único modelo de colonización, y entre los cavernícolas hay ejemplos tanto de formas relictas como de otras no-relictuales. En forma paralela (aunque no superpuesta) a los casos de troglomorfo, las formas no-relictuales predominan en cuevas tropicales o en habitats de reciente formación (por ejemplo, cuevas de edades pleistocenas en islas volcánicas), mientras que las formas relictas están más extendidas o poseen mejores ejemplos entre los cavernícolas de latitudes templadas, como es el caso entre la fauna guipuzcoana y europea.

Ejemplos de formas no-relictuales en Asia, Australia y América, han sido dados entre otros por CHAPMAN(1986), PECK & KUKALOVA (1986), TRAJANO (1986), HOWARD (1981; 1987), WILKENS (1982), WILKENS et al. (1991).

Ejemplos de formas relictas han sido dados entre otros por CHAPPUIS (1956), JEANNEL (1965), VANDEL (1965), BERNASCONI (1969), BERTRAND (1973), GINET (1971), GINET & DECU (1977), GINET & JUBERTHIE (1987; 1988), HENRY (1977), MAGNIEZ (1978).

El proceso de colonización de las cuevas, en sus fases iniciales, es producto de una colonización activa y es por tanto un proceso adaptativo. Este hecho ha sido reconocido desde antiguo (ver p.ej.: RACOVITZA, 1907; BANTA, 1907; JEANNEL, 1943; VANDEL, 1965). El problema del carácter relictual o no-relictual de los cavernícolas no tiene que ver con ello, sino con lo que ocurre en fases posteriores, una vez que los animales han colonizado el medio hipógeo. En este sentido ha existido cierta confusión en el significado que diferentes autores han atribuido al concepto de relicto.

El término de especie relicta tiene dos acepciones (LINCOLN et al, 1982): (1) Los restos de una fauna o flora, anteriormente ampliamente distribuida, y que actualmente persiste en ciertas áreas o habitats aislados y restringidos. (2) El relicto filogenético o existencia de una forma arcaica perteneciente a un grupo cuyas otras especies o taxones se han extinguido.

Ejemplos de la primera acepción son muy comunes y abundantes entre los cavernícolas de la fauna guipuzcoana y europea (y en general de latitudes templadas), mientras que los ejemplos de la segunda acepción son mucho más raros. De hecho, en la mayoría de los casos falta la evidencia paleontológica para sustentar este punto de vista. Entonces se recurre a interpretar los datos biogeográficos, que sólo en raras ocasiones se superponen a mapas paleogeográficos. Los ejemplos disponibles para cavernícolas europeos se reducen a crustáceos bathyneláceos, cirolánidos y esferomátidos, y pueden también ser interpretados de otra manera; la inmensa mayoría de los ejemplos queda comprendida en la primera acepción. Es decir, una parte considerable de los troglobios europeos, sobre todo de los considerados antiguos, son los restos de una fauna tropical que pobló Europa durante la primera mitad del Terciario. Los grupos a los cuales pertenecen no poseen representantes epigeos en Europa, sino exclusivamente cavernícolas, y las formas taxonómicamente más próximas a estos troglobios se localizan en diferentes habitats en las regiones tropicales de Asia, África o América del Sur.

Un ejemplo clásico e ilustrativo es suministrado por LINDBERG (1953), referido a los copépodos del género *Speocyclops*, el cual posee dos formas troglobias en Guipúz-

coa. Casos comparables se presentan también en harpacticídeos *Parastenocaris*, el cual posee otras dos formas troglobias en Guipúzcoa, y en otros grupos tanto de troglobios terrestres como acuáticos.

Refiriéndonos al primer caso destaca que los *Speocyclops* corresponden a un grupo sólo conocido en Europa por formas troglobias. Ellos difieren en su anatomía y ecología del resto de los copépodos que pueblan las aguas epigeas europeas. Presentan troglomorfo y reducciones estructurales, es decir, características muy diferentes a las de otros géneros de ciclópodos expandidos en la superficie en sus mismos países. Las especies anatómicamente más semejantes a los *Speocyclops*, y con estructuras similares, se encuentran en las regiones tropicales y subtropicales de África, India, Indonesia, Oceanía y América del Sur. Pero en este caso no se trata de animales cavernícolas, sino de formas que viven en los musgos húmedos y otros microbiotopos de superficie, particularmente en el agua retenida en la base de las hojas de Bromeliáceas. Estas formas epigeas de países cálidos presentan también reducciones estructurales y su parecido con los cavernícolas europeos es particularmente grande en el género tropical *Bryocyclops*. LINDBERG (1953) se pregunta si esta similitud morfológica entre las formas lucícolas de los microbiotopos tropicales y las formas cavernícolas europeas es una prueba de su proximidad filogenética o, por el contrario, si no se tratará de fenómenos de convergencia debidos a la influencia de medios análogos. Las semejanzas estructurales no parecen ser el resultado de adaptaciones a medios semejantes: aunque el agua de los musgos húmedos pueda en ciertos casos mostrar una similitud ecológica con las aguas subterráneas, el agua de las Bromeliáceas epifitas en las cuales abundan los detritos vegetales en forma de masas celulósicas no presenta analogías con el agua cargada de bicarbonatos de los gours y lagos subterráneos. La diferencia entre ambos habitats no sólo incluye diferencias físico-químicas en las aguas y en la atmósfera ambiente, sino también desde el punto de vista del tipo y calidad del alimento en ambos medios. Por ello es difícil sustentar que pueda existir una relación de convergencia entre la fauna epigea de copépodos de los países tropicales y la del habitat subterráneo en Europa.

La hipótesis de un origen común de ambos grupos de formas parece en cambio mucho más plausible. En tal caso, aunque se trata de géneros distintos, es factible admitir que estas líneas separadas puedan derivar de una capa común más antigua. ¿Estos ancestros comunes, a qué época se pueden remontar? La opinión de Lindberg es clara: sin ninguna duda a una época en la que reinaba en Europa un clima cálido, y por tanto no deben ser posteriores a la mitad de la era Terciaria, ya que en tales momentos hay suficiente evidencia para creer que las condiciones climáticas en Europa eran semejantes a las que ocurren en zonas tropicales actualmente. Cuando el clima comienza a experimentar un enfriamiento en Europa, algunas de estas formas se han refugiado en los sistemas de aguas subterráneas, donde ellas encuentran condiciones de temperatura estables y menos rigurosas, a la vez que están al abrigo de sus enemigos. Esta es en pocas palabras la hipótesis admitida para explicar la presencia de estos ciclópodos troglobios en las cuevas de países templados. Se trata por tanto de una fauna relicta de la era Terciaria.

Este ejemplo, como hemos dicho, es representativo de lo que ha ocurrido en muchos otros grupos de troglobios europeos. Puede apreciarse, en primer lugar, que el carácter de relicto tiene la acepción de los restos de una fauna anteriormente más extendida. Pero a la vez implica el de una cierta antigüedad, la cual no es fácil de establecer. Las condiciones de tipo tropical reinaron en nuestra región durante el Mesozoico y el Terciario temprano, y están bien documentadas hasta el Eoceno. A partir de entonces hay un enfriamiento

progresivo, con climas subtropicales que alcanzan el Plioceno temprano. En el Plioceno final las condiciones son parecidas a las actuales. El enfriamiento se acentúa posteriormente con las fases glaciales Plio-Pleistocenas. En la evolución desde las formas ancestrales de tipo tropical a las formas representadas por los troglobios actuales, pueden haber existido, y lo más probable es que hayan existido, diversas formas intermedias que representan distintos grados de adaptación a las condiciones progresivamente más templadas. En consecuencia, toda hipótesis sobre la antigüedad de los troglobios actuales debe contemplar y distinguir entre la antigüedad relativa de las formas ancestrales y la antigüedad relativa de las formas actuales, sin descartar que puedan existir casos en que las formas actuales posean realmente una gran antigüedad, anterior al Mioceno o Plioceno.

Los relictos termófilos también pueden corresponder no ya a una fauna de tipo tropical o subtropical del Terciario, sino a formas de clima templado de los diferentes episodios interglaciales Pleistocenos, que escaparon a los períodos fríos o sobrevivieron a ellos colonizando las cuevas.

Así, el concepto de relictos por intervención de factores climáticos no está asociado únicamente al glaciario cuaternario, sino que comprende el enfriamiento general experimentado en Europa desde mediados del Terciario, y en algunos grupos, especialmente los de origen marino, puede incluso remontarse a fechas más tempranas.

Han sido interpretados como restos de faunas de tipo cálido los siguientes grupos zoológicos de nuestra fauna: oligoquetos *Haplotaxis*; gasterópodos *Zospeum*; opiliones *Peltonychia*; copépodos *Speocyclops*, *Graeteriella*; harpacticidos *Stygonitocrella*, *Nitocrella*, *Parastenocaris*; malacostráceos *Bathynellacea* (el grupo, extremadamente antiguo, aunque es básicamente intersticial, representa los relictos de una fauna de agua dulce del Carbonífero); isópodos *Stenasellidae*, *Microparasellidae*, y probablemente también los asélidos *Proasellus*; isópodos terrestres *Trichoniscidae*; anfípodos *Niphargus* y *Pseudoniphargus*; diplópodos *Spelaeoglomeris*, *Cranogoma*, *Guipuzcosoma*, *Vandeleurna*, *Mesoilulus*; probablemente, y en distinto grado, algunos quilópodos *Lithobius*; colémbolos *Entomobryidae* y probablemente también algunos géneros de *Sminthuridae*; diversos géneros de coleópteros *Bathysciinae* y *Pselaphidae*.

En el caso de la fauna cavernícola acuática de origen marino, como ha sido mencionado previamente, muchos de sus representantes han accedido al karst a través del intersticial. Los ancestros de estos grupos pueden haber pasado por estados intermedios desde formas marinas a euryhalinas y dulceacuícolas, con diversas líneas filéticas que han colonizado biotopos intersticiales, muscícolas y cavernícolas. Las formas ancestrales podían poblar la región cuando aún estaba cubierta por los mares mesozoicos y la preparación para la vida cavernícola pudo tener lugar en biotopos creviculars e intersticiales antes de la emersión del territorio en el Eoceno. Los restos de una fauna marina que se adaptó a aguas dulces subterráneas puede ser denominada relictos marinos (CHAPPUIS, 1956).

Ejemplos de ello se presentan entre los ancestros de diversos crustáceos, como copépodos, bathyneláceos, isópodos y anfípodos. Las transgresiones marinas y la retirada de las aguas han dado lugar a diferentes configuraciones de las tierras emergidas, con zonas intersticiales litorales y deltaicas que han permitido la adaptación progresiva de las formas ancestrales que evolucionaron progresivamente hacia linajes stygobios. La edad de las formas stygobias actuales debe ser mucho menor, pero los ancestros de estas líneas filéticas son antiguos y los caracteres troglomorfs en los respectivos grupos pueden haber sido adquiridos en fechas considerablemente tempranas. En otros casos la colonización del karst a

partir del mar puede ser un fenómeno reciente e incluso actual, como es ejemplificado en Guipúzcoa por las formas stygófilas de *Jaeridae* y *Sphaeromatidae*.

Entre los ancestros de los stygobios de origen marino, los anfípodos ilustran muy bien la diversidad de situaciones que pueden presentarse. En el linaje de los *Hadziidae* predominan formas con escasa capacidad de migración o escasas habilidades de dispersión. Su origen marino es relativamente directo y su distribución actual coincide con zonas costeras o litorales. En el linaje de los *Niphargidae* las habilidades de dispersión son mayores y sus distribuciones actuales no están en correspondencia con paleocostas ni con zonas litorales actuales, y sus especies están ampliamente esparcidas en las aguas subterráneas continentales.

STOCK (1980) postuló un modelo de regresión para explicar la especiación de *Pseudoniphargus* (*Hadziidae*) según el cual las poblaciones marinas ancestrales se habrían diversificado y diferenciado como producto del aislamiento en áreas continentales debido a las regresiones marinas. Para DANIELOPOL (1980), en cambio, la colonización es producto de una migración activa, e independiente de cambios climáticos o geológicos como regresiones marinas. NOTENBOOM (1991) distingue entre el proceso inicial de establecimiento en el medio hipógeo a partir de ancestros marinos, y los mecanismos que contribuyen a su subsecuente distribución en las aguas subterráneas. Así, el proceso evolutivo es visto en dos etapas: en la primera las poblaciones marinas se adaptan a habitats creviculars o intersticiales; en la segunda colonizan la zona costera y, progresivamente, las aguas subterráneas interiores, bien sea a través de una migración activa, o de un aislamiento pasivo (producido p.ej. por regresiones marinas), o de una combinación de ambos. En los *Niphargus* (*Niphargidae*), cuya distribución actual se restringe principalmente a aguas continentales y sólo ocasionalmente a zonas costeras, las habilidades para la dispersión son mucho más grandes que en otros anfípodos, y probablemente se diferenciaron durante el Terciario a partir de las cuencas del Paratethys, colonizando subsecuente el resto de las aguas europeas.

Las adaptaciones o prerequisites para tener éxito en la primera etapa dependen de la habilidad de las incipientes poblaciones thalassostygobias para moverse y reproducirse en los medios creviculars, para utilizar los recursos alimenticios de este ambiente y para enfrentarse con decrecientes concentraciones de oxígeno. Las preadaptaciones en esta etapa son importantes. Entre ellas puede destacarse que estos grupos de anfípodos tienen hábitos alimenticios muy poco especializados, carecen en su anatomía bucal de piezas especializadas, su estrategia reproductiva es básicamente béntica y no necesitan salir de los intersticios o grietas para reproducirse, poseen numerosos mecanismos de comunicación químicos y táctiles, se desplazan dentro del substrato o en estrecho contacto con él, y no poseen larvas pelágicas. La progresiva tolerancia a fluctuaciones de salinidad, adquirida en la zona litoral, hace que estos animales estén en condiciones de desarrollar la segunda etapa, colonizando las aguas subterráneas continentales y las cavernas. Las regresiones marinas no parecen tener un efecto en el sentido de ser las fuerzas conductoras del proceso de colonización de los ambientes thalassostygobios, pero pueden incidir en el aislamiento de las poblaciones ya instaladas en las aguas subterráneas y en su especialización posterior. La antigüedad de las formas ancestrales marinas, de las formas thalassostygobias y de las formas stygobias, pueden ser muy variables. No obstante, los *Hadziidae* ilustran perfectamente bien este proceso, ya que este grupo presenta todas las etapas intermedias entre las formas totalmente marinas y las especies stygobias continentales.

Ha sido observado que en climas cálidos las especies marinas euryhalinas se vuelven más rápidamente tolerantes a salinidades bajas y muchas especies tropicales penetran con facilidad en aguas diluidas. Los manantiales kársticos costeros y los ríos que llegan a la costa provenientes de zonas calcáreas constituyen lugares óptimos para la colonización de las aguas subterráneas por organismos marinos, debido a una razón ecofisiológica: en estos ambientes la declinación de iones Na^+ es compensada por la abundancia de iones Ca^{2+} , lo que permite alcanzar con menores dificultades una regulación iso-osmótica. En Guipúzcoa tenemos ejemplos de macizos próximos a la costa, como Amo e Izarraitz, con surgencias en su parte N situadas sobre el valle del Deba a prácticamente el nivel del mar y las cuales son invadidas por agua salada en marea alta. En este sentido no deja de ser curioso que las dos únicas localidades conocidas de *Niphargus ciliatus cismontanus* corresponden a unidades de los macizos de Izarraitz y Aitzgorri, tributarios de la cuenca del Deba. El hecho de que la adaptación a las aguas dulces se vea favorecida bajo climas tropicales no deja de ser sugerente, pero no excluye otras posibilidades, y la capacidad de regulación osmótica es básicamente un factor interno de los propios organismos.

La karstificación del territorio de Guipúzcoa es posterior a la retirada de los mares, y por tanto el poblamiento del habitat cavernícola en Guipúzcoa es syn o post-Eoceno. Un factor que influencia esta colonización concierne a la evolución kárstica experimentada por los macizos calcáreos. En general la karstificación avanza incrementando la infiltración, con lo cual desaparecen progresivamente las aguas de superficie. Existe además una tendencia, a medida que se reduce el agua en superficie, a reducir la cobertura vegetal y a la degradación de la cobertura edáfica, más importante cuanto menos húmeda sea la región. Aunque el karst en nuestro caso corresponde a una zona húmeda, con importante cobertura vegetal, en general los ambientes de superficie se aridifican y en áreas determinadas se desarrolla el lapiaz descubierto. Estas tendencias, amortiguadas por tratarse de una zona húmeda, presionan también a la fauna edáfica hacia la colonización del subsuelo calcáreo, en el cual se conserva una alta humedad durante todo el año. En este sentido las cavernas constituyen un gran reservorio de humedad y probablemente este es el carácter esencial de su papel como habitat-refugio ante los cambios climáticos.

En biología el concepto de "refugio" designa a un área que ha escapado a los cambios climáticos mayores que han afectado a una región en su totalidad, y actúa como habitat protector para organismos previamente más ampliamente distribuidos; también se denomina "refugio" a un habitat aislado que retiene las condiciones ambientales que estuvieron una vez más ampliamente esparcidas.

El papel de refugio depende de los requerimientos ecológicos de las diferentes especies. Por ejemplo, en zonas kársticas de Guipúzcoa tenemos casos de enclaves que han conservado una vegetación relictual de encinas por el hecho de estar asentadas sobre cantiles calizos que por su elevada infiltración mantienen unas condiciones edáficas adecuadas para esta especie, cuyos requerimientos son distintos a la elevada humedad del suelo requerida por hayedos y robledales húmedos.

Los refugios pueden adquirir organismos de muy diverso origen y en el caso del habitat cavernícola es claro que han ingresado en él muy distintos organismos y por razones a veces diametralmente opuestas. VANDEL (1965) distingue tres categorías de formas relictas que han encontrado refugio en el medio subterráneo: relictos termófilos, relictos glaciales y relictos higrófilos. Puede agregarse los relictos marinos para la fauna acuática.

Los relictos termófilos abarcan a diversos cavernícolas, antes citados, y corresponden a los restos de faunas tropicales o subtropicales que poblaron Europa durante el Terciario.

Los relictos glaciales están asociados a la fauna nivícola. El desarrollo de grandes glaciares, que cubrieron una gran parte de Europa durante los episodios fríos pleistocenos, favoreció la expansión de una fauna nivícola similar a la que puede ser hallada hoy en alta montaña, pero que entonces vivió a niveles mucho más bajos. Cuando finalizaron los periodos glaciales una parte de esta fauna buscó refugio en las cuevas para tratar de escapar a un aumento progresivo de la temperatura y aridez en sus habitats. Esta fauna comprende a animales que fueron adaptándose progresivamente a biotopos crípticos y que perdieron en gran medida la capacidad de migrar altitudinalmente siguiendo el retroceso glacial. Este tipo de cavernícolas son entonces relictos glaciales. Dos ejemplos de ello pueden ser para los Pirineos los isópodos *Scotoniscus* (Figura 95) y los coleópteros del grupo *Aphaenops*. En ambos casos su distribución indica que vivieron en el borde de antiguos glaciares. Diversos grupos de origen nivícola dieron origen a formas troglobias con típicas distribuciones pirenaicas. Estos casos sólo alcanzan marginalmente el extremo E del País Vasco, precisamente por la menor altitud de la región y la menor extensión de zonas glaciadas y de una fauna nivícola asociada. En Guipúzcoa tenemos ejemplos en los géneros *Hydraphaenops*, *Nebria* y *Trechus*, pero representados por muy escasas especies.

Los relictos higrófilos corresponden a los restos de una fauna de ambientes extremadamente húmedos que estuvieron más extendidas durante las épocas húmedas del Pleistoceno y Terciario. La alternancia de periodos glaciales e interglaciales estuvo también acompañada, en las zonas no glaciadas, de condiciones alternativamente áridas y húmedas. En los periodos húmedos se extendió una fauna higrófila o hidrófila, que pudo colonizar progresivamente las cavernas y enclaves extremadamente húmedos, y que al finalizar las condiciones de alta humedad y desaparecer sus biotopos de superficie pudieron sobrevivir como relictos en las cavernas. Estos relictos higrófilos difieren de los nivícolas en que no soportan muy bajas temperaturas y, en general, son formas confinadas a moderadas o bajas altitudes. Los isópodos terrestres *Trichoniscoides* y diversos diplópodos ejemplifican en Guipúzcoa este tipo.

BELLES (1987) agrega otra acepción al concepto de refugio: el de zonas forestales-refugio, aplicado a las zonas próximas al mar de Europa meridional (Figura 96). Durante los episodios fríos glaciales en las zonas meridionales de Europa los glaciares fueron poco extensos, pero los ambientes de tundra estaban muy extendidos. Para la fauna asociada al suelo, la existencia de suelos helados en las áreas de tundra debe haber eliminado poblaciones que incluirían a cavernícolas potenciales. La distribución de las zonas forestales-refugio del sur de Europa (que incluyen al País Vasco) se superpone bastante bien con las distribuciones de algunos grupos de troglobios terrestres (p.ej. araneidos, pseudoescorpiones, isópodos oniscoideos y algunos coleópteros). La colonización de las cavernas por estos grupos puede corresponder a esas épocas y a las zonas kársticas de esas regiones. No obstante, cabe destacar que condiciones similares deben haberse repetido múltiples veces a lo largo del Plio-pleistoceno y no corresponden únicamente al Würm.

El común denominador de estos diferentes tipos de relictos parece residir casi siempre en la elevada humedad ambiental que presentan las cavernas. Este es el único factor ambiental que ha escapado a los cambios climáticos. Sea que se trate de restos de una fauna cálida del Terciario, templado-cálida del Pleistoceno, nivícola, o higrófila, la única condición ambiental que se mantiene invariable en las cavernas es



Figura 95. Distribución de los isópodos terrestres del género *Scotoniscus*. Las localidades son indicadas por círculos. Las superficies negras representan el espacio ocupado por antiguos glaciares en los Pirineos. (De: VANDEL, 1960; modificado).

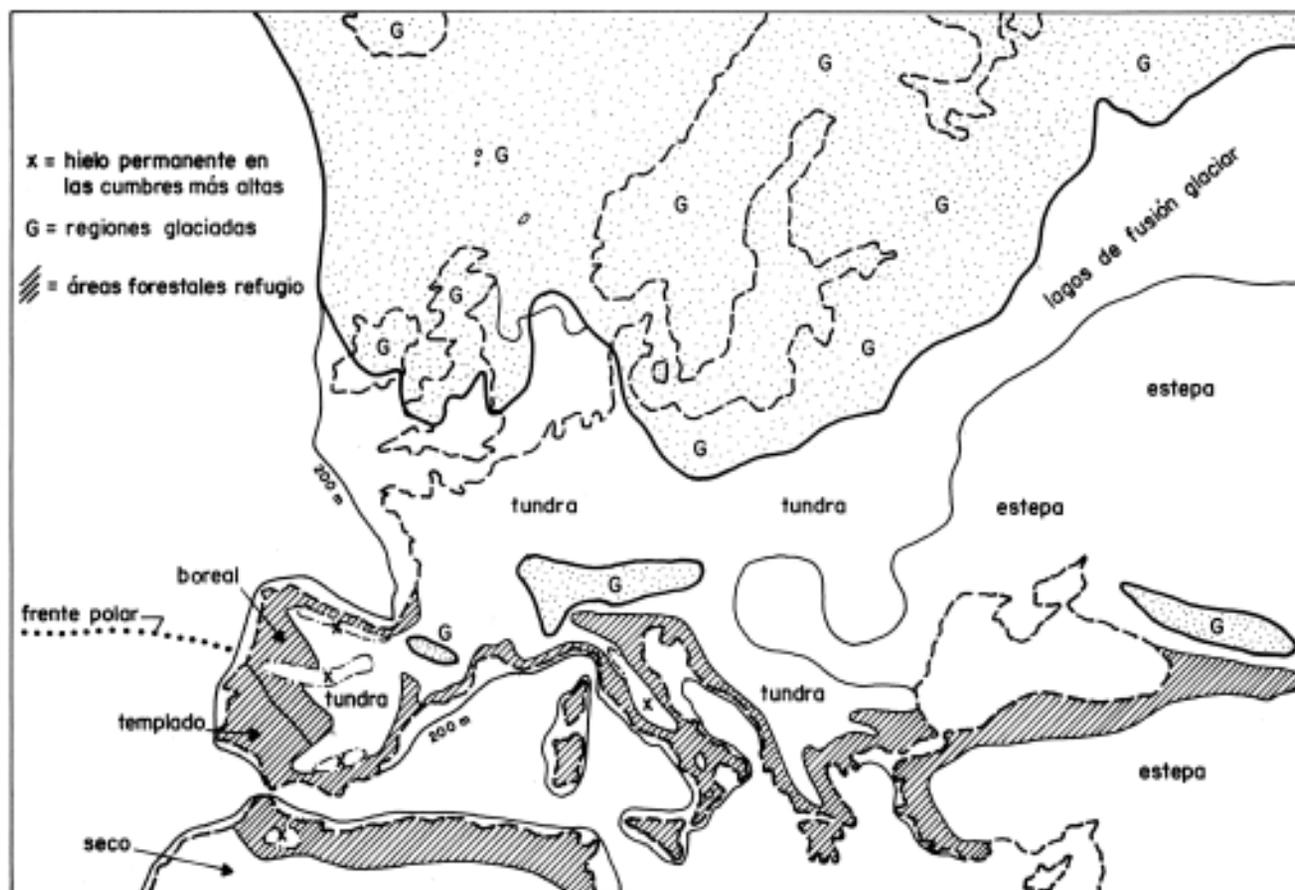


Figura 96. La vegetación en Europa durante la última glaciación (Würm). Punteado = regiones glaciadas. Rayado oblicuo = zonas forestales refugio (esquemático). (De: BELLES, 1987; modificado con datos de UCHUPI, 1988).

la elevada humedad relativa, porque la temperatura media sin duda ha sufrido cambios, aunque se atenúen o casi desaparezcan los extremos de las oscilaciones diarias y estacionales. Por otro lado, si la mayoría de las formas relictas europeas

están emparentadas o sus tipos más próximos se encuentran en la fauna epígea tropical actual, la mayor similitud entre ambos medios también reside en la elevada humedad.

Cabe destacar que en una región montañosa como Gui-

púzcoa la heterogeneidad de ambientes es muy grande. El microclima local en biotopos epigeos varía en función de la altitud, posición topográfica, exposición de las laderas al sol o a la sombra, cobertura vegetal, sustrato geológico, etc. Esta heterogeneidad es responsable en las distintas épocas (cálidas, templadas o frías, áridas o húmedas) de la existencia, con mayor o menor extensión, de diferentes enclaves o biotopos de elevada humedad. Las formas que iniciaron la colonización de las cavernas podían habitar en distintos biotopos y quedaron circunscriptas a las cavernas al variar las condiciones de superficie de una a otra época. Los cavernícolas que han utilizado las cavernas como habitat-refugio corresponden así a una serie de oleadas de diversa antigüedad, de distintas procedencias, y de distintos medios transicionales. La última oleada corresponde a la colonización que está teniendo lugar actualmente. Probablemente todas las formas troglófilas actuales, que por definición son capaces de completar su ciclo vital en cuevas y en otros medios, son cavernícolas en potencia; si en sus biotopos epigeos las condiciones se tornaran adversas (por ejemplo, por un aumento de aridez), su distribución quedaría limitada a las cavernas y en este sentido pasarían a ser relictos de un cambio ambiental. Pero también pueden adaptarse progresiva y más estrechamente al ambiente cavernícola, diferenciándose de las poblaciones epigeas por deriva adaptativa, sin necesidad de dicho cambio. Es decir que la adaptación puede ser producto de una activa colonización y evolución en el medio hipógeo, y no un simple resultado pasivo de un cambio ambiental.

No deja de ser llamativo que en las cavernas de regiones tropicales predominen las formas troglófilas, siendo (en términos relativos- mucho más escasos los troglobios (ver p.ej.: McCLOURE & WINN, 1967; HOLTHIUS, 1979; REDDELL, 1981; EMBERSON & MOORE, 1982; PECK, 1982; SCHULTZ, 1982; AVRAM & SOARES, 1983; CHAPMAN, 1983, 1985; TRAJANO, 1986, 1987; DECU et al., 1987). La presencia en cuevas tropicales de troglófilos bien adaptados a la vida cavernícola y de troglobios poco troglomorfo y no-relictuales es un indicador indirecto del papel jugado por la humedad de las cavernas como factor ambiental elegido activamente por muy diversos organismos.

Los cambios climáticos, por sí solos, no son un factor que comande la colonización del medio hipógeo o que la determine. Más bien es un factor que influye en etapas posteriores en el aislamiento de los cavernícolas, y por consiguiente en procesos de microevolución, fragmentación específica y creación de endemismos. La colonización del medio hipógeo parece estar comandada, fundamentalmente, por factores intrínsecos a los propios organismos, es decir, por su capacidad adaptativa. Los troglófilos actuales, que viven en cavernas y en otros medios, colonizan las cuevas de modo activo; bien sea por sus habilidades tróficas, preferencias ecológicas, escape a predadores, y un largo etcétera, se aventuran en las cavernas y habitan en ellas por propia elección, y no forzados por un cambio ambiental.

Este hecho tiene dos implicaciones: (1) La capacidad de estas especies para desenvolverse y completar su ciclo vital en las cuevas, que ha sido adquirida en gran medida con anterioridad a su ingreso en ellas. Ello supone que estas especies están biológicamente equipadas con una serie de preadaptaciones, las cuales los hacen aptos y eficientes para desenvolverse en ese medio. (2) Los cambios climáticos, si eliminan sus otros biotopos epigeos, pueden confinarlos en las cuevas, pero otros factores también pueden influir en el mismo sentido, por ejemplo: el aumento de la presión de predación o la disminución de recursos tróficos en los biotopos epigeos. Si en lugar de presiones negativas en los biotopos epigeos, buscamos presiones positivas en los biotopos hipógeos, la gama de posibilidades es mucho más amplia. Serían factores de

presión positivos la exclusión de sus predadores o parásitos habituales en el medio hipógeo, una menor competencia trófica, mejores condiciones para la reproducción y el desarrollo. Como el cambio en las condiciones climáticas es un proceso lento, es de suponer que las ventajas o desventajas de uno u otros medios son para un troglófilo una gama muy amplia, que incluye muchos aspectos, y no únicamente factores deterministas climáticos. Aunque al final en latitudes templadas puedan considerarse como relictos a numerosos troglobios, ello no implica que el proceso de su ingreso a las cavernas no sea adaptativo.

La visión de una activa colonización está ganando entre los bioespeleólogos más aceptación. E implica que las especies epigeas troglófilas invaden activamente el medio hipógeo mientras aún existen en superficie (ROUCH & DANIELLOPOL, 1987).

La adaptación incluye la adaptabilidad o proceso de ajuste de los organismos a las nuevas condiciones ambientales, en este caso, a las condiciones de las cuevas. Pero también es el proceso de modificación evolutivo, que implica cambios en caracteres morfológicos, fisiológicos, de desarrollo y comportamiento, los cuales acrecientan el éxito en la supervivencia y reproducción de un organismo. Los animales que optan por una vía de mayor eficiencia en un medio estable y pobre en recursos, eligen una estrategia de vida entre otras posibles, pero que tiene sus compensaciones. Para sobrevivir exitosamente en el medio hipógeo será necesario contar con una tasa metabólica reducida, hábitos alimenticios polívoros, tolerancia a menores contenidos de oxígeno, etc. La ventaja principal de esta estrategia es la resistencia de la especie a los cambios de superficie y el lograr una larga existencia en el tiempo.

Elecciones de este tipo se han dado a lo largo de la historia de los seres vivos numerosas veces y en muy distintos medios. En este contexto puede ser mencionado el claro paralelismo que existe p.ej. entre el medio abisal marino y el medio cavernícola, y la similar estrategia de vida de sus respectivas faunas.

Los conceptos de adaptación como proceso activo y de las cavernas como refugio no son en modo alguno excluyentes. La adaptación es el proceso fundamental, mientras que el papel de habitat-refugio adquiere una importancia lateral o posterior en el tiempo.

En la fauna hipógea guipuzcoana, por su posición en latitudes templadas, encontramos diversos ejemplos de formas relictas procedentes de distintos medios y épocas anteriores, a la vez que cavernícolas de muy reciente origen, y otros troglófilos y troglógenos que están actualmente iniciando el camino de la colonización del medio hipógeo. En menor medida es probable que se encuentren ejemplos de recolonizaciones de medios transicionales (MSS, intersticial) a partir de formas troglófilas y troglobias que aún conservan gran plasticidad y capacidad adaptativas.

EL PROCESO DE COLONIZACION Y ESPECIACION EN EL KARST DE GUIPUZCOA.

El karst guipuzcoano se presenta en la actualidad como una serie de macizos aislados, distribuidos sobre los dos grandes anticlinorios del Arco Plegado Vasco que cruzan el territorio en sentido E-W. Estos macizos son los remanentes erosionales de afloramientos probablemente más extensos, pero compartimentados desde su deposición inicial por la existencia de un dispositivo de plataformas carbonatadas y surcos en las cuencas cretácicas vascas. La fauna cavernícola actual es también el resultado que ha llegado a nuestros días,

después de pasar múltiples vicisitudes históricas, del poblamiento iniciado por formas ancestrales de los grupos zoológicos considerados. Para entender esta evolución de la fauna cavernícola hay que remontarse hacia el pasado varias decenas de millones de años.

Para la fauna acuática el inicio del proceso se remonta a tiempos en que los ancestros de estos linajes poblaban las cálidas aguas de los mares mesozoicos. La formación de un rift continental en la región fué siguiendo el proceso de apertura del Atlántico norte y del Golfo de Vizcaya. Entonces la región vasca, con otra configuración, estaba algo más próxima al Ecuador y los climas en Europa y muchas otras partes del globo eran tropicales. Un brazo de mar se extendía desde el proto-Atlántico, a través del Golfo de Vizcaya y la región pirenaica, hasta el Mar de Tethys. Los mares epicontinentales cubrían la región y existían masas de tierra más o menos extensas al N y S del Golfo de Vizcaya. Los ancestros de los *Bathynellacea* se remontan incluso a fechas más tempranas, ya que son los restos de una fauna de agua dulce del Carbonífero. La mayoría de los grupos de stygobios provienen de ancestros marinos que poblaban los mares cálidos. En las zonas someras y litorales comenzó su adaptación a los ambientes creviculars e intersticiales.

Para la fauna terrestre resulta obvio -dado que los sedimentos marinos del territorio sólo emergen a partir del Eoceno- que las formas ancestrales, precursoras de los linajes de los troglobios terrestres, deben haber existido y poblado las tierras emergidas próximas a nuestra región, incluyendo tal vez algunas islas que pueden haber existido durante el Mesozoico en las áreas ocupadas por los macizos paleozoicos vascos.

La afinidad europea de nuestra fauna hipógea y las grandes diferencias de sus conjuntos faunísticos con los de la península ibérica probablemente son iniciados por la localización de la sedimentación cretácica sobre la placa Europea. El área norte del País Vasco (Guipúzcoa, Vizcaya, NW de Navarra, Laburdi, Basse Navarre y Zuberoa) estuvieron situadas en un margen continental de polaridad sur (es decir, europeo), probablemente un segmento desgajado del margen armoricano o un macizo vasco septentrional (macizo de Vizcaya, plateau de las Landas).

La convergencia de las placas Ibérica y Europea durante el Paleoceno comienza a producir la emersión de los continentes y la retirada de los mares. Las áreas de sedimentación se trasladan progresivamente hacia el sur, mientras en el norte el sistema de surcos se reduce al cañón submarino de Cap Breton. Para el Eoceno, hace 40 millones de años, la orogénesis pirenaica hace emerger casi la entera totalidad de la zona norte del País Vasco. En el Golfo de Vizcaya progresa la subducción de la litosfera oceánica, mientras que hacia el E se produce la soldadura de la placa semiindependiente de Iberia con la de Europa, levantándose progresivamente la cadena de colisión de los Pirineos. Para el Oligoceno temprano, hace 35 millones de años, queda un extenso brazo de agua en conexión con el proto-Mediterráneo en la parte sur de Navarra y Alava. Esta extensa cuenca se torna lacustre y comienza a rellenarse con sedimentos continentales.

Para los primeros momentos de emersión del territorio guipuzcoano, la fauna ancestral de los troglobios terrestres provino de las zonas emergidas del NE, es decir, del continente europeo, ya que al sur extensas masas de agua lo aislaban de los macizos ibéricos. En esos momentos la región gozaba de climas cálidos, con una temperatura media de 20-25°C (unos 11-12°C más elevada que la actual). La fauna era de tipo tropical y la región, por su proximidad al mar y drenaje hacia el Cantábrico, poseía climas marítimos, húmedos y lluviosos.

Los ancestros de la fauna stygobia también eran parte de

faunas cálidas y probablemente para entonces ya habían iniciado la colonización de las aguas subterráneas continentales. Las formas ancestrales que se instalaron en las regiones en que comenzaban a aflorar los macizos calcáreos podían provenir del mar Cantábrico o de medios intersticiales de las tierras emergidas del NE. Para el Oligoceno también han podido proceder de la cuenca del Ebro, en conexión con el proto-Mediterráneo. Los macizos situados en la divisoria de aguas entre el Cantábrico y el Ebro, como Aralar y Aitzgorri, pudieron recibir fauna acuática de ambas procedencias.

El clima fué experimentando un lento pero progresivo enfriamiento entre el Eoceno medio y el Plioceno. La cadena montañosa sigue levantándose con diversas pulsaciones orogénicas durante el Oligoceno y el Neógeno. La cobertera sedimentaria va siendo plegada y deformada, con importantes cabalgamientos y corrimientos. Para el Mioceno se vacían las cuencas lacustres del sur al perforar un paso hacia el Mediterráneo a través de la cadena costera catalana. Las cuencas del Paratethys y del Mediterráneo experimentan varias crisis de salinidad, que terminan con la apertura del estrecho de Gibraltar en el Plioceno temprano, con la consiguiente intrusión de aguas atlánticas en el Mediterráneo. Previamente, los cambios de salinidad en el Paratethys incrementan la presión de selección y fuerzan la adaptación de organismos marinos a aguas salobres y dulces, con numerosos fenómenos de especiación de faunas lacustres y extinción de grupos marinos. En la vertiente norte del País Vasco progresa la incisión de los valles, la erosión de superficie, y muy probablemente ocurren diversas fases de karstificación sobre terrenos calcáreos que serán progresivamente exhumados y desmantelados por la denudación superficial. Es lógico suponer que tanto al norte como al sur de la divisoria de aguas, los medios intersticiales deben haber tenido mayor importancia y extensión que en la actualidad, para así permitir el desplazamiento y la colonización de los macizos calcáreos por los antepasados de los actuales stygobios. Igualmente a partir del medio edáfico en zonas cálidas y húmedas forestales deben haberse producido diversas oleadas de colonización de los primeros sistemas kársticos. La temperatura para el Plioceno temprano era aún ligeramente más alta que en la actualidad, probablemente unos 4-5°C más elevada.

Así como los medios creviculars e intersticiales litorales parecen haber sido para la fauna acuática los principales habitats de preparación para la vida cavernícola, para la fauna terrestre parecen haberlo sido los medios edáficos y endógeos: los musgos, la hojarasca, el humus y los suelos profundos de ambientes húmedos de montaña. En las regiones tropicales se está produciendo actualmente una preadaptación a la vida cavernícola en zonas de montaña con bloques y fisuras cubiertos por una espesa capa de suelos forestales. La mayoría de las formas troglobias terrestres tropicales se localizan en karsts húmedos de montaña, y su proporción aumenta en zonas ligeramente menos cálidas, a mayor altitud (1.000 a 2.500 m de elevación). JEANNEL (1943) es también de la opinión de que en las grandes zonas forestales de montaña en Europa las condiciones fueron óptimas para producir la progresiva adaptación a ambientes cavernícolas y cita al respecto diversos ejemplos de Transilvania. Las formas preadaptadas en estos habitats de preparación colonizarán activamente las cuevas si en la región existen afloramientos calcáreos. En karsts desarrollados, la colonización de las cuevas puede ser también directa, a partir de formas epígeas, sin pasar por medios transicionales edáficos o intersticiales.

La migración de formas ancestrales hacia el medio cavernícola durante la segunda mitad del Terciario es un proceso que cubre un muy largo período y puede por tanto contener sucesivas oleadas de organismos de diversa antigüedad. En algunos casos la colonización del endokarst y la evolución

hacia formas de vida anatómica y fisiológicamente troglóbias pudo producirse en fechas tempranas. En otros casos las formas ancestrales se irían adaptando a habitats húmedos transicionales y la colonización del karst será posterior y más cercana al presente. Los caracteres troglomorfo pueden haberse adquirido parcialmente tanto en cuevas como en esos habitats de preparación y no constituyen por tanto un claro indicador del tiempo de residencia de los cavernícolas en las cuevas. A pesar de lo mucho que se ha escrito y polemizado sobre el tema, lo cierto es que no existe una forma objetiva de datar la antigüedad de los cavernícolas. La falta de evidencias paleontológicas comparativas hace que la mayoría de las afirmaciones sobre la probable edad filogenética de unas u otras especies sea simplemente de naturaleza especulativa.

Ha sido mencionado que el linaje de algunas especies parece ser antiguo. Generalmente ésto es postulado por comparación con formas tropicales próximas, que permiten inferir la procedencia a partir de capas ancestrales comunes, tropicales, y por tanto relictos de una fauna Terciaria. Pero el paso de las formas ancestrales tropicales a las exclusivamente cavernícolas (troglóbias) no puede ser fijado con precisión. La literatura bioespeleológica está llena de ejemplos en que diferentes autores asignan diferentes antigüedades a los mismos organismos, a tenor con la hipótesis que se desea sustentar y sin elementos de prueba. Generalmente, en casi todos los casos, el argumento trata de explicar las distribuciones biogeográficas actuales y las posibles vías seguidas en su colonización, y en consecuencia es variable según la idea que el autor posea sobre los mecanismos de colonización, dispersión y especiación.

Probablemente los grupos ancestrales más antiguos de la fauna guipuzcoana corresponden a aquellos actualmente confinados en el karst y que no poseen formas taxonómicamente próximas en los medios epígeos europeos. Seguirían en antigüedad los linajes de tipo tropical pero con representantes en medios transicionales y epígeos europeos. Podrían ser más modernos los grupos que presentan distribuciones disyuntas explicables por destrucciones glaciares en las regiones intermedias. En todos estos casos la colonización del karst debe haber sido pre-Pliopleistocena.

La fauna de origen nivícola es obviamente Pleistocena, aunque los ancestros de las formas nivícolas también pueden ser antiguos. Las formas relictas higrófilas pueden haber colonizado el karst en muy diferentes épocas, desde el Terciario medio al Holoceno. Los géneros que incluyen a la vez especies troglóbias y troglófilas parece lógico suponer que son cavernícolas recientes, aunque hay géneros con representantes troglóbios e intersticiales de origen antiguo, por ejemplo en anfípodos e isópodos *Stenasellidae*. Los troglófilos actuales están colonizando actualmente el medio cavernícola y algunos de ellos son potenciales troglóbios. Las recolonizaciones de medios transicionales involucran a grupos de especies que incluyen troglóbios de origen reciente, o bien incompletamente adaptados al karst, o bien con gran plasticidad ecológica y por tanto poco especializados para la vida hipogea.

En relación con las formas consideradas antiguas cabe señalar que la karstificación del territorio guipuzcoano es post-Eocena. Las partes antiguas de los grandes sistemas kársticos actuales tienen edades Plio-pleistocenas, según la evidencia aportada por dataciones absolutas en espeleotemas y sedimentos (GALAN, 1991).

Las zonas más antiguamente karstificadas (correspondientes a las fases iniciales de la karstificación) sin duda han sido removidas por erosión y denudación. No obstante, no hay obstáculos para suponer que una vez iniciada la karstificación de un lecho sedimentario (cuyo inicio puede remontarse al Eoceno final - Oligoceno temprano), la fauna que colonizó el

karst pudo haber seguido en los mismos afloramientos profundizando en ellos a medida que el drenaje subterráneo también lo hacía. La excavación de los valles, que acompañó durante el Neógeno a la surrección de la cadena montañosa, fué creando sucesivos niveles de base locales; la red de drenaje subterráneo evolucionó con hundimientos sucesivos de los niveles de excavación, mientras las partes elevadas de los afloramientos eran removidas por denudación.

La imagen pasada de un macizo como Aralar puede suponerse con una cobertura urgoniana más extensa, sobre la bóveda anticlinal jurásica. La remoción de las partes altas fué acompañada por la creación de nuevos niveles de excavación y por un hundimiento progresivo del drenaje subterráneo hasta las zonas hidrológicamente activas actuales. Aunque las partes altas han desaparecido, la colonización de la fauna hipogea ha podido iniciarse en esas zonas altas, hoy inexistentes; las poblaciones que se instalaron en el medio cavernícola siguieron en el macizo, trasladándose hacia las nuevas cavernas a medida que iban siendo creadas en los niveles inferiores. Así, el poblamiento cavernícola no se limita a las zonas kársticas hoy existentes, sino que puede incluir antiguas zonas hoy desaparecidas. La indicación de zonas altas o bajas es sólo en relación a la posición que ocupan los karsts actuales, porque altitudinalmente la cadena montañosa ha ido elevándose y destruyéndose por erosión.

Con el inicio de las glaciaciones en el Plioceno final, hace aproximadamente 2,4 millones de años, el clima regional experimentó acentuados descensos, del orden de 8°C menos que hoy durante los episodios glaciares. En cada glaciación, según demuestran los datos disponibles para el Würm, hubo también numerosas oscilaciones que definen estadios fríos e interestadios cálidos. Lo más característico de las épocas glaciares pleistocenas es que, en conjunto, la existencia de períodos mucho más fríos que los actuales produjo la migración o la destrucción, repetidas veces, de la fauna epígea y edáfica, tanto en las partes altas glaciadas como en zonas periglaciares y de tundra con suelos helados. Las zonas bajas y los valles conservaron vegetación forestal, que pudo haberse extendido además sobre las áreas emergidas de la plataforma continental.

Estos ambientes que conservaron una cobertura vegetal sobre suelos no-helados de modo permanente debieron haber servido de habitat-refugio para muy diversos organismos. La idea general a retener es que durante los episodios fríos las zonas forestales redujeron su extensión, mientras que durante los episodios cálidos interglaciares se expandió la cobertura boscosa.

En las áreas refugio contraídas durante los episodios fríos debieron haberse concentrado muchos organismos y como consecuencia de ello la presión competitiva aumentó. Este hecho pudo constituir un factor impulsor de la colonización del medio hipogeo para formas edáficas y sub-endógeas que encontrarán difícil competir exitosamente en superficie. Esta idea ha sido esbozada, entre otros, por BELLES (1987). Puede argumentarse que no necesariamente ha sido así, ya que una mayor concentración de animales puede aumentar la competencia pero también la disponibilidad de recursos. Probablemente la mejor explicación reside en la contracción de los habitats epígeos y la expansión del habitat hipogeo como producto del avance de la karstificación, en cuyo caso la presión de selección tiene el sentido de promover la colonización de áreas nuevas poco pobladas a partir de las áreas epígeas superpobladas. El tema puede tener en consecuencia múltiples interpretaciones.

En las áreas de tundra (Figura 96), por el contrario, la fauna humícola y edáfica que incluía potenciales cavernícolas, pudo haber sido destruida. Según BELLES (1987) esta hipótesis explicaría por ejemplo la práctica ausencia de troglóbios

terrestres en la meseta ibérica, entonces ocupada por la tundra. Sin embargo, en diversas zonas de Europa central existe fauna troglobia terrestre en zonas que fueron de tundra. De modo similar ello no constituye una explicación para la ausencia de troglobios antiguos, pre-glaciales. La falta de troglobios en la meseta ibérica (y en general en la mitad W de España y amplias zonas de Portugal) tiene su más simple explicación en la ausencia casi total de afloramientos calcáreos y en el predominio de terrenos paleozoicos no-kársticos (Figura 97).

En las áreas glaciadas (cubiertas por casquetes de hielo y glaciares permanentes) la eliminación de la fauna edáfica fué completa. Pero en la periferia de las zonas glaciadas y de los glaciares de montaña prosperó una fauna nivícola que, al retroceder los glaciares y tornarse su habitat más seco, en parte siguió el retroceso de los glaciares y zonas nivales, y en parte colonizó las cavernas. La fauna cavernícola terrestre de las zonas altas de los Pirineos y Picos de Europa es por tanto en gran medida de origen reciente. En Guipúzcoa las áreas glaciadas o nivales tuvieron escasa extensión y, como consecuencia, los cavernícolas de origen nivícola están pobremente representados.

El efecto de las glaciaciones sobre la fauna acuática del karst es ligeramente distinto. En las zonas ocupadas por grandes casquetes glaciales, como la parte N de Europa o los Alpes centrales, prácticamente no existen stygobios. Es decir, en estas áreas fué destruida la fauna epígea e hipógea. Sin embargo, en los macizos montañosos con glaciares de menor extensión limitados a las zonas altas y a algunos valles, la fauna stygobia pudo sobrevivir en el endokarst, debido a la amplitud altitudinal y lateral de los mismos. En la región pirenaica la zona axial de los Pirineos centrales y orientales está ocupada por terrenos paleozoicos. Los macizos calizos se sitúan al N y S de la zona axial, a menores elevaciones. Particularmente la mayoría de los karsts norepirenaicos se extienden hasta zonas bajas. En el macizo de Larra (País Vasco) p.ej., aunque las partes elevadas llegan a altitudes de 2.500 m, el nivel de las surgencias se sitúa a 400 m. En el pirineo de Huesca o en las zonas norepirenaicas de Ariège hay ejemplos similares, con gran desnivel entre las zonas altas y las de surgencia, además de existir muchos karsts de moderada altitud. La configuración real del relieve y de las superficies glaciadas, de tundra y forestales, debe haber presentado interdigitaciones y distribuciones de detalle relativamente complejas, muy distintas a los esquemas simples y uniformes propuestos en mapas a escala continental.

El esquema de un simple episodio glacial, con colonizaciones hipógeas syn y post-glaciales de fauna edáfica y nival, respectivamente, debe ser rechazado, dado que existieron al menos 17 episodios glaciales y muchos más estadios e inte-



Figura 97. Afloramientos calizos en la península ibérica. A = calizas y dolomías. B = calizas intercaladas entre materiales no solubles. (De: GARCIA CODRON, 1983; modificado). Nótese la ausencia de calizas en la mayor parte de la meseta ibérica y mitad W peninsular. Adicionalmente, la karstificación está menos desarrollada, comparativamente, en las regiones sur y central, por lo cual los más importantes karsts de la península se presentan a lo largo de la franja húmeda del norte (Picos de Europa, Santander, País Vasco, Pirineos, Cataluña).

restadios con fuertes oscilaciones térmicas. Toda hipótesis de colonización del medio hipógea y de destrucción de faunas epígeas debe dar cuenta de la heterogeneidad real y de la pervivencia, tanto en el suelo como en el medio hipógea, de la fauna que ha llegado hasta nuestros días. En este sentido destaca que debe haber existido en el territorio un complejo mosaico de habitats-refugio sujeto a contracciones y expansiones sucesivas, y por tanto una compleja trama de migraciones y recolonizaciones de los diferentes habitats a partir de los diversos tipos de refugio, incluyendo el kárstico.

La existencia de la fauna epígea actual, con numerosos invertebrados fitófagos, prueba que deben haber existido numerosas migraciones y desplazamientos, altitudinales en las zonas de montaña y latitudinales o hacia los biotopos de preferencia en las zonas bajas. Los organismos capaces de migrar no soportaron presiones ambientales tan fuertes como aquellos semiconfinados en habitats crípticos. Por otro lado no debe ser olvidado un hecho esencial: la continua evolución experimentada por los organismos, generalmente acentuada cuando existen fuertes presiones ambientales y considerablemente más rápida en los organismos más sencillos y con una más alta tasa de reproducción.

En la Parte 2 hemos presentado algunos datos de la evolución de los quirópteros europeos. En invertebrados, cuyo período reproductor es mucho más corto, la tasa de cambio es en general más rápida. Este, entre otros factores, permite esperar una mayor variedad de cambios en los mismos lapsos de tiempo. Sin embargo, por tratarse de organismos con predominio de exoesqueletos blandos y difíciles de preservar, el registro fósil es muchísimo más incompleto o del todo inexistente. Algunas excepciones se presentan en gasterópodos de exoesqueleto calcáreo menos frágil. Pero de todos modos no existen datos suficientes como para reconstruir la evolución de la fauna troglobia europea y de nuestra región en base al registro fósil.

En los apartados anteriores han sido citados los medios de

procedencia de los principales grupos zoológicos del karst guipuzcoano, con algunas indicaciones sobre su probable antigüedad relativa y destacando que se trata de toda una serie de diferentes oleadas colonizadoras. El acceso al medio hipógeo es visto como un proceso de colonización activa, que puede ser seguido por un aislamiento pasivo en el cual influyen los cambios climáticos y geológicos. Pero además ha sido un proceso histórico. Cada especie que alcanzó el karst convivió con otras en una comunidad de organismos que evolucionó y experimentó cambios a lo largo del tiempo. Las primeras biocenosis cavernícolas deben haber coexistido bajo climas cálidos y en ambientes probablemente eutróficos o al menos con mayor riqueza de recursos nutritivos que los que se observan en las cuevas actuales. El paso a condiciones templadas, al igual que implicó profundos cambios en las faunas de superficie, debió haber producido sucesivas modificaciones en las biocenosis cavernícolas. La competencia entre los organismos en el interior de las cuevas debió eliminar algunas especies y forzó a otras hacia una más eficiente utilización de los recursos tróficos existentes en cada momento.

Es generalmente aceptado que, aunque el ambiente subterráneo es más estable y conservador que otros medios, en él opera también la selección natural y la competencia, particularmente por el alimento. Esta afecta principalmente a especies relacionadas del mismo género y ha sido indicada, por ejemplo, por CHRISTIANSEN (1960) para colémbolos o JEANNEL (1943) para coleópteros. Fenómenos de competencia también deben haberse producido repetidas veces entre antiguos cavernícolas y recientes cavernícolas, o entre especies de similares preferencias alimentarias de las distintas oleadas colonizadoras. De hecho, en la biocenosis actual, es difícil encontrar en una misma cueva más de una especie troglobia de un mismo género o diferentes especies con similares requerimientos tróficos y ecológicos. Algunos autores han sugerido, sin embargo, que la competencia en las comunidades cavernícolas es reducida en comparación con otros ambientes, ya que las cuevas constituyen un medio que va siendo creado progresivamente, al avanzar la karstificación, y por tanto ofrece continuamente nuevos espacios vacíos en el volumen del karst que esperan ser colonizados. En todo caso, las especies que han llegado hasta nuestros días son el resultado de un largo proceso, evolutivo y adaptativo, en el transcurso del cual han superado numerosas vicisitudes históricas. Por ello, las distribuciones actuales son en parte debidas a estos procesos históricos. Los numerosos casos de distribuciones disyuntas y de especies conocidas de pocas localidades (a menudo sobre macizos distintos y sin seguir un patrón de distribución similar), pueden tener su explicación en el éxito colonizador de una especie en un macizo o zona, pero no en otro, o en la extinción local e irregular de poblaciones que ocupaban áreas intermedias o mucho más extensas que las actuales. Y en este caso nos referimos a la extinción como producto de predación o competencia. Tal vez lo más sorprendente de la fauna cavernícola es precisamente que hayan podido llegar hasta nuestros días restos de antiguas faunas y linajes que, en superficie, han desaparecido de la faz de la Tierra, o al menos del continente europeo. En este sentido el hábitat hipógeo se revela como un medio conservador y como un refugio extraordinariamente eficaz.

En el territorio de Guipúzcoa las especies cavernícolas parecen estar muy estrechamente confinadas al karst, a diferencia de otras regiones donde los mismos grupos se presentan también en medios transicionales. El intersticial de los valles en nuestro territorio está escasamente desarrollado, los medios nivícolas han tenido escasa extensión, la región ha contado con climas y ambientes húmedos sobre largos períodos, y el MSS -según algunas observaciones de naturaleza

preliminar, y que por tanto deben ser tomadas con cautela- parece también estar pobremente representado. Sin embargo, en territorios vecinos, la situación es otra. En Asturias-Santander diversos géneros de crustáceos contienen formas intersticiales y stygobias a la vez. En la región norpirenaica algunos grupos de troglobios terrestres se presentan también en el MSS o en el medio nival de niveles alpinos.

Sin descartar que investigaciones futuras puedan encontrar ejemplos comparables en nuestro territorio, es claro que, de modo general, existe una estrecha relación entre la fauna cavernícola y la de medios transicionales. Diversos ejemplos sugieren que pueden existir intercambios y recolonizaciones de estos medios por formas troglobias y stygobias procedentes del karst. Esto ha sido indicado para géneros muy representativos de la fauna cavernícola europea, como p.ej. *Aphenops*, *Speonomus*, *Niphargus*, *Stenasellus*. En el caso de los troglobios terrestres parece tratarse de cavernícolas recientes. En los acuáticos ésto no es probable, aunque también es cierto que en general se trata de especies ecológicamente distintas (unas intersticiales y otras stygobias) de un género común. De hecho a nivel específico, el comportamiento de cada especie es diferenciado, o se creía que lo era.

Las investigaciones de la última década, que han muestreado con algún detalle en medios transicionales poco o nada estudiados, han revelado ejemplos inequívocos de la presencia de especies stygobias en diversos medios, y no exclusivamente cavernas. MAGNIEZ (1978) ofrece ejemplos para *Stenasellus*; NOTENBOOM (1986), para *Pseudoniphargus*. VANDEL (1965) indicaba que los *Niphargus* podrían vivir muy bien en manantiales, y que físicamente éste sería un medio muy apto para sus requerimientos; no obstante ésto no ocurre por la simple razón de que son rápidamente eliminados por la predación de los gammáridos epígeos. Esto plantea la cuestión de en qué grado los cavernícolas son organismos especializados o adaptados para la vida en cavernas y, aunque ha existido una colonización desde el medio epígeo al hipógeo, en qué medida o en qué grado es posible el camino inverso desde el medio hipógeo al epígeo.

El esquema de la Figura 98 representa una visión actualizada. Las flechas indican las vías normales seguidas para la colonización del karst por los cavernícolas acuáticos y terrestres. Las flechas a trazos las posibles recolonizaciones, sólo factibles en algunos grupos y en algunas ocasiones. Puede apreciarse que la vía inversa no es un regreso al hábitat de origen, sino a medios transicionales próximos al cavernícola.

Las flechas gruesas en la Figura 98 tratan de destacar que la primera etapa del proceso incluye cambios anatómicos y fisiológicos importantes, por lo que el camino inverso no parece factible. La segunda etapa, aunque conlleva también cambios y adaptaciones, es en términos ecológicos menos determinista. El camino inverso parece posible para aquellas formas que han conservado una gran plasticidad en su estrategia de vida y que son más polivalentes o generalistas en términos ecológicos. Los ejemplos hasta ahora conocidos sugieren que los cavernícolas capaces de recolonizar medios transicionales no son necesariamente los más modernos, del mismo modo que antes ha sido indicado que los troglomorismos y las reducciones estructurales no constituyen una clara indicación del grado de adaptación de un organismo a las cuevas ni del tiempo de residencia en ellas.

El territorio de Guipúzcoa posee características de zona húmeda, de altitud moderada, próxima al mar, e importante hábitat forestal. Las condiciones para la colonización del medio hipógeo, aunque sometidas al cambio ambiental, se han visto amortiguadas y las presiones ambientales no han tenido un carácter tan marcado como en otros territorios. El proceso de adaptación a la vida hipógea se desarrolló de un modo más pausado y parsimonioso, en comparación con

otros karsts europeos, y probablemente los organismos que eligieron la vida cavernícola siguieron un modelo de colonización activa de baja tensión, logrando un status adaptativo bien equilibrado y no forzado por condiciones de acentuado stress. Es significativo que existan numerosos ejemplos entre los troglófilos guipuzcoanos en los cuales sus localidades en el territorio son exclusivamente cavernícolas, mientras que la misma especie en otras regiones ocurre con regularidad en biotopos crípticos epigeos. Ello parece indicar que la presión competitiva en biotopos edáficos (como factor impulsor de la colonización de las cavernas) ha sido atenuada por la alta humedad del territorio y abundancia relativa de recursos tróficos. De modo parecido, las recolonizaciones posteriores de habitats de transición no parecen haber interesado a formas adaptadas a las cuevas de un modo más parsimonioso, ya que su elección del habitat hipógeo ha dependido menos de tensiones ambientales.

La especiación en el territorio se ha producido sobre un archipiélago de afloramientos de caliza de relativamente poca extensión lateral (a diferencia de otros karsts con grandes extensiones continuas de caliza). Al igual de lo que ocurre en el poblamiento de islas de reciente origen (como p.ej. Galápagos, Hawaii), la escasa dimensión de las poblaciones fundadoras, unido al aislamiento genético de unas poblaciones con respecto a otras, ha propiciado numerosos fenómenos de microevolución, con la consiguiente aparición de neoespecies endémicas y una alta diversidad faunística. El modelo de especiación ha sido preferentemente alopátrico y la fauna hipógea guipuzcoana exhibe altos niveles de endemidad y bajas frecuencias de sympatría.

CARACTERÍSTICAS DEL CENTRO DE DIFERENCIACION VASCO.

La composición faunística y la distribución de los grupos taxonómicos que integran la fauna hipógea guipuzcoana revelan que la región vasca posee una serie de singularidades que hacen de ella una unidad biogeográfica con características propias.

Del mismo modo que ha existido cierta ambigüedad y confusión sobre el significado geográfico atribuido a la región, en lo que respecta a la fauna hipógea el panorama ha sido semejante. Para algunos autores, que efectuaron estudios parciales en algunos grupos zoológicos, los representantes vascos eran parte de una fauna "cantábrica" poco definida, y para otros, de una fauna "pirenaica" que no llegaba a incluir los elementos más típicamente pirenaicos. El carácter estatal de las investigaciones circunscribía el área de estudio, segmentando la región.

Para los investigadores peninsulares el territorio de Guipúzcoa era una zona donde se superponían elementos cantábricos y pirenaicos (sudpirenaicos, ya que sólo era considerada la fauna "ibérica"), constituyendo un área de transición. Para los investigadores franceses la fauna pirenaica (en realidad, norpirenaica) alcanzaba los Pirineos Atlánticos y su límite W normalmente era hecho coincidir con el macizo de Arbailles (entre Zuberua y Basse Navarre); "le Pays Basque" contenía algunos elementos distintos: "atlánticos" o "ibéricos".

En la última década se comenzó a apreciar que la región vasca no era simplemente una zona montañosa de menor altitud en el norte peninsular, y tampoco la terminación de los Pirineos en la proximidad del mar. DUPRE (1991) aprecia la continuidad faunística existente en la región vasca entre una y otra vertiente y extiende sus investigaciones desde el país vasco francés hasta el N y NW de Navarra. BELLES (1987),

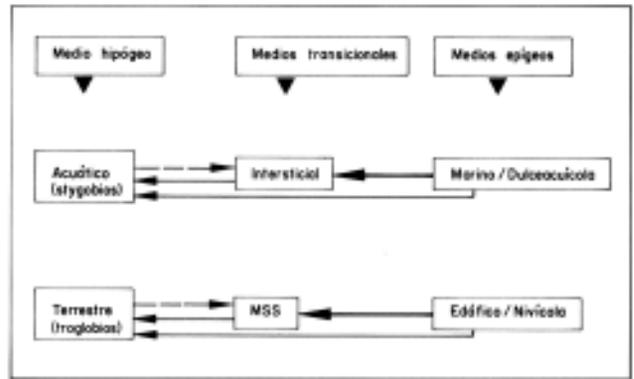


Figura 98. Vías seguidas en la colonización del medio hipógeo y recolonizaciones posteriores.

en su análisis de la fauna cavernícola ibérica, propone un distrito bioespeleológico vasco para la fauna terrestre (Figura 99). En realidad, la continuidad de la fauna guipuzcoana hacia el E no se encuentra en los pirineos españoles, sino en la región vasca y norpirenaica francesa (Figura 100). Hacia el W prosigue por el territorio de Vizcaya, mostrando incluso afinidades, en algunos grupos zoológicos, con la fauna del E de Santander. Pero en ambos casos la fauna hipógea de la región vasca se diferencia claramente de la fauna típicamente pirenaica y cantábrica.

Ha sido indicado en apartados anteriores que el territorio de Guipúzcoa posee en su fauna hipógea un elevado número de formas endémicas, nativas y propias del territorio. Para la fauna troglobia el porcentaje de endemismos alcanza el 82%.

Lo más llamativo de la fauna hipógea vasca es que corresponde a grupos con distribuciones europeas que se extienden hasta esta región, pero que no penetran en el resto de la península ibérica. Por ello resulta un contrasentido atribuir un carácter ibérico a elementos faunísticos totalmente diferenciados de los peninsulares. La fauna troglobia peninsular se distribuye además sobre áreas kársticas situadas en su periferia (en los litorales atlántico y mediterráneo, y en la vertiente sudpirenaica); la extensa región central, ocupada por la meseta ibérica, carece prácticamente de troglóbios (Ver Figura 100).

Nuestro análisis de la fauna guipuzcoana permite postular la existencia -para la fauna hipógea- de una región biogeográfica vasca. Los límites de esta región no son rígidos y las zonas de frontera pueden albergar algunos elementos comunes con los territorios vecinos. El núcleo central de la región comprende el territorio de Guipúzcoa, la zona N y NE de Vizcaya, SW de Laburdi y NW de Navarra. En sentido amplio probablemente llega hasta Zuberua, franja N de Alava y E de Santander. Un estudio más detallado de los conjuntos faunísticos de territorios vecinos permitirá en el futuro lograr una delimitación más precisa, trazando los límites donde las discontinuidades sean máximas. Por el momento nuestro trabajo no permite alcanzar una mayor precisión, ya que se circunscribe básicamente al karst de Guipúzcoa.

En base a los datos guipuzcoanos podemos indicar que este núcleo central de la región biogeográfica vasca comprende, entre sus elementos más representativos, los siguientes:

Planarias *Crenobia*; oligoquetos *Haplotaxis*; gasterópodos *Zospeum*; pseudoescorpiones *Neobisium* del subgénero *Blothrus*; opiliones *Peltonychia* e *Ischyropsalis*; araneidos *Blaniargus*, *Centromerus*, *Leptyphantes*, *Troglohyphantes*; ácaros *Troglohalacarus*; copépodos *Speocyclops*, *Graeteriella*, *Stygonitocrella*, *Nitocrella*, *Bryocamptus*, *Parastenocaris*; isópodos *Stenasellus*, *Proasellus* del grupo *spelaeus*, *Jaëra*, *Sphaeroma*, *Trichoniscoides*, *Escualdoniscus*; anfípodos

Niphargus y *Pseudoniphargus*; diplópodos *Trachysphaera*, *Spelaeoglomeris*, *Cranogoma*, *Vandeleuma*, *Guipuzcosoma*, *Mesoiulus*; quilópodos *Lithobius*; colémbolos *Onychiurus*, *Typhlogastrura*, *Pseudosinella*, *Tomocerus*, *Arrhopalites*; dipluros *Podocampa*, *Litocampa*; coleópteros *Trechus*, *Hydraphaenops*, *Trogloorites*, *Ceuthosphodrus*, *Speonomus* del subgénero *Speonomidius*, *Euryspeonomus*, *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella*, *Jossettekia*, *Typhlobythus*, *Prionobythus*.

De éstos, 11 géneros y 95 especies son endémicos de la región vasca. Además se puede agregar algunos otros géneros mejor representados en territorios vascos vecinos, como: opiliones *Abasolea*; diplópodos *Vascosoma*, *Alavosoma* y *Vascoblaniulus*; coleópteros *Aphaenops*, *Speocharis* y *Bathysciola*. Los *Aphaenops* y *Speocharis* son pieponderantemente pirenaicos y cantábricos, respectivamente, pero en la región vasca poseen también especies endémicas.

En el análisis de la fauna guipuzcoana destaca un elevado número de endemismos y un predominio de distribuciones de tipo vasco o vasco-europeas. En el caso de géneros de amplia distribución, en la región se han diferenciado especies y subespecies propias. En otros casos la mayor diversidad de formas se presenta precisamente en la región vasca. Por ello, la región biogeográfica vasca ha sido un activo centro de especiación y diversificación. A ello han contribuido algunas características singulares del territorio. Veremos éstas a continuación.

Un primer elemento a considerar es el tipo de distribución vasco-europea que, con más precisión, es predominantemente vasco-norpirenaica-normediterránea. La mayoría de las afinidades faunísticas de los grupos de cavernícolas guipuzcoanos corresponden a karsts alineados en sentido E-W por el sur de Europa, desde los Balcanes hasta nuestra región (Ver Figura 94).

En diversos grupos de la fauna continental no-cavernícola europea (p.ej. en mamíferos o herpetofauna) encontramos distribuciones vasco-europeas que normalmente han sido interpretadas del siguiente modo: durante los episodios fríos del glaciario cuaternario, las faunas del norte y centro de Europa se desplazaron hacia el sur y llegaron hasta la barrera constituida por el mar Mediterráneo y la cadena de los Pirineos, rebasando ésta a través de nuestra región y a lo largo de la costa noribérica. Las formas higrófilas o de clima frío no penetraron hacia el sur a zonas áridas o cálidas y, al retroceder los glaciares, volvieron a sus territorios de origen, pero en parte también quedaron en enclaves húmedos o en zonas frías de montaña, de modo muy variable según las preferencias ecológicas y capacidad de migración de cada grupo en cuestión. En micromamíferos son comunes las distribuciones que comprenden Europa y la franja vasco-cantábrica.

Para la fauna cavernícola de origen reciente (Cuaternario) cabe una explicación de este tipo y también se puede hipotetizar que existió durante el enfriamiento de la segunda mitad del Terciario una presión continua sobre las faunas de tipo



Figura 99. Distritos bioespeleológicos ibero-balears para la fauna terrestre (según: BELLES, 1987; modificado). 1 = Cantábrico. 2 = Vasco. 3 = Pirenaico. 4 = Catalán. 5 = Levante. 6 = Balear. 7 = Bético. 8 = Lusitánico. 9 = Central.

cálido para que se desplazaran hacia el sur. También es de interés señalar que, antes del levantamiento pirenaico, extensos mares epicontinentales separaban las tierras emergidas europeas de las del macizo ibérico y norte de África. Por lo cual el concepto de barrera puede hacerse remontar hasta los momentos en que el límite primario de placas estaba sobre el País Vasco y los Pirineos, mientras que entre Iberia y África el límite de placas dejó de ser activo. El papel desempeñado por Iberia como placa semiindependiente explica que las formas ancestrales, tanto de la fauna hipógea terrestre como de la acuática que había iniciado la colonización de los medios intersticiales continentales, no pudieran avanzar hacia el sur más allá de los mares que se extendían entre Europa y las partes emergidas de Iberia y África.

Cabe recordar que las calizas de toda la zona norte de la región vasca, al igual que las de la región norpirenaica, fueron depositadas sobre la placa Europea. Cuando se inició la emersión del territorio y el levantamiento de la cadena, los macizos calcáreos de nuestra región van a ser colonizados por potenciales cavernícolas provenientes de los medios intersticiales y edáficos de la placa Europea. Estas formas ancestrales derivan además de faunas de tipo tropical que están siendo sometidas a un enfriamiento progresivo, y por tanto con fuertes presiones para su desplazamiento hacia el sur.

Otro hecho que a menudo se olvida es que, en el caso de la fauna hipógea, los macizos kársticos tienen extensiones limitadas. Para entender las distribuciones de fauna cavernícola sería deseable que en mapas generales de distribución se dibujara las áreas ocupadas por los afloramientos de caliza, ya que muchos vacíos de distribución en el centro de Europa, W de Francia, o centro de Iberia, p.ej., se deben simplemente a la inexistencia de calizas en esos territorios. En nuestro caso conviene destacar que al sur de la región vasca (meseta ibérica, cuenca del Ebro) faltan las calizas, al igual que en el W de Asturias y en Galicia. La zona axial de los Pirineos centrales tampoco posee calizas. Por ello, las oleadas de ancestros europeos que colonizaron los karsts de esta región se diferenciaron sobre el territorio y no pudieron extenderse a zonas donde las calizas estaban ausentes.

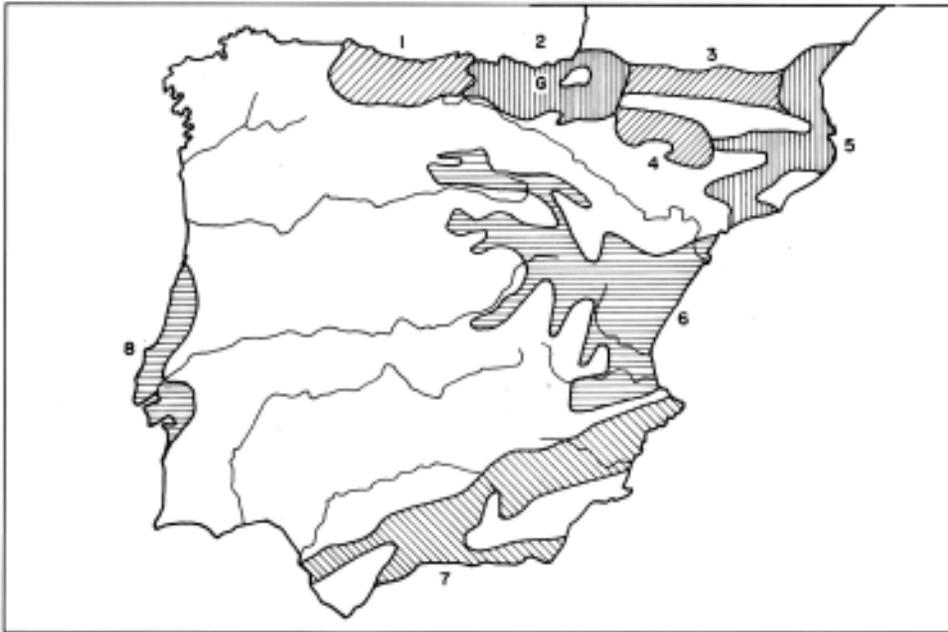


Figura 100. Esquema de regiones bioespeleológicas. 1 = Cantábrica. 2 = Vasca. 3 = Norpirenaica. 4 = Surpirenaica. 5 = Catalana. 6 = Levante-central. 7 = Bética. 8 = Lusitánica. La región vasca no se limita a la península y se extiende por los territorios vasco-franceses, presentando su mayor afinidad faunística con la región norpirenaica. Probablemente ocurre algo parecido con la región catalana, que se extiende hacia la región del Aude y Hérault. Los macizos ibero-lusitanos propiamente dichos han sido dibujados teniendo en cuenta la extensión real de los afloramientos calcáreos karstificados. Nótese que el territorio de Guipúzcoa (G) ocupa el área central de la región vasca.

Puede también apreciarse que los karsts de altitud en Picos de Europa (Asturias-Santander) y Pirineos, serán sometidos posteriormente con mucho más rigor al glaciario, al igual que la fauna edáfica de la meseta con ambientes de tundra. Es decir, que la configuración geográfica y geológica de la región y de territorios cercanos explica que puedan haberse producido durante el Plio-pleistoceno numerosos episodios de destrucción de faunas edáficas e hipógeas. La menor altitud y mayor humedad de las zonas costeras y basimontanas de las regiones calcáreas de la franja sudeuropea antes citada, indica también que los habitats más propicios para iniciar la colonización de las cavernas se encontraban precisamente sobre estas regiones, que comprenden la mayor parte de los afloramientos calcáreos europeos elevados por la orogénesis alpina.

El diferente comportamiento de los distintos territorios durante el enfriamiento Terciario y el glaciario puede arrojar luz sobre algunas de las diferencias existentes entre elementos faunísticos vascos, pirenaicos y cantábricos, poseyendo los dos últimos una mayor proporción de cavernícolas de reciente origen.

La elevada diversidad de formas del karst guipuzcoano, al igual que la de otras regiones kársticas con alta diversidad de su fauna hipógea (karst yugoeslavo y rumano p.ej.), puede entenderse al observar, a menor escala, la multitud de macizos y pequeños afloramientos, subdivididos en numerosas unidades, que existen en el karst de Guipúzcoa. Fácilmente pueden contarse en la actualidad más de 40 unidades aisladas o pobremente comunicadas por medios transicionales. A ello habría que agregar las semi-barreras debidas a factores tróficos en el interior del karst. Teniendo en cuenta la escasa extensión lateral de dichas unidades es de suponer que, en el pasado, las poblaciones fundadoras que se instalaron en el karst contaron en muchos casos con un número pequeño de efectivos. Esto ha facilitado la diferenciación de la especie ancestral y la generación de numerosas neoespecies y subes-

pecies troglóbias. El aislamiento geográfico de los diferentes macizos es un factor de primer orden que explica el amplio predominio de un tipo de especiación alopatrico, ya que el aislamiento reproductivo es fácilmente alcanzado por poblaciones que evolucionan en áreas geográficas separadas.

Es generalmente aceptado que el proceso de especiación que sigue a la invasión de un nuevo habitat (en nuestro caso las cuevas) requiere la interrupción final del flujo de genes entre la nueva población cavernícola y la del ancestro epígeo. Varios mecanismos pueden actuar para lograr esto, pero uno de los más sencillos es desde luego la extinción de la forma ancestral y la separación geográfica de las poblaciones hipógeas. En el caso guipuzcoano deben haber contribuido tanto los cambios climáticos de superficie (aunque atenuados por tratarse de una zona húmeda) para la fauna terrestre, como la progresiva

eliminación de habitats intersticiales para la fauna acuática. En este último caso la evolución de estos medios transicionales ha estado regida por la surrección y fuerte erosión de la cadena montañosa (próxima al mar y con fuerte desnivel), factores geomorfológicos que han generado sedimentos detríticos pobremente escogidos en el curso alto y medio de los ríos (de fuerte pendiente), y muy probablemente colmatación por arcilla (=siltación) de los microhabitats más favorables en los cursos bajos. El elevado contenido de la fracción arcillosa en los suelos de Guipúzcoa es un factor limitante de primer orden para la colonización de habitats hyporheicos por fauna intersticial.

En otros casos puede haberse producido una deriva adaptativa en cavernícolas inicialmente troglófilos, que modificaron su comportamiento para optimizar el aprovechamiento del habitat hipógeo hasta generar algún mecanismo de segregación. En todo caso destaca que la región biogeográfica vasca y el karst guipuzcoano en particular han sido un activo centro de diferenciación, como lo prueba la fauna hipógea actual, altamente diversa y con un notable porcentaje de taxones endémicos.

LA EVOLUCION DE LOS CAVERNICOLAS.

Las cuevas representan un tipo de ecosistema muy peculiar, aparentemente sencillo y relativamente uniforme; sus características de estructura y funcionamiento se repiten con poca variación en casi la entera totalidad de las regiones del globo. Dos hechos principales caracterizan al ecosistema hipógeo. Primero, el ambiente en la zona profunda de las cuevas es relativamente estable con respecto a los factores abióticos, tales como: oscuridad total, alta humedad, temperatura constante, actividad hidrogeológica, química de las aguas, atmósfera calma. Segundo, las comunidades subterrá-

neas poseen también cierta regularidad en relación con los factores bióticos como: falta de los grupos de predadores habituales en superficie y, sobre todo, escasez de recursos nutritivos.

Ha sido indicado que en cuevas tropicales pueden existir comunidades eutróficas, generalmente asociadas a cuevas amplias, que reciben cuantiosos recursos exógenos de origen vegetal y animal, en parte adquiridos por gravedad y arrastre de las aguas desde los ambientes de selva próximos a las bocas, y sobre todo por la existencia de grandes poblaciones de vertebrados troglógenos, como quirópteros y guácharos, los cuales introducen en el medio hipógeo considerables cantidades de materiales de muy diversa naturaleza. Con la excepción de estos casos, de cuevas "guaníferas" con elevada cantidad de materia orgánica, existen muchas otras cuevas tropicales oligotróficas y también son oligotróficos los ambientes no-guaníferos de la zona profunda de dichas cuevas.

Actualmente es imposible afirmar, de modo general, que la presencia de troglobios esté limitada a los ambientes oligotróficos, ya que también existen troglobios en las cuevas guaníferas tropicales o en otro tipo de cuevas que reciben considerables aportes de alimento. De hecho, la cantidad y la calidad del alimento existente en una cueva depende del carácter de la cueva, e incluso la ubicación geográfica de una cueva en la topografía local tiene una importante influencia sobre la disponibilidad de alimento. No obstante, los caracteres troglomorfos parecen predominar ampliamente en cuevas oligotróficas, incluyendo las tropicales.

En diversos ejemplos de cavernícolas tropicales en los que existen especies próximas entre sí, unas troglomorfas y otras no o menos troglomorfas, invariablemente las primeras predominan en las zonas profundas no-guaníferas (CHAPMAN & WILLIS, 1981; DECU et al., 1987; GALAN, 1990; GALAN et al., 1992; SKET, 1985; VILORIA et al., 1992; WILKENS et al., 1979), mientras que en las zonas guaníferas puede haber los dos tipos, aunque lo común es que las formas troglomorfas en este caso sean guanobias y no cavernícolas estrictos. En formas guanobias, al igual que en parásitos, son comunes la atrofia ocular y las reducciones estructurales.

Sin descartar algunas excepciones podemos concluir que los caracteres más típicos de los cavernícolas están asociados a: estabilidad del ambiente subterráneo, escasez de alimento y escasos predadores. Probablemente éstos son algunos de los más importantes factores que influyen en el proceso evolutivo de los cavernícolas.

Consideraremos a continuación tres aspectos relativos a la evolución de la fauna cavernícola: (1) El modo de colonización del medio hipógeo; (2) la preadaptación; y (3) la evolución de los troglobios.

Colonización del medio hipógeo.

La primera pregunta que debe responder toda teoría sobre la evolución de los cavernícolas es ¿cómo, o de qué forma, ingresan los animales a las cuevas?. Diversas respuestas, relativamente similares, han sido aportadas por los bioespeleólogos desde principios de siglo (RACOVITZA, 1907; BANTA, 1907), aunque su interpretación global incluye concepciones diferentes.

Para RACOVITZA (1907) las cavernas no son pobladas por formas que han llegado accidentalmente a las cuevas, aunque es una realidad que continuamente llegan a las cavernas de modo accidental numerosos animales epígeos. La mayoría de las formas epígeas accidentales no han evolucionado hacia un modo de vida troglobio. La mayoría de los tro-

globios deriva, no de formas accidentales, sino de animales epígeos, lucífugos e higrófilos, que han migrado hacia las cuevas de modo voluntario y progresivo. Por "voluntario" el autor entiende "activo". "Una temperatura invariable y una humedad constante son justamente las importantes ventajas que los cavernícolas han ido a buscar voluntariamente en el dominio subterráneo" (RACOVITZA, 1907). El hecho de que el agua no pueda permanecer largo tiempo en la superficie de las regiones kársticas, hace que los medios edáficos sean relativamente áridos, y favorece el poblamiento del medio subterráneo, permanentemente húmedo. RACOVITZA señala también el papel de las entradas de las cuevas en la colonización de ellas por formas de gran talla o bien por "todos los que descienden de esta fauna especial que ha elegido la entrada de las grutas como habitat preferido".

Los problemas de la época de poblamiento y de la edad de los cavernícolas ocupan un lugar importante en los análisis de RACOVITZA. El concluye: "es difícil resolver la cuestión de la antigüedad de los cavernícolas si uno toma en consideración la edad del habitat. Y tampoco es fácil si se considera a los cavernícolas en sí mismos, ya que se aprecia que no es un agrupamiento homogéneo sino un conjunto heterogéneo de formas que tienen cada una su historia particular. Es por tanto absolutamente imposible hablar de la edad de la fauna cavernícola considerada como un bloque, ya que la fauna cavernícola terrestre, al igual que la acuática, es una mezcla de formas de edades muy diferentes". El poblamiento de las cavernas es debido a "causas múltiples y especiales en cada capa de cavernícolas". No obstante, puede ser estipulado sin ambigüedad que "los casos bien establecidos de amplias distribuciones de un grupo cavernícola son ciertamente una prueba de la antigüedad de estas formas"; que "las formas arcaicas son más numerosas entre los acuáticos"; y, en fin, que "las formas antiguas no son raras en el dominio subterráneo y generalmente son los relictos de grupos actualmente desaparecidos de la superficie y que tenían antes una distribución más amplia".

Ello plantea la cuestión de saber por qué estos animales se han conservado en las cavernas y cuáles son las causas que los han hecho desaparecer de la superficie. RACOVITZA es de la opinión de que "en la desaparición de las capas epígeas, los factores biológicos han debido de jugar un papel muy considerable y han debido de influir más que los factores físicos". Y concluye "... yo creo que la constancia relativa de las condiciones de existencia del mundo subterráneo, raramente ha sido la causa real de la persistencia de las formas antiguas". Sutilmente agrega: "Por otra parte, también se conocen relictos en el dominio epígeo. En todos los habitats, incluso los menos constantes, las faunas actuales son una mezcla de formas antiguas más o menos modificadas, que han persistido, y de formas recientes muy diferentes a las de su capa de origen". Aunque conviene recordar que son precisamente los medios más constantes los reservorios de mayor número de relictos.

RACOVITZA entrevé el hecho de la continuidad del proceso evolutivo después de la penetración de las formas en el dominio hipógeo (idea cuya validez es confirmada por la existencia de grupos de troglobios muy diversificados sobre un territorio y presentando una tasa de endemismo considerable) y, por otra parte, él se hace una justa idea del fenómeno de hiperespecialización ecológica de los troglobios, con todos los peligros que ella puede entrañar (BOTOSANEANU & DECU, 1973).

También desde fechas tempranas BANTA (1907) rechaza la teoría de que los organismos cavernícolas provengan del aislamiento accidental de un pequeño número de ancestros, seguido por una evolución rápida de los caracteres asociados a las cuevas. Para él la evolución de los cavernícolas es

mucho más gradual, comenzando con ancestros que frecuentan las cuevas por "inmigración voluntaria" y no por aislamiento accidental. A su vez postula que estos ancestros deben haber estado predispuestos para la vida en las cavernas si ellos poblaban habitats oscuros y sombreados de la superficie. En la opinión de BANTA, estos "migrantes voluntarios" pueden comenzar a vivir en la zona de entrada de las cuevas y, gradualmente, sufrir ulteriores modificaciones hasta ser aptos para sobrevivir en la zona profunda. Adicionalmente BANTA sugiere que algunas especies pueden haber estado altamente modificadas antes de su ingreso, es decir, siendo epígeos, y en tal caso la colonización de la zona profunda es un proceso más directo. Así, su visión concuerda con el punto de vista moderno según el cual los inmigrantes a las cuevas son frecuentemente formas preadaptadas para la vida en ellas. En este sentido su visión del proceso es ortogenética; él afirma:

"Los animales no poseen ojos degenerados y falta de pigmento porque son animales cavernícolas. En muchos casos sus ojos han degenerado y el color ha desaparecido antes de su ingreso a las cuevas. Son cavernícolas porque sus ojos han degenerado y porque son depigmentados. Han quedado aislados en las cuevas y otros medios subterráneos debido a su inaptitud para la vida terránea (superficial), y las cuevas están entre sus posibles habitats".

Así, BANTA niega que los caracteres degenerados sean adaptaciones al ambiente de las cuevas, manteniendo mas bien que son maladaptaciones para la vida en superficie. El escepticismo de BANTA acerca del grado de las modificaciones que los animales han obtenido antes de entrar en las cuevas, le conduce a dudar de que los caracteres modificados puedan ser un índice de la edad de la fauna cavernícola. BANTA sugiere que algunas modificaciones de los animales cavernícolas, como los troglomorismos, pueden ser debidas a "adaptaciones (adaptabilidad) o a la selección natural, la cual tiende a eliminar a los individuos que no poseen variaciones que ayuden al animal bajo condiciones inusuales".

La visión actual, como es defendida entre otros por BARR (1968) o CULVER (1982), es que los caracteres típicamente hipertrofiados (troglomorismos) son el resultado de la selección natural y por tanto reflejan una auténtica adaptación al ambiente de las cuevas. CHRISTIANSEN (1965) y CHRISTIANSEN & CULVER (1967) han reconocido una serie de caracteres morfológicos en colémbolos cavernícolas, los cuales están ampliamente extendidos y son producto de una evolución convergente o paralela en distintos grupos, por lo cual deben ser considerados adaptaciones al ambiente cavernícola. POULSON & WHITE (1969) también argumentan que la reducida tasa metabólica de muchos peces cavernícolas está asociada a un incrementado troglomorismo, y es una adaptación a la vida en cursos de agua subterráneos pobres en alimento.

Para VANDEL (1965) la preparación para la vida cavernícola comprende una serie de procesos de autorregulación. Estos ocurren en la superficie y sólo cuando estos procesos están completos, o muy avanzados, podrá el animal ser capaz de vivir en el mundo subterráneo. Un epígeo que se extravíe en el medio subterráneo está destinado a desaparecer. En opinión de VANDEL (1965) la más fuerte objeción a las teorías que plantean mutaciones de formas epígeas deriva precisamente de la necesidad de esta larga fase de preparación: "El individuo albino o sin ojos (mutante) no está preadaptado, a pesar de su anomalía, para ser un cavernícola; porque un cavernícola se caracteriza más por su fisiología que por su estructura. El mutante albino o sin ojos posee la fisiología de un epígeo, y éste está destinado a morir en una cueva tanto como un espécimen normal. La teoría de la mutación puede satisfacer a los genetistas, pero no será de ninguna ayuda para los bioespeleólogos".

Esta preparación envuelve una serie de procesos: adaptación a la ausencia de estímulos luminosos; adaptación a la vida en un medio húmedo, lo cual sólo puede lograrse por pérdida de las capas integumentarias impermeables que protegen a los epígeos de la desecación; construcción de cámaras de muda, metamorfosis y ovoposición, las cuales están en parte relacionadas a los requerimientos estenohigrobios; una tendencia hacia la polifagia y la utilización de arcilla y sus productos para proveer vitaminas y elementos de crecimiento que los epígeos normalmente obtienen de las plantas verdes. Puede agregarse además, para los cavernícolas acuáticos: cambios en el modelo funcional, en la capacidad para enfrentarse con menores concentraciones de oxígeno, y una mayor habilidad para usar recursos alimenticios escasos y muy diversos (DAHL, 1977; ROUCH & DANIELOPOL, 1987).

En general hoy es aceptado que la evolución de los cavernícolas, aunque de diversos modos, requiere de preadaptaciones, que son logradas a través de un período de tiempo relativamente largo. Esta primera fase, de preadaptación o preparación para la vida cavernícola, es lograda en la zona de entrada de las cuevas u otros medios transicionales.

Preadaptación.

No existe una clara delimitación entre qué caracteres pueden ser considerados preadaptaciones y cuáles son su continuación hacia un modo de vida estrictamente cavernícola.

RACOVITZA (1907) señalaba que existían dos aspectos problemáticos: (1) La velocidad de las transformaciones evolutivas sufridas por los cavernícolas, y (2) el carácter del proceso evolutivo.

En la historia de las adaptaciones sufridas por los habitantes del dominio hipógeo pueden encontrarse transformaciones bruscas, rápidas y lentas. "Cada uno de estos modos puede caracterizar la evolución de una especie, pero también la evolución de un sólo órgano". No obstante destacaba que "en la rapidez de la transformación, un hecho parece jugar un rol capital: es la importancia del órgano en la economía del animal y su antigüedad filogenética". En el proceso de los cavernícolas "cada órgano y cada especie pueden tener su historia evolutiva particular"; "es imposible admitir un proceso único de transformaciones en los órganos de los seres cavernícolas y cometerá un error quien ensaye semejante generalización. Ya he señalado que órganos análogos desde un punto de vista funcional pueden ser muy diferentes desde el punto de vista de su origen, de su grado de desarrollo y de la importancia en la economía de la especie; en consecuencia, su historia adaptativa debe ser muy diversa".

Entre las principales características consideradas preadaptaciones por muy diferentes autores destacan las alimentarias. La principal carencia en el medio subterráneo es sin duda la completa ausencia de plantas verdes. Por lo cual los animales estrictamente fitófagos son excluidos como potenciales cavernícolas. Mientras que las especies detritívoras y omnívoras tienen mayores posibilidades cuanto menos especializadas sean sus hábitos alimenticios. Las formas carnívoras pueden existir en el medio hipógeo sólo si las poblaciones sobre las cuales predan son lo suficientemente numerosas. Si se supone que existen cambios en las biocenosis a través del tiempo, los predadores igualmente deben poseer hábitos poco especializados y ser capaces de alimentarse de muy diferentes tipos de presa. De hecho la mayoría de los cavernícolas carnívoros tienen esta capacidad a la vez que son relativamente limívoros y omnívoros. Puede agregarse que hay ejemplos de biocenosis en distintas regiones kársticas del mundo en las que las formas carnívoras están completamente ausentes.

Otras importantes preadaptaciones involucran aspectos fisiológicos y ecológicos. Ambos están relacionados con la ausencia de luz y elevada humedad. Las formas preadaptadas a la vida cavernícola son más o menos depigmentadas y muestran diversos grados de atrofia ocular. Deben ser capaces de realizar la búsqueda de alimento sin ayuda de la visión, a través del tacto o del olfato, o de quimiorreceptores que desempeñen esta función. Lo mismo puede decirse para completar todos los requerimientos del apareamiento y la reproducción. En los cavernícolas terrestres la depigmentación acompaña a la pérdida de las capas impermeables de los tegumentos, lo cual los hace vulnerables a la desecación.

VANDEL (1965) señala que los principales habitats de preparación para la vida hipógea existentes en superficie son los medios edáficos (suelos, humus, musgos), nivícolas (nevés, bordes de glaciares), y los medios intersticiales para la fauna acuática. Cabe agregar también zonas transicionales por excelencia, como son las entradas de las cavernas o las surgencias.

Las diferencias entre los cavernícolas estrictos y los cavernícolas potenciales son en gran medida una cuestión de grado. Si se acepta que los troglófilos y los habitantes de medios crípticos y transicionales son cavernícolas en potencia, las principales diferencias con los troglobios residen en un mayor desarrollo de troglomorfismos y un grado mayor de reducciones estructurales en los troglobios, pero que pueden ser muy variables para cada grupo animal y para cada carácter. Algunos autores, como CHRISTIANSEN (1985), han demostrado que incluso los caracteres modificados son muy diferentes y están muy distintamente correlacionados en formas edáficas y en formas cavernícolas. Lo mismo puede afirmarse para anfípodos (NOTENBOOM, 1990), isópodos *Stenusellidae* (MAGNIEZ, 1985), ostrácodos (DANIELOPOL, 1980), y otros grupos.

La adaptación al medio cavernícola va unida a una pérdida progresiva de la capacidad de autorregulación; los cavernícolas tienden a ser estenotérmicos, estenohigrobios y estenohalinos. En opinión de VANDEL (1965) estas tendencias se incrementan cuanto mayor es la edad de una línea filética, e implica una tendencia al confinamiento en un medio más especializado. VANDEL observa que existe una relación entre senescencia filética y autorregulación: "las formas jóvenes y expansivas se distribuyen ampliamente por su capacidad de adaptarse a muy variadas condiciones; al colonizar medios aislados (p.ej. islas del Atlántico, cuevas) se desarrollan en pequeñas especies o razas ecológicas y se localizan en medios extremadamente especializados los cuales se transforman en trampas ecológicas. Ellos no pueden volver a migrar y están destinados a morir si las condiciones cambian. Estos animales se han transformado en especies senescentes por reducción y luego por completa desaparición de su habilidad de autorregulación".

JEANNEL (1943) y VANDEL (1965) atribuyen un carácter esencialmente conservativo al medio cavernícola y ello les conduce a postular que la evolución de los cavernícolas es debida sobre todo a ortogénesis. La apariencia especializada de los cavernícolas no es debida entonces a una adaptación a la vida cavernícola, ya que ésta en gran medida es adquirida fuera del medio subterráneo y, en consecuencia, la evolución de los cavernícolas es independiente de los factores ambientales. "El fenómeno de la ortogénesis corresponde a una propiedad de una línea filética. La ortogénesis que ocurre entre los cavernícolas tiene lugar en un medio remarcablemente constante. Este hecho establece sin duda que ésta se origina en el animal en sí mismo y no en influencias externas como el medio o la selección natural" (VANDEL, 1965).

JEANNEL (1928) escribe: "No hay nada que indique por qué ciertas primitivas líneas lucícolas se han embarcado

repentinamente en esta dirección ortogenética la cual resulta en cavernícolas. Las especies no han seguido una evolución morfológica llamada evolución subterránea porque ellas entraron a las cuevas. Ellas entraron a las cuevas porque su grado de evolución hace imposible para ellas existir entre la fauna epígea bajo las prevalecientes condiciones climáticas". Este proceso ortogenético habría así ocurrido sin interrupción a lo largo de varios millones de años en el estable medio del habitat hipógeo. Análogas condiciones son halladas en opinión de VANDEL en el fondo de los mares o en islas que han estado aisladas del continente por muchos años. Ello ha conducido a VANDEL (1965) a postular la teoría evolutiva del "organicismo", según la cual "las especies tienen una historia del mismo modo que las líneas filéticas: ellas pasan por un período de juventud, un estado de expansión, y finalmente una declinación que termina en una fase de senescencia". Los cavernícolas serían así simples supervivientes de especies filogenéticamente seniles, las cuales han hallado refugio en el estable ambiente de las cuevas.

Las teorías sobre una evolución ortogenética (direccional) u organicista de la fauna cavernícola tuvieron una gran aceptación en la década de los 60. Pero su aplicabilidad es reducida y como teorías generales han sido abandonadas. En su defensa cabe decir que para esa época prácticamente no eran conocidos troglobios tropicales (VANDEL continuamente trata de encontrar una explicación a la ausencia de troglobios en los trópicos) y que la mayoría de los cavernícolas conocidos, de clima templado, eran formas relictuales, muchas de ellas datando del Terciario. Hoy, en cambio, son conocidos numerosos troglobios tropicales, muy diversos troglobios no-relictuales, e incluso se dispone de claros ejemplos de rápidos cambios hacia formas troglobias de vida en lapsos de tiempo breves, como ocurre en fauna cavernícola de cuevas en lava de muy reciente origen (ver p.ej.: HOWARTH, 1981, 1986; CHAPMAN, 1986; PECK & KUKALOVA, 1986).

Por otro lado, los autores europeos clásicos o antiguos (VANDEL, 1965; JEANNEL, 1943; RACOVITZA, 1907), a los cuales debemos gran parte del desarrollo de la bioespeleología, estaban muy lejos de desconocer que la colonización inicial de las cuevas y la preparación para la vida cavernícola no fueran un proceso voluntario, activo, y de naturaleza adaptativa (como puede verse en las citas anteriores), hecho que frecuentemente algunos autores modernos han tratado deliberadamente de ocultar. Más bien el problema reside en cómo veían las fases posteriores. Lógicamente, si numerosos ejemplos correspondían a formas relictas, de probable gran antigüedad filética, lo más lógico era postular pocos cambios en la evolución posterior, encontrar que las cavernas desempeñaban un papel de refugio para formas antiguas, y plantear que su evolución resultaba en gran medida dirigida (direccional) y asociada a la senilidad de las líneas filéticas. Los fuertes cambios climáticos en zona templada permitían explicar el cambio o la extinción de las formas epígeas relacionadas, quedando de este modo los cavernícolas como relictos, en términos biogeográficos y filogenéticos.

Hoy, la diferencia mayor probablemente reside en que disponemos de un número mayor de hechos y de resultados experimentales. Ello conduce a la visión de que la adaptación está presente a todo lo largo del proceso de evolución de los cavernícolas, y que en el medio hipógeo, al igual que en superficie o en medios transicionales, continuamente operan mecanismos de selección y la influencia de factores ambientales.

Junto al caso de organismos relictos, de relativa o considerable antigüedad (como ha sido mostrado en diversos ejemplos de la fauna guipuzcoana), existen otros ejemplos de colonizaciones recientes e incluso actuales.

La fase de preadaptación y de colonización inicial de las

cuevas, como es ejemplificada por los troglófilos y troglobios recientes, puede ser seguida por la adaptación al endokarst y el aislamiento en el medio hipógeo. En ocasiones, algunos organismos conservan una gran plasticidad ecológica y pueden recolonizar, a partir de las cuevas, medios transicionales, pero no son conocidos ejemplos de recolonización de habitats estrictamente epígeos.

En gran número de casos predomina la adopción de una estrategia de vida denominada "selección de la k", la cual consiste en lograr una mayor habilidad competitiva en un ambiente estable y predecible, lo cual conduce a su vez a fenómenos de hiperespecialización y estrecha adaptación al habitat cavernícola. Este tipo de organismos, seleccionistas de la k, sin duda pierden su capacidad de autorregulación en el sentido exacto discutido por VANDEL, y pueden quedar confinados en el medio hipógeo. Lo que varía, con respecto a la teoría de VANDEL (1965), es que no necesariamente son antiguos. Este tipo de elección de una estrategia conservadora, con tendencia a la especialización, se ha producido muchas veces a lo largo de la historia evolutiva de los seres vivos y sigue produciéndose también entre formas actuales.

Los fenómenos que ocurren en la evolución de los cavernícolas no son muy diferentes a los que ocurren en la evolución de los organismos de superficie y las formas ultraespecializadas pueden presentarse en diversos ambientes. Si estos últimos cumplen además una función de refugio, podrán contener especialistas de muy diversa antigüedad, incluyendo formas de gran edad filética que raramente son conservadas en ambientes de superficie.

Evolución de los troglobios.

Los troglobios exhiben en diverso grado modificaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas, asociadas a la vida en el habitat hipógeo.

Las principales modificaciones morfológicas pueden ser divididas en: reducciones estructurales (caracteres regresivos) y troglomorfismos (caracteres troglomorfos). Entre los primeros los más ampliamente extendidos son la atrofia del aparato ocular, que puede llegar a la pérdida total de los ojos y estructuras ópticas relacionadas, y la depigmentación, asociada a la reducción y adelgazamiento de las capas tegumentarias. Adicionalmente, muchos otros caracteres, variables para cada grupo zoológico, pueden ser objeto de reducción, atrofia o simplificación. Esto ha conducido a denominar "evolución regresiva" a la evolución de los cavernícolas.

Los caracteres troglomorfos comprenden básicamente: la elongación de los apéndices, esbeltez corporal, hipertrofia o desarrollo de numerosos órganos quimiorreceptores y táctiles. En cada grupo zoológico puede haber además otros caracteres anatómicos, externos o internos, de tipo troglomorfo, o modificaciones que implican cambios en aspectos fisiológicos y funcionales, tal como ha sido comentado en el apartado de "Adaptaciones a la vida hipógea" incluido en la Parte 1.

En general, la morfología de los troglobios, estilizada y de apéndices largos, y el aumento de la dotación sensorial no-óptica, favorecen el comportamiento exploratorio y la búsqueda de recursos en un medio oscuro, a la vez que otros muchos aspectos de la comunicación intraespecífica en el ambiente de las cuevas. Otro carácter relevante común en la mayoría de los troglobios es la presencia de una reducida tasa metabólica.

Lo importante a dilucidar en las modificaciones de los troglobios es si éstas poseen un valor adaptativo. En el caso de los caracteres troglomorfos, que incluyen la creación o desa-

rollo de nuevas estructuras, su valor adaptativo es claro, y por ello son considerados el producto de un proceso evolutivo constructivo, sujeto a selección directa.

El valor adaptativo de las reducciones estructurales no es claro, y ello ha conducido a numerosas polémicas, ya que la idea de una evolución regresiva encaja mejor con el concepto de ortogénesis: los caracteres regresivos se desarrollan en antiguas líneas filéticas y son el producto de la senilidad de las mismas. Sin embargo, la evolución regresiva de los cavernícolas no es una simple rudimentación o degeneración de distintas partes y órganos del cuerpo.

En numerosos artrópodos la reducción de los ojos comienza por una fusión de omatidios y no por una simple reducción de ellos. En peces cavernícolas el crecimiento de los párpados o de la piel, hasta cubrir los ojos, precede a su reducción. En anfípodos e isópodos la pérdida del pigmento ocular es previa a la reducción. En fin, hay una gran variedad de procesos en los distintos grupos zoológicos, por lo cual no es posible generalizar, pero en todo caso parece ser que no se trata de un simple proceso degenerativo, ya que los eventos constructivos van asociados al entero proceso regresivo. La depigmentación corporal va unida a la pérdida de la cutícula y a la reducción de otras estructuras integumentarias, por lo que se trata de fenómenos asociados a la adaptación a un ambiente de alta humedad. Probablemente muchos cambios involucrados en las reducciones son una expresión pleiotrópica. En los artrópodos, que comprenden a la inmensa mayoría de los cavernícolas, existe una combinación de procesos reductores claramente pleiotrópicos. La reducción de los ojos se combina con la depigmentación y con la pérdida de la cutícula, y dado que los ojos son estructuras integumentarias, todos estos procesos están ligados mutuamente, genética o morfogenéticamente. Los procesos reductores van unidos al desarrollo de caracteres troglomorfos, muchos de los cuales son caracteres hipertrofiados que implican una adaptación positiva al ambiente de las cuevas.

SKET (1985) ha destacado la importancia de los requerimientos energéticos en la economía del organismo como importante factor que influye en el desarrollo de los procesos reductores. Las hipótesis sobre la economía de energía en los cavernícolas sin duda tropiezan actualmente con la dificultad de cómo medir la importancia de estos requerimientos de las estructuras reducidas en proporción al conjunto del cuerpo. En muchos casos la ignorancia es absoluta y la falta de datos es suplida con estimaciones de naturaleza subjetiva. Pero su influencia, aunque difícil de medir, no deja de ser real.

En algunos insectos sus ojos consumen en oscuridad entre 1,9 y 6,4% del consumo de oxígeno del cuerpo, pero su peso representa menos del 2%. Las necesidades metabólicas del ojo son más altas en peces, y no sólo en términos relativos. Probablemente ello explica la extraordinaria reducción ocular que presentan peces cavernícolas como *Astyanax* (CULVER, 1982). También debe tomarse en cuenta que el metabolismo oxidativo de los ojos de vertebrados en oscuridad es incluso más alto que en la luz (SICKEL, 1973). En invertebrados con ojos muy pequeños, como crustáceos asélicos o colémbolos, no es muy claro si la reducción representa un factor de ahorro energético importante. SKET (1985) destaca que no sólo influyen las necesidades metabólicas de un ojo establecido, ya que se requiere una más alta cantidad de energía y materiales para su desarrollo, formación y crecimiento. Los ojos de animales grandes consumen más, y la relación del consumo del ojo versus el alimento disponible es más importante que la relación ojo/cuerpo. WILKENS et al. (1979) sustentan que la persistencia de rudimentos no es explicable por economía de energía. Sin embargo, dado que un rudimento consume mucho menos que un órgano bien desarrollado, la presión de selección para su reducción es mucho más probable que

sea dirigida en este sentido y no en sentido opuesto. Si además se considera el conjunto de estructuras reducidas (ojos, pigmentos, cutícula, capas integumentarias) es muy probable que las necesidades metabólicas para su mantenimiento sean altas. Lo que implica una tendencia general en el sentido de ser selectivamente ventajosa su reducción.

La idea general postulada por SKET (1985) es que las estructuras sometidas a reducción, innecesarias en el medio hipógeo, tienen un costo en términos metabólicos y energéticos. Y que en un medio pobre en alimento, como las cuevas, su reducción es positivamente seleccionada para que el organismo pueda disponer de más energía para otras funciones. FONG (1985) indica que las cuevas son un medio ventajoso para los organismos que son capaces de reciclar su limitado pool de energía y así desarrollar otros caracteres adaptativamente ventajosos (distintos a estructuras innecesarias). Puede decirse que es ventajoso reciclar energía y materiales para favorecer la reproducción, o lograr una mejor osmorregulación, incrementar la fecundidad o la supervivencia, por medio de cambios morfológicos y fisiológicos. FONG ha formulado esto como una operación indirecta hacia el desarrollo de caracteres regresivos. De hecho cada acción de la selección es en cierta medida indirecta. El valor adaptativo de un genoma o de un carácter sólo es medible en comparación con otro. Cada carácter es ventajoso o desventajoso (si no fatal o letal) sólo en comparación con otro. La cuestión de si su acción es directa o indirecta puede ser reducida a un mero problema de la filosofía de cada investigador. La eficiencia de un animal cavernícola puede ser dirigida hacia la reducción de estructuras innecesarias (para perder menos energía) y/o a la adquisición de caracteres progresivos (para obtener más energía o una mayor eficiencia de conjunto). En las poblaciones epígeas los ojos son muy importantes y su desarrollo es positivamente seleccionado; con abundante alimento de alta calidad la elongación de los apéndices no requiere la reducción de los ojos. En el medio hipógeo la adquisición de troglomorfismos es ventajosa y positivamente seleccionada, ya que de ello depende el lograr un eficaz desenvolvimiento en este medio; por lo cual no extraña que para lograr un equilibrio energético se tienda a reducir estructuras no necesarias, o a economizar energía en unos procesos para disponer de ella en el desarrollo de otros. En los artrópodos cavernícolas, cuyas reducciones estructurales están pleiotrópicamente asociadas, su efecto de conjunto en la economía energética es más importante que si se considera un sólo órgano o estructura en particular.

En los cavernícolas acuáticos, particularmente en los que han pasado del medio marino a las aguas dulces, el proceso ha implicado unas más altas necesidades energéticas; MUNDAY & POAT (1971) señalan que los crustáceos aumentan su consumo de oxígeno al pasar a menores concentraciones iónicas en las aguas dulces. En 11 especies marinas o mixohalinas de *Gammarus* el diámetro del ojo alcanza el 35-50% de la longitud de la cabeza; en 21 especies dulceacuícolas epígeas de *Gammarus* la relación anterior es de sólo 20-30%; ninguna de estas especies ha tenido éxito en colonizar el adverso habitat de *Niphargus valachicus*, especie completamente ciega (STRASKRABA, 1972). Considerando los parámetros abióticos del ambiente, ésta y otras especies de *Niphargus* (facultativamente hipógeas) son las más euryvalentes y resistentes entre los anfípodos europeos, lo cual es cierto para el género *Niphargus* como un todo (SKET, 1985). En los crustáceos en general el paso al medio hipógeo implica enfrentarse a condiciones más severas (menores concentraciones de oxígeno disuelto, medio pobre en alimento siendo éste además de menor calidad), por lo cual existe una fuerte tendencia al desarrollo de reducciones estructurales para lograr una exitosa adaptación.

HUPPOP (1986) ha revisado detenidamente el papel del metabolismo en la evolución de los animales cavernícolas, en los cuales es generalizada la existencia de una reducida tasa metabólica. En su opinión, en el medio hipógeo, además de la constancia de las condiciones ambientales, es común la escasez de alimento y la falta de predadores. Bajo tales condiciones, y en forma paralela a lo que ocurre en el medio abisal, la adaptación a un bajo consumo de alimento tiene un alto valor selectivo, y el poseer una reducida tasa metabólica es una característica altamente ventajosa. Si las reducciones estructurales son en parte causadas por la limitación en el alimento, pueden representar una adaptación a las cuevas también en sentido constructivo. DICKSON & FRANZ (1980) han mostrado diversos ejemplos de especies cavernícolas en las cuales las diferencias en las tasas metabólicas están correlacionadas positivamente con la disponibilidad de alimento.

Aunque es difícil generalizar todas las situaciones, numerosas evidencias sugieren que tanto la tasa metabólica reducida como las reducciones estructurales están directa o indirectamente asociadas a la pobreza de recursos en el medio hipógeo y que cuanto más oligotrófico es el medio mayor es la probabilidad de que estas características sean positivamente seleccionadas a través de mecanismos de economía de energía. En medios eutróficos, como las zonas guaníferas de cuevas tropicales, donde la biomasa epígea es grande, puede esperarse que la presión de selección no sea muy fuerte, la tasa evolutiva no sea muy alta, y la apariencia de los troglobios no sea tan modificada como en los ambientes oligotróficos tan comunes en las cuevas de las regiones templadas. Probablemente todos los caracteres de los troglobios están afectados por la selección; en consecuencia, la intensidad de la selección debe ser responsable del grado de reducción, o la extensión de tiempo durante la cual es ejercida la presión de selección será el factor responsable del grado de reducción (HUPPOP, 1986). En nuestra opinión, los factores biológicos juegan un papel principal como fuerza conductora de la adaptación y evolución de los cavernícolas. Y entre éstos, los de tipo económico son los más importantes, e incluyen tanto la disponibilidad de recursos en el medio hipógeo como los mecanismos de economía energética desplegados por los organismos.

Los caracteres troglomorfos y las reducciones estructurales se presentan en troglófilos y troglobios, residiendo las principales diferencias entre unos y otros en una cuestión de grado. La definición de troglobio puede ser expresada como: especies que viven exclusivamente en cuevas y que muestran caracteres troglomorfos en un grado que ha ido más allá del alcanzado por otros miembros no-troglobios de su taxocenosis. CHRISTIANSEN (1962) ha propuesto una definición de este tipo, pero es obvio que resulta arbitrario elegir un punto a lo largo de la continua evolución troglomórfica para establecer que "el troglorbitismo comienza aquí" (CHAPMAN, 1988). No obstante, es claro que los troglobios difieren de formas ciegas y depigmentadas presentes en medios transicionales como el edáfico o el intersticial; el conjunto de caracteres modificados es distinto y el troglomorfismo está mucho más desarrollado en los troglobios. Las poblaciones troglomorfas parecen haber evolucionado a partir de formas preadaptadas, establecidas inicialmente de modo marginal en el habitat hipógeo. Una vez que la deriva adaptativa ocurre y se establece una población reproductora en la zona profunda de las cuevas, entonces ésta es sometida a una nueva y más fuerte presión de selección; su consecuencia es el notable cambio que denominamos troglomorfismo.

Muchos troglófilos bien adaptados a las cuevas permanecen poco modificados mientras su habitat reúne condiciones adecuadas para ellos. En el margen de su distribución o cuando ocurren cambios ambientales o cambios en las condicio-

nes bióticas como una disminución de recursos nutritivos, las poblaciones son sometidas a mayores presiones, que pueden iniciar una deriva adaptativa y una evolución hacia un modo de vida troglóbico. Esta idea es sostenida, entre otros, por HOWARTH (1986). Así, visto el proceso evolutivo a gran escala, hay una diferencia entre la preadaptación y la evolución cavernícola posterior que conduce al estado troglóbico.

En esta evolución de los troglóbicos probablemente es inadecuado utilizar el término "evolución regresiva". ROMERO (1986) propone el abandono de su uso, ya que esta evolución es simultáneamente constructiva. EMERSON (1961) y KOSSWIG (1965) indican también que los aspectos progresivos y regresivos están asociados. Los términos "rudimentación" (DOBZHANSKY, 1970) y "reducción estructural" (BRACE, 1963) son menos problemáticos, pero no hacen referencia a cambios en el comportamiento o fisiológicos. Lo importante es destacar que esta evolución de los cavernícolas implica cambios en un amplio conjunto de caracteres y que no se trata simplemente de reducciones estructurales. El proceso global es básicamente adaptativo y además de los cambios fisiológicos

etológicos involucra ajustes morfológicos. En la Figura 101, tomada de HUPPOP (1985), se ilustra una serie de componentes que intervienen en esta red integrada de procesos. En los extremos se colocan la alta estabilidad ambiental y la escasez de alimento (POULSON, 1963; BARR, 1968; CULVER, 1982). Muchos de los caracteres de los cavernícolas derivan de una adaptación a la escasez de alimento, y sólo pueden ser realizados en un ambiente estable y escaso en predadores tal como en las cuevas. Una tasa metabólica reducida es la respuesta a la presión de selección sobre la economía energética, y es inducida por la escasez de alimento. La presión de selección en este sentido produce una más baja demanda de energía por vida individual y una más baja demanda de energía por unidad de tiempo, a la vez que un crecimiento de la dotación sensorial para la orientación y el hallazgo de alimento en un medio oscuro. El resultado de disponer de una tasa metabólica reducida implica una mayor resistencia al ayuno (y a condiciones adversas en general) y a la vez permite disponer de más energía para otras actividades, como la reproducción. Ambas, trabajando juntas, son necesarias para una exitosa adaptación a la escasez de recursos (HUPPOP, 1985).

En términos de estrategia de vida, la evolución de los troglóbicos implica una fuerte tendencia a pasar de estrategias de la r a estrategias de la k, es decir, de un modo de vida generalista en el que se compite con una alta tasa reproductiva en ambientes fluctuantes y poco predecibles, a un modo de vida especializado en el que predomina la eficiencia en un

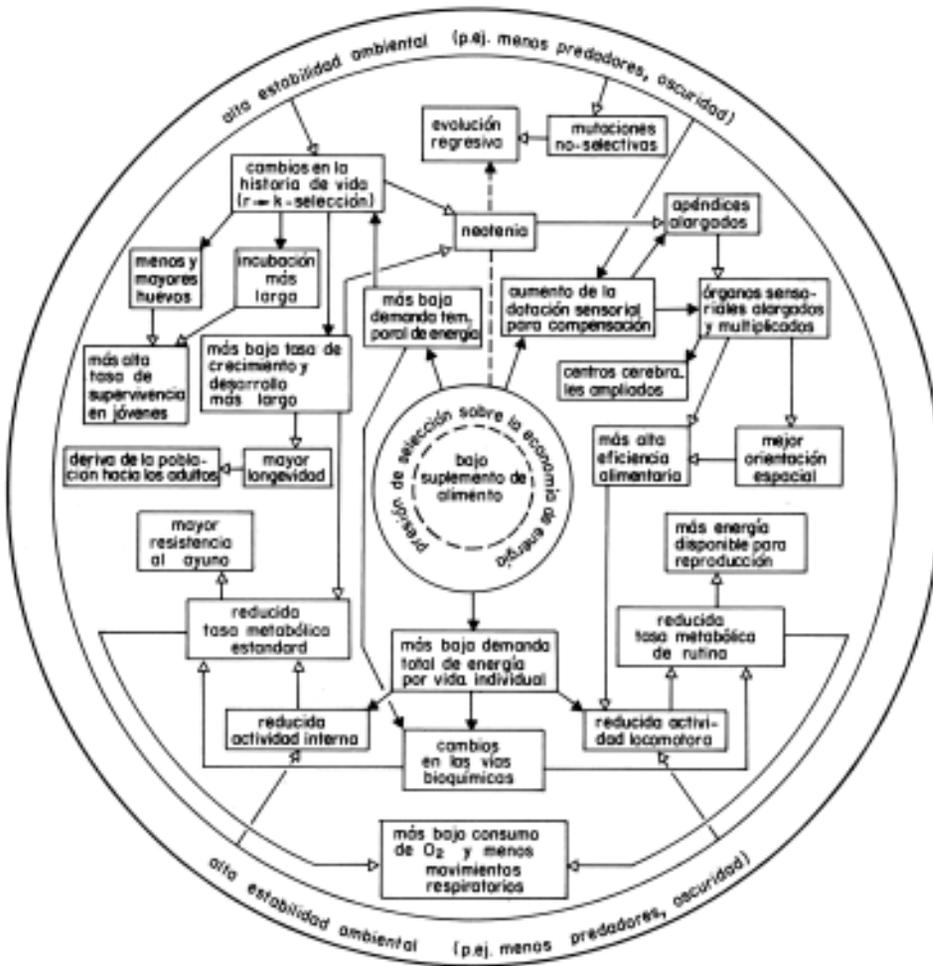


Figura 101. Causas y consecuencias que intervienen en las características de los cavernícolas y sus interrelaciones. Las flechas en blanco permiten algo; las flechas en negro requieren algo. (De: HUPPOP, 1985).

ambiente mucho más estable y predecible. No obstante, la estrategia de vida de los cavernícolas es un tipo especial de estrategia de la k, ya que en diversos aspectos, particularmente en la alimentación, los troglóbicos son poco especializados y de hábitos generalistas, polípagos u omnívoros. Su estrategia es adecuada para un ambiente severo y pobre en alimento, y ha sido mejor definida como un modelo de selección A o estrategia de adversidad (GREENSLADE, 1983; ver también ROUCH, 1986), la cual también se presenta en otros ambientes adversos o severos, como el medio abisal marino (TORRES et al., 1979). Esta puede ser definida como una estrategia basada en bajos requerimientos de energía. Entre las características resultantes de la adopción de este tipo de estrategia pueden señalarse: una reducida tasa metabólica, reducida actividad interior, menores reacciones de escape, gran resistencia al ayuno, baja demanda de energía por unidad de tiempo, baja tasa de crecimiento y largo desarrollo embrionario, mayor longevidad, reducido número de huevos y mayor tamaño de los mismos, más alta supervivencia de los jóvenes, bajo porcentaje de hembras ovigeras maduras, deriva de la población hacia los adultos.

En cuanto a los mecanismos genéticos implicados en la producción de los cambios, la extensión del tema hace que escape al alcance de esta obra. Los estudios experimentales han aportado numerosos datos de aspectos concretos y casos particulares, al igual que un gran número de hipótesis e interpretaciones, a menudo extremadamente teóricas. SKET (1985) ha presentado una acertada revisión del tema.

Algunos modelos de tipo neutralista, que no hacen intervenir a la selección natural y que conciben la evolución de los cavernícolas como el producto de mutaciones selectivamente neutras (WILKENS, 1976; SBORDONI, 1980, 1982; CULVER, 1982), han desarrollado diversas ecuaciones teóricas relacionando parámetros genéticos y poblacionales. A partir de éstas se ha sugerido que es posible estimar la edad filogenética de las poblaciones cavernícolas; particularmente SBORDONI (1980) presenta estimaciones concretas. Sin embargo, muchos cambios, particularmente las reducciones estructurales, son alcanzados por neotenia o por selección y acumulación de alelos deletéreos, y pueden proceder mucho más rápidamente que si sólo es considerada la tasa de mutación.

Aparte del interés que pueden revestir las formulaciones matemáticas, la gran cantidad de asunciones y presupuestos las hacen poco plausibles y difícilmente aplicables a los fenómenos reales que ocurren en la naturaleza.

Otros autores (p.ej.: POULSON, 1964; MITCHELL, 1969; CULVER & FONG, 1985) han propuesto argumentos para relacionar el tiempo de residencia en las cuevas con el grado de troglotización alcanzado, y en ellos subyace el tema de la antigüedad de los cavernícolas.

Lo más sorprendente de la evolución de los cavernícolas es que existe un conjunto de caracteres que se presentan regularmente en todos los grupos taxonómicos habituales en cuevas. Esta especie de convergencia tiene su mejor exponente en el plano anatómico en la pérdida o reducción de los ojos y de la pigmentación, y en el plano fisiológico en la reducción del metabolismo. El grado de modificación que presentan los cavernícolas sin duda es influido y es en parte dependiente de varios factores: tasa evolutiva, disponibilidad de recursos tróficos, capacidad adaptativa de las diferentes especies, e intensidad de la presión de selección a que éstas han estado sometidas.

No obstante, es una absoluta falacia creer que los grandes cambios requieran grandes tiempos en evolución, sea de organismos epigeos o hipogeos. Hay abundantes evidencias en el registro fósil al respecto. Un buen ejemplo en cavernícolas es la existencia de troglobios altamente especializados en cuevas jóvenes de lava en Hawai, Canarias o Galápagos. La evidencia geológica indica que en Galápagos la colonización de las islas por la fauna terrestre a lo sumo ha dispuesto de 3-4 millones de años (BAILEY, 1976; HALL, 1983) y en Hawai de entre 400.000 y 700.000 años (DALRYMPLE et al., 1973). En consecuencia, el proceso de troglotización a partir de ancestros epigeos ha sido mucho más breve.

HOWARD (1986) señala que sin duda algunos troglobios altamente modificados son antiguos relictos que han sobrevivido en las cuevas por un largo tiempo, pero otros troglobios, igualmente troglomorfo (como los señalados en el párrafo anterior), parecen ser muy jóvenes en términos geológicos. En el otro extremo hay también troglófilos antiguos, como p.ej. muchos dípteros nematóceros. En la fauna hipógea europea algunos troglobios nivícolas son de origen reciente y su colonización del medio hipógeo data probablemente de finales de la última glaciación. Por lo cual puede afirmarse que no son necesarios largos períodos de tiempo para completar la evolución hacia un tipo de vida troglobio ni para adquirir una apariencia muy modificada.

Aunque muchos troglobios, especialmente en regiones templadas, son relictos, y pueden haber adquirido su apariencia troglomorfa una vez que sus parientes epigeos fueron eliminados por cambios biológicos o climáticos, la evidencia aportada por troglobios de jóvenes cuevas de lava y otras cuevas tropicales demuestran que estos cambios no son un prerrequisito necesario para la evolución de los cavernícolas.

La fauna hipógea guipuzcoana aporta muy diversos ejem-

plos de formas relictas de variable antigüedad. El territorio en general posee características de alta humedad muy propicias para una pausada colonización del medio hipógeo por numerosas oleadas de organismos, incluyendo troglobios recientes y formas troglófilas que están actualmente colonizando activamente las cuevas. La diversidad de su fauna es el resultado de esta historia evolutiva.

AGRADECIMIENTOS.

La realización de este trabajo ha contado con una subvención del Departamento de Agricultura de la Diputación Foral de Guipúzcoa, la cual ha hecho posible la elaboración de los textos finales. Este aporte ha sido decisivo para la conclusión del trabajo.

La determinación de diplópodos y quilópodos cavernícolas contó con una ayuda para trabajos de investigación de Eusko Ikaskuntza - Sociedad de Estudios Vascos.

Los textos fueron revisados por Miguel ELORZA, Francisco ETXEBERRIA GABILONDO y Daniel ADRIAN DECON; a todos ellos, miembros de la S.C.Aranzadi, agradezco sus útiles sugerencias. Igualmente, el trabajo ha contado con la infraestructura de la Sección de Karstología de la S.C.Aranzadi, a cuyos integrantes agradezco su colaboración.

BIBLIOGRAFIA.

- ABSOLON, K. 1900. Einige Bemerkungen über mährische Höhlenfauna. Zool.Anz., XXIII, 1-85.
- ADAMS, C. 1981. An outline of Tertiary paleogeography. The evolving Earth. British Museum Nat.Hist., Cambridge, 221-236.
- AELLEN, W. 1960. Notes sur les puces des chauves-souris, principalement de la Suisse (Siphonaptera, Ischnopsyllidae). Bull.Soc.Neuchâtel.Scienc.Nat., 83.
- ALOÑA MENDI, Grupo Espeleológico. 1974. Trabajos sobre el karst del SW de Guipúzcoa. Ed.Biblio,Munic., Oñate, 1-101.
- ALTUNA, J. 1972. Fauna de Mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa. Munibe, 24: 1-464.
- AMIOT, M.; M.FLOQUET; B. MATHEY; A. PASCAL; P. RAT & J. SALOMON. 1982. Evolution de la marge cantabrique et de son arrière-pays ibérique au Crétacé. Cuad.Geol.Ibérica, 8: 37-63.
- AVRAM, S. & M. SOARES. 1983. Opiliones de Pérou et d'Argentine. Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba, 4: 47-64.
- BACH, C. 1976. Primeras citas de Machilida cavernícolas de España. Misc.Zool., 3(5): 79-85.
- BAGUÑA, J.; E. SALO & R. ROMERO. 1983. Biogeografía de las plananias de agua dulce (Platelmintes, Turbellaria, Tricladida, Paludicola) en España. Datos preliminares. Actas I Congr.Esp.Limnol., Barcelona, 265-280.
- BAILEY, K. 1976. Potassium-Argon ages from the Galapagos Islands. Science, 192: 465-467.
- BALAZUJ, J. 1957. Notes sur les Amphipodes souterrains. Notes Biospéol., 12.
- BALCELLS, E. 1959. Quirópteros de cuevas españolas recolectados desde 1955 a 1958. Speleon, 10: 75-94.
- BALCELLS, E. 1961. Murciélagos del norte central español. Bol.Sancho El Sabio, 5(1-2): 7-30.
- BALCELLS, E. 1961. Las moscas ápteras (Nycteribiidae) de los murciélagos cavernícolas del norte central ibérico, con un resumen descriptivo de la biología del grupo. Munibe, 13: 144-154.
- BALCELLS, E. 1963. Nuevos datos faunísticos de murciélagos y nictéribidos del País Vasco-Navarro. Campaña de 1961. Munibe, 15: 56-61.
- BALCELLS, E. 1963. Datos españoles de Plecotus y Eptesicus (Chir. Vespertilionidae). Miscel.Zool., 1(5): 147-162.
- BALCELLS, E. 1968. Nuevas citas de murciélagos y nictéribidos del País Vasco-Cantábrico. Bol.R.Soc.Esp.Hist.Nat., 66: 17-38.

- BALCELLS, E. 1968. Revisión faunística de nictéridos y estréblidos de quirópteros españoles y su especificidad. *Rev.Iber.Parasitol.*, 28(1): 19-31.
- BALCELLS, E. & J. GRACIA. 1963. Murciélagos cavernícolas del País Vasco-Navarro: campaña 1958-60. *Speleon*, 14: 33-63.
- BANTA, A. 1907. The fauna of Mayfield's Cave. *Carnegie.Inst.Wash.Publ.*, 67: 1-114.
- BANTA, A. 1910. A comparison of the reactions of a species of surface isopod with those of a subterranean species. *Journ.Exper.Zool.*, 8: 437-488.
- BANTA, A. 1939. Studies on the physiology, genetics and evolution of some Cladocera. *Carnegie Inst., England*, 37 p.
- BARET, C. & B. CONDE. 1981. Nouveaux Campodéides de grottes d'Espagne. *Rev.Swiss.Zool.*, 88(3): 775-786.
- BARNARD, J. & C. BARNARD. 1983. *Freshwater Amphipoda of the world*. Hayfield Assoc., Vernon, Virginia, 830 p.
- BARR, T. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evol.Biol.*, 2: 35-102.
- BARROS MACHADO, A. 1940. A coleção de aranhas cavernícolas do Museo Nac. de Cienc.Naturales de Madrid. *Las Ciencias*, 8: 4.
- BEATTY, R. 1941. The pigmentation of cavernicolous animals. II. Carotenoid pigments in the cave environment. *Jour.Exper.Biol.*, 18.
- BEAUCHAMP, P. 1932. Turbellariés, Hirudinées, Branchiodellides (2ème série). *Biospeologica*, 43. *Arch.Zool. Exper.Gén.*, 73.
- BEAUCHAMP, P. 1949. Turbellariés (3ème série). *Biospeologica*, 69. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 86.
- BEIER, M. 1939. Die Pseudoscorpioniden - Fauna der iberischen Halbinseln. *Zool.Jahrb.Syst.Jena*, 72: 157-202.
- BEIER, M. 1940. Ordnung Pseudoscorpionidea. In: *Bestimm.Bodenfauna Europas*. Akad.Verlag, Berlin, 313 p.
- BELLES, X. 1986. Distribution of the iberian Bathysciinae (Coleoptera: Catopidae): An explanation. 9º Congr.Intern.Espeleol., Barcelona, pp: 134-137.
- BELLES, X. 1987. Fauna cavernícola i intersticial de la península ibérica i les illes balears. *Con.Sup.Inv.Cien.*, Ed.Moll, Mallorca, 207 p.
- BELLES, X. & P. DELIOT. 1983. Nouveaux Bathysciinae (col. Catopidae) des Pyrénées françaises et espagnoles. *Mém.Biospéol.*, 10: 237-243.
- BELLES, X.; J. COMAS; O. ESCOLA & F. ESPAÑOL. 1978. Los Bathysciinae ibéricos: Propuesta de ordenación taxonómica (Col. Catopidae). *Speleon*, 24: 59-68.
- BERNARD, F. 1937. Recherches sur la morphogenèse des yeux composés d'Arthropodes: Développement, Croissance, Réduction. *Bull.Biol.France Belgique, Suppl.* 23: 12 p.
- BERNASCONI, R. 1967. Les Hydrobiinae (Mollusques Gastéropodes) cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. I - aperçu historique et distribution zoogéographique. *Ann.Spéol.*, 22(3): 523-535.
- BERNASCONI, R. 1969. Les Hydrobiinae (Mollusques Gastéropodes) cavernicoles de Suisse et des régions limitrophes. II - distribution zoogéographique et limite septentrionale de la zone á Bythiospeum. *Ann.Spéol.*, 24(4): 683-694.
- BERNASCONI, R. 1986. Les Hydrobiides de l'Europe de l'Ouest (Mol. Gasterop. Prosobranchia). 9º Congr.Intern.Espeleol., Barcelona, 184-186.
- BERTRAND, J. 1973. Sur le peuplement des eaux souterraines des karsts du Languedoc et des Corbières. *Ann.Spéol.*, 28(4): 675-684.
- BESUCHET, C. 1974. Les pselaphides cavernicoles de l'Espagne (Coleoptera, Pselaphidae). *Misc.Zool.*, 3(4): 41-69.
- BIRSTEIN, J. 1961. *Biospeologica sovietica*. 14. Les Amphipodes souterrains de Crimée. (En lengua rusa). *Bull.Soc.Nat.Moscou, Sect.Biol.*, 66.
- BOETTGER, C. 1935. Etude biologique des cavernes de la Belgique et du Limbourg hollandais. *Mollusca. Mitteil.Höhl.Karstf.*, 22: 19-48.
- BOETTGER, C. 1939. Etudes biospéologiques. 6. Die subterrane molluskenfauna belgiens. *Mém.Mus.R.Hist.Nat.Belgique*, 88: 111-129.
- BOLDORI, L. 1958. Larve di Coleotteri: I. Larve di Trechini, X. *Mem.Soc.Entomol.Ital.*, 37.
- BOLIVAR, C. 1924. Estudios sobre Obisium cavernícolas de la región vasca. *Bol.Soc.Esp.Hist.Nat.*, 24: 101-104.
- BOILLOT, G. 1986. Le Golfe de Gascogne et les Pyrénées. In: *Les marges continentales actuelles et fossiles autour de la France*. Ed.Masson, Paris, 5-81.
- BOILLOT, G. & J. MALOD. 1988. The north and north-west spanish continental margin: a review. *Rev.Soc.Geol.España*, 1: 295-316.
- BOILLOT, G. et al. 1986. Fonds sous-marins basaltiques et ultramafiques au pied d'une marge stable. Résultats préliminaires de la campagne Galinaute (plongées du submergible Nautile á l'ouest de l'Espagne). *C.R.Acad.Sci.Paris*, 303(19): 1719-1724.
- BONET, F. 1929. Colémbolos cavernícolas de España. *EOS*, 4: 253-259.
- BONET, F. 1931. Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española. *Mem.Soc.Esp.Hist.Nat.*, 14(4): 231-403.
- BORUTZKY, E. 1926. Les formes larvaires des Harpacticoida (Copepoda) d'eau douce. *Trav.Station Biol. Kossino*, 3: 28 p.
- BOTOSANEANU, L. 1983. Stygofauna mundi. A faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including the marine interstitial). *E.Brill, Leiden*, 740 p.
- BOTOSANEANU, L. 1983. First record of an anthurid isopod *Cyathura univim* sp.n., on the South American continent *Bijdr.Dierk.*, 53(2): 247-254.
- BOTOSANEANU, L. & V. DECU. 1973. 65 ans depuis la parution de l'"Essai sur les problèmes biospéologiques" de Racovitz. *Livre Cinqquant.Inst.Speol.E.Racovitz, Bucaresti*, 503-522.
- BOUSFIELD, E. 1977. A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world. *Crustaceana, Suppl.* 4: 282-316.
- BOUSFIELD, E. 1982. Amphipoda. Synopsis and classification of animal life. In: *Parker, Mc.Graw-Hill, New York*, 2: 241-285.
- BOUSFIELD, E. 1983. An updated phyletic classification and paleohistory of the Amphipoda. *Crustacean Phylogeny: Crustacean Issues*, 1: 257-277.
- BOUVET, Y. 1972. La migration des Trichoptères cavemicoles mise en évidence par piégeage lumineux. *Intern.Journ.Speleo.*, 4: 67-75.
- BOUVET, Y. 1973. Particularités écologiques et physiologiques des Trichoptères cavemicoles. 6e Congr.Internat.Spéol., Olomouc, 5: 43-45.
- BOUVET, Y. & G. GINET. 1969. Données biologiques et biogéographiques sur le groupe de *Stenophylax* cavemicoles en France (Insectes, Trichoptères). *Bull.Soc.Linn.Lyon*, 10: 334-349.
- BOUVET, Y.; M. TURQUIN; C. BORNARD, S. DESVIGNES & P. NOTTEGHEM. 1974. Quelques aspects de l'écologie et de la biologie de *Triphosa* et *Scoliopteryx*, Lépidoptères cavemicoles. *Ann.Spéol.*, 29(2): 229-236.
- BRACE, C. 1963. Structural reduction in evolution. *Amer.Nat.*, 97: 39-49.
- BREHM, V. 1955. Niphargus-probleme. *Sitzb.Öster.Akad.Wiss.*, Abt. 1, 164.
- BRIGNOLI, P. 1981. On some cave spiders from Papua New Guinea. *Proc.8th Inter.Congr.Speleol., USA*, 110-111.
- BRÖLEMAN, H. 1913. Glomerides (Myriapodes) (1ère série). *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 52: 387-445.
- BRÖLEMAN, H. 1923. Blaniulidae (Myriapodes) (1ère série). *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 61: 237-279.
- BRUES, C.; A. MELANDER & F. CARPENTER. 1954. Classification of Insects. *Bull.Mus.Comp.Zool. Harvard College, Cambridge*, 108: 1-917.
- BRUNETTI, B. 1933. Ricerche sui Protozoi del terreno. 3. I Protozoi del terreno delle grotte delle Buca Nova e del Castello (Monti di oltre Serchio). *Atti.Soc.Toscana Scienc.Nat.*, Pisa, 52.
- BURGELE BALACESCO, A. 1966. Les Mycetophilidae (Diptères) de la collection Biospeologica. *Int.Jour.Speleol.*, 2(4): 319-334.
- CABIDOCHÉ, M. 1967. Coléoptères troglobies et endogés des Pyrénées occidentales (Col.Carab.). *Ann.Spéol.*, 27(3): 649-658.
- CAINE, E. 1978. A comparative ecology of epigeal and hypogean crayfish (Crustacea, Cambaridae) from Northern Florida. *Amer.Midl.Natur.*, 99: 315-329.
- CALMAN, W. 1899. On the characters of Crustacean genus *Bathynella* Vejd. *Jour.Limn.Soc.Zool.*, 27: 52-68.
- CALMAN, W. 1904. On *Munidopsis polymorpha* Koelbel, a cave dwelling marine crustacean from the Canary Islands. *Ann.Magaz.Nat.Hist.*, 7(14): 20-24.
- CARPENTER, G. 1895. Animals found in the Mitchellstown Cave. *Irish Naturalist*, 4.
- CASALE, A. & R. LANEYRIE. 1982. Trechodinae et Trechinae du monde. *Mém.Biospeol.*, 9: 1-226.
- CASSAGNAU, P. & C. DELAMARE. 1953. Les Arrhopalites et Pararrhopalites d'Europe. *Notes Biospéologiques*, 8: 133-147.
- CASTAÑOS, P. 1990. Los carnívoros de los yacimientos prehistóricos vascos. *Munibe*, 42: 253-258.
- CAUMARTIN, V. 1957. Recherches sur une bactérie des argiles de cavernes et de sédiments ferrugineux. *Comp.Rend.Acad.Sci.Paris*, 245.

- CAUMARTIN, V. 1959. Quelques aspects nouveaux de la microflore des cavernes. *Ann.Spéol.*, 14: 147-158.
- CAUMARTIN, V. 1961. La Microbiologie souterraine: ses techniques, ses problèmes. *Bull.Soc.Nord.France*, 14.
- CEUCA, T. 1967. Contribution à la connaissance de la faune des Diplopodes cavemicoles d'Espagne. *Publ.Inst.Biol.Apl.*, 42: 127-132.
- CHAPMAN, P. 1980. The invertebrate fauna of caves of the Serranía de San Luis, Edo.Falcón, Venezuela. *Trans.Brit.Cave Res.Assoc.*, 7: 179-199.
- CHAPMAN, P. 1982. The ecology of caves in the Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Cave Science*, 9: 142-162.
- CHAPMAN, P. 1983. Quantitative analysis of cave-dwelling invertebrates in Estado Falcón, Venezuela. *NSS Bull.*, 45(2): 40-44.
- CHAPMAN, P. 1985. Some biological results of the British New Guinea Speleological Expedition, 1975. *Cave Science*, 12: 45-48.
- CHAPMAN, P. 1986. A proposal to abandon Schiner-Racovitza classification for animals found in caves. 9^o Congr.Intern.Espeleol., Barcelona, 179-182.
- CHAPMAN, P. 1986. Non-relictual cavernicolous invertebrates in tropical Asian and Australasian Caves. 9^o Congr.Intern.Espeleol., Barcelona, 161-163.
- CHAPMAN, P. & D. WILLIS. 1981. Venezuelan cave crickets with variably reduced eyes. *Proc.Univ.Bristol Speleol.Soc.*, 16: 39-45.
- CHAPPUIS, P. 1920. Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basel. *Archiv.F.Hydrobiol.*, 14: 67-92.
- CHAPPUIS, P. 1928. Tableaux dicotomiques des genres et espèces d'Harpacticoides des eaux douces d'Europe et remarques critiques sur deux travaux parus en 1927. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 67: 114-128.
- CHAPPUIS, P. 1933. Biospeologica LIX, Copépodes (1^é série), avec l'énumération de tous les Copépodes cavernicoles connus en 1930. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 76(1): 1-57.
- CHAPPUIS, P. 1937. Subterranean Harpacticoiden aus Nord Spanien. *Bol.Soc.Stiin.Cluj*, 8.
- CHAPPUIS, P. 1939. Über Bathynella und Parabathynella. *Vestnik C.Z.Spolecnosti, Praha*, 6-7: 120-132.
- CHAPPUIS, P. 1944. Die harpacticoiden Copepoden der europäischen Binnengewässer. *Arch.Natur.Zeitsch. Zool.Abt.*, 12: 351-433.
- CHAPPUIS, P. 1948. Le développement larvaire de Bathynella. *Bull.Soc.Scienc.Cluj*, 10: 1-56.
- CHAPPUIS, P. 1949. Les Asellides d'Europe et pays limitrophes. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 86: 78-94.
- CHAPPUIS, P. 1956. Sur certains reliques marines dans les eaux souterraines. *Première Congr.Intern.Spéol.*, Paris, 3: 47-54.
- CHAPPUIS, P. 1958. Le genre Parastenocans. *Vie et Milieu*, 8: 1-44.
- CHAPPUIS, P. 1959. Biogéographie du genre Parastenocans. *Vie et Milieu*, 9: 57-96.
- CHAPPUIS, P. & C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. 1954. Recherches sur les Crustacés souterrains. *Biospeologica*, 74. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 91.
- CHAPPUIS, P. & C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. 1960. Etat de nos connaissances sur une famille et une sous-famille: les Microparasellides et les Microcerberinae (Isopodes) des eaux souterraines. In: *Delamare-Deboutteville. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*. Ed.Herman, Paris, 740 p.
- CHAPPUIS, P. & F. KIEFER. 1952. Copépodes cavernicoles des Pyrénées. *Notes Biospéol.*, 7: 121-131.
- CHEVREAU, E. 1920. Sur quelques Amphipodes nouveaux ou peu connus des côtes de Bretagne. *Bull.Soc.Zool.France*, 45: 23-28.
- CHEVREAU, E. & L. FAGE. 1925. Amphipodes. Faune de France, Ed.Lechevalier, Paris, 9: 1-488.
- CHOPARD, L. 1928. Sur un gravure d'insecte de l'époque magdalénienne. *Comp.Rend.Soc.Biogéogr. Paris*, 5.
- CHOPARD, L. 1940. Un remarquable Dermaptère cavernicole de l'Afrique occidentale, *Diplatys milloti* n.sp. *Bull.Soc.Zool.France*, 65.
- CHOUKROUNE, P. & M. MATTAUER. 1978. Tectonique des plaques et Pyrénées: sur le fonctionnement de la faille transformante nord pyrénéen, comparaison avec des modèles actuels. *Bull.Soc.Géol.Franc.*, 7(20): 689-700.
- CHRISTIANSEN, K. 1960. The genus *Pseudosinella* (Collembola, Entomobryidae) in caves of the United States. *Psyche*, 67.
- CHRISTIANSEN, K. 1961. Convergence and parallelism in cave Entomobryidae. *Evolution*, 15: 288-301.
- CHRISTIANSEN, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 76-78.
- CHRISTIANSEN, K. 1964. Bionomics of Collembola. *Ann.Rev.Entomol.*, 9: 147-176.
- CHRISTIANSEN, K. 1965. Behaviour and form in the evolution of cave collembola. *Evol.*, 19: 529-537.
- CHRISTIANSEN, K. 1985. Regressive evolution in Collembola. *NSS Bull.*, 47: 89-100.
- CHRISTIANSEN, K. & D. CULVER. 1967. Geographical variation and evolution in *Pseudosinella hirsuta*. *Evolution*, 22: 237-255.
- CLERGUE GAZEAU, M. & J. MARTINEZ RICA, 1978. Les différents biotopes de l'Urodéle pyrénéen: *Euproctus asper*. *Bull.Soc.Hist.Nat.Toulouse*, 114: 461-471.
- COIFFAIT, H. 1959. Contribution à la connaissance des Coléoptères du sol. *Vie et Milieu, Suppl.* 7.
- COIFFAIT, H. 1962. Monographie des Trechinae cavernicoles des Pyrénées. *Ann.Spéol.*, 17(1): 119-170.
- COINEAU, N. 1984. Quelques aspects de l'adaptation des crustacés isopodes, amphipodes et syncarides à la vie dans le milieu interstitiel. *Mém.Biospeol.*, 11: 7-15.
- COLAS, G. & A. GAUDIN. 1935. Sur deux nouveaux Trechidae des Pyrénées occidentales. *Rev.Franc. Entomol.*, 1(4): 245-248.
- COMBAULT, A. 1909. Contribution à l'étude de la respiration et de la circulation des Lombriciens. *Journ.Anatom.Physiol.*, 45.
- CONDE, B. 1956. Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés. *Mem.Mus.Nat.Hist.Nat.*, 12: 1-202.
- CONDE, B. 1982. Un extraordinaire Campodéidé troglobie des Picos d'Europa (Santander), Espagne. *Rev.Suiss.Zool.*, 89(1): 69-76.
- CONDE, B. 1984. Les Palpigrales: quelques aspects morpho-biologiques. *Rev.Arachnol.*, 5(4): 133-143.
- CONDE, B. & J. DEMANGE. 1961. Deux nouvelles espèces espagnoles du genre *Gervaisia*. *Ann.Spéol.*, 16(2): 183-191.
- COPE, E. 1896. The primary factors of Evolution. Chicago, Open Court, 14 p.
- CULVER, D. 1982. Cave life, evolution and ecology. Harvard Univ.Press., Cambridge, 190 p.
- CULVER, D. 1985. Trophic relationships in aquatic cave environments. *Stygologia*, 1:43-53.
- CULVER, D. & D. FONG. 1986. Why all cave animals look alike. *Stygologia*, 2: 208-216.
- CULVER, D. & T. POULSON. 1971. Oxygen consumption and activity in closely related amphipod populations from cave and surface habitats. *Amer.Midl.Natur.*, 85(1): 74-84.
- DA GAMA, M. 1984. Phylogénie des espèces Européennes de *Pseudosinella*. *Ann.Soc.Roy.Zool.Belg.*, 114: 59-70.
- DA GAMA, M. 1984. Collemboles cavernicoles d'Espagne, I (Insecta, Apterygota). *Misc.Zool.*, 8: 81-88.
- DA GAMA, M. 1985. Collemboles cavernicoles d'Espagne, II (Insecta, Apterygota). *Misc.Zool.*, 9: 209-214.
- DAHL, E. 1977. The amphipod functional model and its bearings upon systematics and phylogeny. *Zool.Scripta.*, 6:221-228.
- DALRYMPLE, G.; A. SILVER & E. JACKSON. 1973. Origin of the Hawaiian Islands. *American Scientist*, 61: 294-308.
- DANIELOPOL, D. 1977. On the origin and diversity of european freshwater interstitial Ostracods. In: *Offler & Danielopol. Aspects of ecology and zoogeography of recent and fossil Ostracoda*. Sixth Int.Ostracod Symp., Saalfelden, 295-305.
- DANIELOPOL, D. 1978. Ostracodes du sud de la France. 2 - *Pseudocandona simililampadis* n.sp. *Intern.Journ.Speleol.*, 10: 57-71.
- DANIELOPOL, D. 1980. An essay to assess the age of the freshwater interstitial ostracods of Europa. *Bijdr.Dierk.*, 50: 243-291.
- DANIELOPOL, D. & G. BONADUCE. 1990. The colonization of sub-surface habitats by Loxoconchidae Sars and Psammocytheridae Klie. *Ostracoda and Global events*, 10th Int.Symp.Ostracoda, 1-22.
- DARWIN, C. 1901. The origin of species. London, 389 p.
- DECU, V. 1961. Contributi la studiul morfologiei interne de la coleoptere cavernicole din serie filetica *Sophrachaeta* Reitter (Catopidae, Bathysciinae). *Stud.Cerc.Biol.Ser.Biol.Animal.*, Romin, 13.
- DECU, V. 1981. Quelques aspects de la biospéologie tropicale résultant des expéditions biospéologiques cubano-romaines à Cuba. In: *Orghidan et al., Resultats des Expéditions cubano-romaines à Cuba*. Ed.Acad.Rep.Soc.Romania, 9-15.
- DECU, V. et al. 1987. Fauna hipogea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst.Speol.E.Racovitza & Soc.Venezol.Espeleol.*, Bucarest, 219 p.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. 1952. Données nouvelles sur la biologie des animaux cavernicoles. 4. Cheminement des Collemboles cavernicoles sous l'eau. *Notes Biospéol.*, 7.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Ed.Herman, Paris, 740 p.

- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. 1971. La vie dans les grottes. Press.Univ.France, Paris.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, G. & E. ANGELIER. 1950. Sur un type de Crustacé phréatique nouveau: *Parabathynella fagei* n.sp. C.R.Acad.Sci.Paris, 231: 175-176.
- DELAY, B. 1970. Données sur l'écologie, l'anatomie et la biologie d'*Haplotaxis* (*Pelodrilus*) *leruthi* (Hrabé). Ann.Spéleol., 25(3): 621-649.
- DELAY, B. 1973. Deux nouveaux Oligochètes Haplotaxidae troglobies de l'Espagne: *Haplotaxis navarrensis* n.sp. et *Haplotaxis cantabronensis* n.sp. Ann.Spéleol., 28: 405-411.
- DELAY, B. & C. JUBERTHIE. 1981. Les problèmes d'introduction d'énergie dans le milieu souterrain superficiel. Mém.Biospeol., 8: 45-54.
- DELEURANCE, S. 1959. Sur l'écologie et le cycle évolutif de *Choleva angustata* Fab. et *fagniezi* Jeann. (Col. Catopidae). Ann.Spéleol., 14.
- DEMANGE, J. 1955. Myriapodes cavernicoles de la France, avec la description d'une espèce et d'une variété nouvelles. Not.Biospeol., 10(2): 191-200.
- DEMANGE, J. 1957. Contribution à l'étude de la faune cavernicole de l'ouest de la France (Myriapodes). Not.Biospeol., 12(1): 25-28.
- DEMANGE, J. 1958. Contribution à la connaissance de la faune cavernicole de l'Espagne (Myriapodes, Chilopodes, Lithobioidea). Speleon, 9(1-2): 27-49.
- DEMANGE, J. 1959. Contribution à la connaissance de la faune cavernicole de l'Espagne (Myriapodes) (2.ème note). Speleon, 10(3-4): 241-252.
- DEMANGE, J. 1962. Un nouveau chilopode cavernicole d'Espagne: *Lithobius lorioli* n.sp. Ann.Spéleol., 17(1): 107-109.
- DEMANGE, J. & A. SERRA. 1978. Etudes des rapports de longueur des articles des P. 15 de quelques *Lithobius* cavernicoles d'Espagne et des Pyrénées françaises. Description d'une espèce et une sous-espèce nouvelles (Chilopoda, Lithobiomorpha). Speleon, 24: 39-54.
- DEREGNACOURT, D. & G. BOILLOT. 1982. Structure géologique du Golfe de Gascogne. Bull.Bur.Rech.Geol.Min.France, 2: 149-178.
- DICKSON, G. & R. FRANZ. 1980. Respiration rates, ATP turnover and adenylate energy charge in excised gills of surface and cave crayfish. Comp.Biochemist. & Physiol., 65: 375-379.
- DOBZHANSKY, T. 1970. Genetics of the evolutionary process. Columbia Univ.Press., New York, 505 p.
- DOROSZEWSKI, M. 1960. Quelques remarques sur l'apparition des Infusories dans les cavernes. Biospeol.Polon., Speleologia, 2: 17-40.
- DRESCO, E. 1952. Etude du genre *Sabacon* (Opiliones). Ann.Soc.Entomol.France, 121: 117-126.
- DRESCO, E. 1967. Recherches sur les Opilions du genre *Ischyropsalis* (Fam. Ischyropsalidae). IV. *Ischyropsalis nodifera*, Simon. Bull.Mus.Nat.Hist.Nat., Paris, 39(1): 173-187.
- DRESCO, E. 1969. Recherches sur les Opilions du genre *Ischyropsalis* (Fam. Ischyropsalidae). X. *Ischyropsalis magdalanae*, Simon. Bull.Mus.Nat.Hist.Nat., Paris, 41(4): 854-866.
- DRESCO, E. 1970. Recherches sur la variabilité et la phylogénie chez les Opilions du genre *Ischyropsalis*, Koch (Fam. Ischyropsalidae) avec la création de la famille nouvelle des *Sabaconidae*. Bull.Mus.Nat.Hist.Nat., Paris, 41(5): 1200-1213.
- DRESCO, E. 1972. Recherches sur les Opilions du genre *Ischyropsalis* (Fam. Ischyropsalidae). XII. *Ischyropsalis dispar*, Simon. Ann.Spéleol., 27(2): 351-361.
- DRESCO DEROUET, L. 1959. Contribution à l'étude de la biologie des deux crustacés aquatiques cavernicoles: *Caecosphaeroma burgundum* D. et *Niphargus orcinus virei* Ch. Vie et Milieu, 10: 321-346.
- DRESCO DEROUET, L. 1960. Etude biologique comparée de quelques espèces d'araignés lucicoles et troglaphiles. Arch.Zool.Exper.Gén., 98: 271-354.
- DRESCO, E. & M. HUBERT. 1971. Araneae Speluncarum Hispaniae. Cuadernos Espeleologia, 5-6: 199-206.
- DSDP Initial Reports. 1979. Deep Sea Drilling Project. U.S.Gov.Print.Of., Washington, 1-821.
- DUDICH, E. 1932. Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle "Baradla" in Ungarn. Speläol.Monogr., Wien, 13.
- DUDICH, E. 1933. Die klassifikation der Höhlen auf biologischer Grundlage. Mitteil.Höhl.Karstf., 19.
- DUPRE, E. 1991. Bathysciinae nouveaux de la Navarre pyrénéenne (Espagne) (Col. Bathysciinae). Mém.Biospeol., 18: 269-273.
- DUPRE, E. 1991. Description de *Trechus navaricus boneti* Bolivar (nomen nudum) et de *Trechus baztanensis* (Col. Trechinae): Considérations biogéographiques. Mém.Biospeol., 18: 275-286.
- DUPRE, E. 1991. Trechini nouveaux ou peu connus de France et d'Espagne (Col. Carabidae). Mém.Biospeol., 18: 287-299.
- ECORS Pyrenees Team. 1988. The Ecors deep reflection seismic survey across the Pyrenees. Nature, 331: 508-511.
- EIGENMANN, C. 1909. Cave vertebrates of America, a study in degenerative evolution. Publ.Carneg.Inst. (Zool.), Washington, 104: 12-36.
- EMBERSON, R. & B. MOORE. 1982. An annotated list of the Carabidae (Coleoptera) recorded from caves in New Guinea. Aust.Entom.Mag., 8: 89-91.
- EMERSON, A. 1961. Vestigial characters of termites and processes of regressive evolution. Evolution, 15: 115-131.
- ESCOLA, O. 1981. Primeres dades sobre la collecció de Lepidòpters subtroglòfils del Museu de Zoologia. II Ses.Conjunta Entomol., Barcelona, 15-24.
- ESCOLA, O. 1986. Updating of Bathysciinae (Col. Catopidae) in the Iberian Peninsula. 9º Congr.Internac. Espeleol., Barcelona, pp: 129-133.
- ESPAÑOL, F. 1953. Sobre Bathysciitae ibéricos: Adiciones a la última revisión del Prof. Jeannel (1924). Speleon, 4(1): 37-48.
- ESPAÑOL, F. 1958. La evolución de la fauna coleopterológica en las cavidades subterráneas españolas. Publ.Inst.Biol.Apl., 27: 81-88.
- ESPAÑOL, F. 1965. Los tréquidos cavernícolas de la Península ibérica e Islas Baleares. Publ.Inst.Biol.Apl., 38: 123-151.
- ESPAÑOL, F. 1966. Los pterostíquidos cavernícolas de la Península ibérica e Islas Baleares. Publ.Inst.Biol. Apl., 41:49-68.
- ESPAÑOL, F. 1968. Un nuevo Hydraphaenops de la provincia de Guipúzcoa. Misc.Zool., 2(3): 55-58.
- ESPAÑOL, F. 1970. Un nuevo Bathysciinae de Guipúzcoa (Col. Catopida?). Speleon, 17: 59-62.
- ESPAÑOL, F. 1972. Nuevos datos sobre los Bathysciinae de Guipúzcoa (Col.Catopidae). Eos, 47(1-4): 59-66.
- ESPAÑOL, F. 1974. Los Bathysciinae cavernícolas de Vizcaya, Guipúzcoa y vecinos relieves navarros (Col. Catopidae). Kobie, 5: 7-16.
- ESPAÑOL, F. & X. BELLES. 1980. Revisión del género *Speocharidius* Jeannel, 1919 (Col. Catopidae). Speleon, 25: 31-36.
- ESPAÑOL, F. & J. MATEU. 1950. Sobre algunos insectos cavernícolas del país vasco-navarro. Munibe, 4: 177.
- ESPAÑOL, F.; X.BELLES; M.BLAS; J.COMAS; O.ESCOLA; J.ESTANY; M.RAMBLA; C.RIBERA; A.SERRA; M.VICENTE & E.VIVES. 1980. Contribución al conocimiento de la fauna cavernícola del País Vasco. Kobie, 10: 525-568.
- ESTEBAN AENLLE, F. 1985. Estudio paleontológico de los Arvicólidos (Rodentia, Mammalia) del Plioceno Superior del yacimiento de Casablanca (Almenares, Castellón). Tesis Lic., Univ.Compl.Madrid.
- ETXEBERRIA, F.; J. ASTIGARRAGA; C. GALAN & R. ZUBIRIA. 1980. Estudio de zonas kársticas de Guipúzcoa: el Urgoniano Sur de la Sierra de Aralar. Munibe, S.C.Aranzadi, 32(3-4): 207-256.
- ETXEBERRIA, F. et al. 1982. Estudio de zonas kársticas de Guipúzcoa: el Urgoniano de Ausa Gaztelu. Munibe, 34(4): 271-287.
- EVANS, P. 1971. Towards a Pleistocene time-scale. In: The Phanerozoic timescale. Spec.Publ.Geol.Serv., London, 5: 121-356.
- EVANS, J. 1972. Land Snails in Archaeology. Seminar Press, London & New York. 436 p.
- FAGE, L. 1913. Etudes sur les Araignées cavernicoles. II: Révision des Leptonetidae. Arch.Zool.Exper.Gén., 5(10): 479-576.
- FAGE, L. 1919. Etudes sur les Araignées cavernicoles III: le genre Troglolyphantes. Arch.Zool.Exper.Gén., 58: 55-148.
- FAGE, L. 1931. Araneae 5e.série précédée d'un essai sur l'évolution souterraine et son déterminisme. Arch.Zool.Exper.Gén., 71:99-291.
- FAGE, L. & T. MONOD. 1936. La faune marine du Jameo de Agua, lac souterrain de l'île de Lanzarote. Biospeologica, 63. Arch.Zool.Exper.Gén., 78.
- FEIDER, Z. & I. MIRONESCU. 1970. Sur les Ixodides des grottes du bassin méditerranéen (Collection Biospeologica 1905-1930). Description d'une nouvelle espèce et variation phénotypique d'*Ixodes vespertilionis*. Livre Cinq.Inst.Speol.E.Racovitza, Bucarest, 351-369.
- FILBA, L. 1977. Noves localitzacions ibèriques de Tricòpters cavernicoles. VI Simp.Espeleol.Biospeleol., Terrassa, 131-134.
- FISCHER, E. 1959. Wyniki analizy bakteriologicznej drobnych zbiornikow wodnych groty Zimnej i Krasprowej. Speleologia, 3: 30 p.
- FLOQUET, M. & B. MATHEY. 1984. Evolution sédimentologique, paléogéographique et structurale des marges ibérique et européenne dans les régions basco-cantabrique et nord-ibérique au Crétacé moyen et supérieur. Act.Lab.Sédim.Paléont.Univ.Sabatier, 1: 129-136.
- FONG, D. 1985. A quantitative genetic analysis of regressive evolution in the amphipod *Gammarus minus*. Northwest.Univ., Evanston, 1-90.

- FRETTER, V. & J. PEAKE. 1978. Pulmonates. Vol 2A: Systematics, Evolution and Ecology. London. 540 p.
- GALAN, C. 1970. Aportación al conocimiento de los quirópteros cavernícolas del País Vasco. *Munibe*, 22(1-2): 61-66.
- GALAN, C. 1970. Nueva especie de coleóptero cavernícola. *Munibe*, 22(1-2): 67.
- GALAN, C. 1978. El río subterráneo de Ondarre y la karstificación en la Sierra de Aralar. *Munibe, S.C.Aranzadi*, 30(4): 257-282. (Aparece como anónimo).
- GALAN, C. 1982. Notas sobre una anguila blanca (*Synbranchus marmoratus*) colectada en un río subterráneo del NE de Venezuela. *Bol SVE*, 10(19): 129-131.
- GALAN, C. 1988. Zonas kársticas de Guipúzcoa: Los grandes sistemas subterráneos. *Munibe, S.C.Aranzadi*, 40: 73-89.
- GALAN, C. 1988. Les cuevas Mara 1 et 2 et la zone karstique du Guesare (Etat Zulia - Vénézuéla). *Spelunca, Fed.Franc.Speol.*, 29: 16-23.
- GALAN, C. 1988. Synthèse des zones karstiques de Guipúzcoa (Pays Basque). *Spelunca, Fed.Franc.Speol.*, 32: 23-30.
- GALAN, C. 1989. Estudio hidrogeológico del sistema kárstico de Ormazarreta (Sierra de Aralar). Príncipe de Viana (Supl.Ciencias), *Gob.Navarra, Dpto.Educación y Cultura*, IX (9): 5-42.
- GALAN, C. 1990. Système souterrain du Samán, Vénézuéla. *Spelunca, Fed.Franc.Speol.*, 40: 11-13.
- GALAN, C. 1991. El karst de la Fila de las Cuevas (Zona kárstica de Mata de Mango, Estado Monagas, Venezuela). *Bol SVE*, 25: 13-24.
- GALAN, C. 1991. Disolución y génesis del karst en rocas silíceas y rocas carbonáticas: un estudio comparado. *Munibe, S.C.Aranzadi*, 43: 43-72.
- GALAN, C. 1992. Rasgos ecológicos y climáticos generales del karst de Mesa Turik (Sierra de Perijá, Venezuela). *Karaitza, UEV*, 1: 3-9.
- GALAN, C. & D. DULANTO. 1990. Gazteluko urzuoloa (Gipuzkoa, Pays Basque). *Spelunca, Fed.Franc.Speol.*, 39: 41-43.
- GALAN, C. & I. GOIKOETXEA. 1992. Las mayores cavidades del País Vasco. *Karaitza, UEV*, 1: 48.
- GALAN, C. & K. SANSINENEA. 1990. Les gouffres d'Ormazarreta 2 et Larretxikiko leizea (Système Ormazarreta - Aia iturrieta, Pays Basque). *Spelunca, Fed.Franc.Speol.*, 38: 16-19.
- GALAN, C. & F. URBANI. 1987. El desarrollo de la Espeleología y aspectos generales de las áreas cársicas venezolanas. En: DECU, V. et al. Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst.Speol.E.Racovitza, Rumania & Soc.Venezol.Espel.*, Venezuela. 220 p. Reimpreso en: Síntesis Geográfica (UCV, Caracas), 8 (15-16): 41-54.
- GALAN, C. & J. VILLOTA. 1970. Complejo Leize aundia 2 - Sabesaiako leizea: Bioespeleología. *Munibe*, 22(3-4): 175-182.
- GALAN, C. & A. VILORIA. 1993. Resultados de la Expedición SVE-SCA a la región de Río de Oro - Río Aricuaisá (Sierra de Perijá, Venezuela). *Karaitza, UEV*, 2: 5-17.
- GARCIA CODRON, J. 1983. La caliza y el karst en la Península ibérica. *Anal.Geograf.Univ.Complutense, Madrid*, 3: 277-284.
- GEORGUIEV, V. 1976. Recherches sur la taxonomie, la classification et la phylogenie des Bathysciinae (Col. Catopidae). *Razprave* 4, Sazu, 19(4): 91-129.
- GIBERT, J. 1986. Ecologie d'un système karstique jurassien: hydrogéologie, dérive animale, transits de matières, dynamique de la population de *Niphargus* (Crustacé Amphipode). *Mém.Biospeol.*, 13(40): 1-380.
- GINET, R. 1955. Faune du gouffre du Caladaire (Basses-Alpes). *Not.Biospeol.*, 10(2): 133-144.
- GINET, R. 1960. Ecologie, éthologie et biologie de *Niphargus* (Amphipoda Gammaridés hypogés). *Ann.Spéol.*, 15(1-3): 1-254.
- GINET, R. 1971. Biogéographie de *Niphargus* et *Caecosphaeroma* (Crustacés troglobies) dans les départements français du Jura et de l'Ain; influence des glaciations. 4e Congr.Suiss.Spéol., Neuchatel, 186-198.
- GINET, R. 1977. Amphipodes troglobies d'Espagne. *Crustaceana, Suppl.4*: 173-176.
- GINET, R. 1980. Amphipodes troglobies d'Espagne. *Exploracions*, 4: 27-32.
- GINET, R. 1983. Les *Niphargus* (Amphipodes souterrains) de la région de Lyon (France); observations biogéographiques, systématiques et écologiques. *Mém.Biospeol.*, 10: 177-184.
- GINET, R. & V. DECU. 1977. Initiation à la biologie et à l'écologie souterrain. Ed.Delarge, Paris, 345 p.
- GINET, R. & C. JUBERTHIE. 1987. Le peuplement animal des karsts de France (Eléments de biogéographie souterraine pour les Invertébrés). Première partie: la faune aquatique. *Karstologia*, 10:43-51.
- GINET, R. & C. JUBERTHIE. 1988. Le peuplement animal des karsts de France. Deuxième partie: éléments de biogéographie pour les invertébrés terrestres. *Karstologia*, 11-12: 61-71.
- GISIN, H. & M. DA GAMA. 1972. *Pseudosinella cavernicola* d'Espagne (Insecta: Collembola). *Rev.Suisse Zool.*, 79: 261-278.
- GITTENBERGER, E. 1980. Three notes on Iberian Terrestrial Gastro-pods. *Zool.Medec.*, 55(17): 201-213.
- GLACON, S. 1956. Recherches sur la biologie des Coléoptères cavernicoles troglobies. Première Congr.Internat.Spéol., Paris, 3: 39-46.
- GLACON DELEURANCE, S. 1958. La contraction du cycle évolutif des Coléoptères Bathysciinae et Trechinae en milieu souterrain. *Comp.Rend.Acad.Sci.Paris*, 247.
- GLACON DELEURANCE, S. 1961. Sur le système digestif et les corps adipeux des Bathysciinae troglobies. *Comp.Rend.Acad.Sci.Paris*, 253.
- GOIKOETXEA, I. & K. SANSINENEA. 1982. El río subterráneo de Ormazarreta. *Principe de Viana, Supl.Ciencias*, 2: 443-456.
- GORHAM, S. 1974. Checklist of world amphibians. *New Brunswick Mus., Saint John, N.B.*, 1-172.
- GOUNOT, A. 1960. Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son rôle nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes, Gammaridés). *Am.Spéol.*, 15: 501-526.
- GOUNOT, A. 1967. La microflore des limons argileux souterrains. *Ann.Spéol.*, 22: 23-146.
- GOURBAULT, N. 1972. Recherches sur les Triclades Paludicoles hypogés. *Mém.Mus.Nat.Hist.Nat.*, 73: 249 p.
- GRAETER, E. 1910. Die Copepoden der unterirdischen Gewässer. *Archiv.F.Hydrobol.*, 6.
- GREENSLADE, P. 1983. Adversity selection and the habitat tplement. *Amer.Natur.*, 122: 352-365.
- GROUPE CYBERE. 1984. La marge déformée du Nord-Ouest de l'Espagne. Campagne Cybere du submergible Cyana. Résultats des campagnes à la Mer, CNEXO, Paris, 29: 1-135.
- HAACKER, U. 1961. Zur Systematik von Lobogomeris Verhoeff (Diplopoda, Glomeridae). *Ent.Mitt.Zool. Mus.Hamburg*, 4: 67-70.
- HALL, M. 1983. Origin of Española Island and the age of terrestrial life on the Galapagos Islands. *Science*, 221: 545-547.
- HAMBREY, M. & W. HARLAND. 1981. The evolution of climates. The evolving Earth, British Museum Nat.Hist., Cambridge, 137-152.
- HAMILTON SMITH, E. 1971. The classification of cavernicoles. *NSS Bull.*, 33: 63-66.
- HANCOCK, J. & E. KAUFFMAN. 1979. The great transgression of the late Cretaceous. *Journ.Geol.Soc.London*, 136: 175-186.
- HANSEN, H. 1926. Palpigradi (2ème série). *Biospeologica*, 53. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 65.
- HAWES, R. 1939. The flood factor in the ecology of caves. *Journ.Animal Ecol.*, 8: 20-27.
- HENRY, J. 1977. Origine et ancienneté de *Proasellus cavaticus* (Leydig), Crustacea Isopoda Asellota des eaux sorterraines. *Proc.7th.Internat.Speol.Congr.*, Sheffield, 243-246.
- HENRY, J. 1981. Présence de Jaera (Isopoda, Asellota, Janiridae) dans le milieu cavernicole. *Proc.8th Inter.Congr.Speol.*, Bowling Green, 670-671.
- HENRY, J. 1983. Biogéographie des Asellides souterraines de la Péninsule ibérique et du Midi de la France. *Mém.Biospéol.*, 10: 193-198.
- HENRY, J. & G. MAGNIEZ. 1983. Crustacés Isopodes (principalement Asellotes). Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. *Bull.Soc.Linn.Lyon*, 52(10): 319-357.
- HENRY, J.; J. LEWIS & G. MAGNIEZ. 1986. Isopoda, Asellota: Ase-lloidea, Gnathostenetroidoidea, Stenetrioidea. *Stygofauna mundi*, Leiden, 434-464.
- HERNIAUX, C. & A. VILLIERS. 1955. *Speologica africana*: Etude préliminaire de six cavernes de Guinée. *Bull.Inst.Fr.Afrique Noire, Ser.A.*, 17.
- HERTZOG, L. 1936. Crustacés de biotopes hypogés de la vallée du Rhin d'Alsace. *Bull.Soc.Zool.France*, 61: 19-57.
- HEUTS, M. 1951. Ecology, variation and adaptation of the blind cave fish *Caecobarbus geertsii* Blgr. *Ann.Soc.Roy.Zool.Belgique*, 82: 155-230.
- HOBBS, H. Jr.; H.HOBBS & M. DANIEL. 1977. A review of the troglitic crustaceans of the Americans. *Smithsonian Contr.Zool., Smithsonian Inst.Press.*, Washington, 183 p.
- HOLSINGER, J. 1986. Amphipoda: Holarctic crangonyctid amphipods. *Stygofauna mundi*, Leiden, 504-513.
- HOLTHUIS, L. 1973. Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools in four Indo-West Pacific localities, with the description of a new genus and four new species. *Zool.Verh.Rijksmus.Nat.Hist.*, Leiden, 128: 1-48.

- HOLTHUIS, L. 1979. Cavernicolous and terrestrial Decapod Crustacea from Northern Sarawak, Borneo. *Zool.Verh.Leiden*, 171: 3-47.
- HOPKINS, G. & M. ROTHSCILD. 1956. An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. London, 32 p.
- HOWARTH, F. 1981. Non-relictual terrestrial troglobites in the tropical Hawaiian caves. *Proc.8th Internat.Congr.Speleol.*, Huntsville, 539-541.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann.Rev.Entomol.*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F. 1986. The tropical cave environment and the evolution of troglobites. 9^o Congr.Internat.Espeleol., Barcelona, 153-155.
- HOWARTH, F. 1987. The evolution of non-relictual tropical troglobites. *Int.Journ.Speleol.*, 16: 1-16.
- HOWARTH, M. 1981. Paleogeography of the Mesozoic. The evolving Earth, British Museum Nat.Hist., Cambridge, 197-220.
- HUPPOP, C. 1985. The role of metabolism in the evolution of cave animals. *NSS Bulletin*, 47: 136-146.
- HÜPPOP, C. 1986. Oxygen consumption of *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): a comparison of epigeal and hypogean populations. *Environ.Biol.Fishes*, 17(4): 200-308.
- HUSSON, R. 1959. Les Crustacés Peracarides des eaux souterraines: considerations sur la biologie de ces cavernicoles. *Bull.Soc.Zool.France*, 134.
- HUSSON, R. & F. GRAF. 1961. Comparaison des glandes androgènes d'Amphipodes appartenant à des genres hypogés (*Niphargus*) et épigés (*Gammarus*). *Comp.Rend.Acad.Sci.Paris*, 252.
- IMBRIE, J. & K. IMBRIE. 1979. Ice ages: solving the mystery. Ed.MacMillan, London, 244 p.
- IVES, J. 1947. Breeding habits of cave spider *Nesticus carteri* Emerton. *Jour.E.Mitchell Sc.Soc.*, 63: 1-24.
- JEANNEL, R. 1911. Révision des Bathysciinae: Morphologie, Distribution géographique, Systématique. *Biospeologica*, 19. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 7.
- JEANNEL, R. 1914. Psélaphides cavernicoles nouveaux ou peu connus des Pyrénées. *Bull.Soc.Entomol. France*, 78-82.
- JEANNEL, R. 1918. Troglorites breuili, nouveau carabique cavernicole des Pyrénées espagnoles. *Bull.Soc.Entom.Fr.*, 273.
- JEANNEL, R. 1921. Coleopteros cavernícolas nuevos de las provincias vascas. *R.Soc.Esp.Hist.Nat.*, 50: 509-517.
- JEANNEL, R. 1922. Biospeologica XLVII. Silphidae-Catopinae (Coleoptères), avec un étude phylogénique et paléogéographique de la sous-famille. *Arch.Zool.Exp.Gén.*, 61: 1-98.
- JEANNEL, R. 1923. Esquisse du peuplement de l'Europe par les espèces du genre *Choleva* Latreille. *C.R.Acad.Scienc.Nat.*, 176: 1242-1245.
- JEANNEL, R. 1924. Monographie des Bathysciinae. *Biospeologica*. *Arch.Zool.Exp.Gén.*, 63: 1-210.
- JEANNEL, R. 1926. Faune cavernicole de la France, avec un étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. Ed.Lechevalier, Paris, 334 p.
- JEANNEL, R. 1926. Monographie des Trechinae. *L'Abeille*, 32: 221-550; 33: 1-592; 34: 59-122.
- JEANNEL, R. 1928. Monographie des Trechinae. Les Trechinae cavernicoles. *L'Abeille*, 35: 1-808.
- JEANNEL, R. 1936. Monographie des Catopidae. *Mém.Mus.Nat.Hist.Nat.*, nouv.sér., 1: 1-433.
- JEANNEL, R. 1941-42. Faune de la France: Coléoptères Carabiques. E.Lechevalier, Paris.
- JEANNEL, R. 1942. La genèse des faunes terrestres. *Eléments de biogéographie*. Pres.Univ.France, Paris, 512 p.
- JEANNEL, R. 1943. Les fossiles vivants des cavernes. Ed.Gallimard, Paris, 321 p.
- JEANNEL, R. 1946. Coléoptères cavernicoles nouveaux de France avec un étude sur la phylogénie des *Speonomus*. *Notes Biospéol.*, 1: 1-40.
- JEANNEL, R. 1948. Influence des glaciers quaternaires sur la répartition des *Aphaenops* dans les Pyrénées occidentales. *Notes Biospéol.*, 3: 29-35.
- JEANNEL, R. 1950. Sur les Bathysciinae du Guipúzcoa (Col. Catopidae). *Not.Biospéol.*, 5: 57-61.
- JEANNEL, R. 1953. Un nouvel *Aphaenops* des Basses-Pyrénées. *Not.Biospéol.*, 8: 113-116.
- JEANNEL, R. 1965. La genèse du peuplement des milieux souterrains. *Rev.Ecol.Biol.du sol*, 2(1): 1-22.
- JEANNEL, R. & C. BOLIVAR. 1921. Coleopteros cavernícolas nuevos de las provincias vascas. *R.Soc.Esp.Hist.Nat.*, 50: 509-539.
- JEANNEL, R. & N. LELEUP. 1952. L'évolution souterraine dans la région méditerranéenne et sur les montagnes du Kiwu. *Notes Biospéol.*, 7.
- JEANNEL, R. & E. RACOVITZA. 1910. Enumération des grottes visitées (1908-1910); 3e série. *Biospeologica*, 16. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 9: 67-185.
- JEANNEL, R. & E. RACOVITZA. 1914. Enumeration des grottes visitées (1911-1913), Se série. *Biospeologica*, 33. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 52: 325-558.
- JEANNEL, R. & E. RACOVITZA. 1918. Enumeration des grottes visitées (1913-1917), 6e série. *Biospeologica*. *Arch.Zool.Exp.Gén.*, 57: 203-470.
- JEANNEL, R. & E. RACOVITZA. 1929. Enumération des grottes visitées (1918-1927). 7e série. *Biospeologica*, 54. *Arch.Zool.Exp.Gén.*, 68: 293-608.
- JORDANA, R. 1981. Contribución al conocimiento de los Colémbolos de Navarra. *Publ.Biol.Univ.Navarra, Ser.Zool.*, 6: 3-31.
- JORDANA, R. & E. BERUETE. 1983. Cavernicolous Collembola from karst caves in the west of Navarra (Spain). *Bull.Soc.Entomol.Suisse*, 56: 303-315.
- JUBERTHIE, C. 1960. Sur la biologie d'un Opilion endogé, *Siro rubens* Latr. (Cyphophthalmes). *Comp.Rend.Acad.Sci.Paris*, 251.
- JUBERTHIE, C. 1961. Données sur la biologie des *Ischyropsalis* Koch (Opiliones, Palpatores, Ischyropsalidae). *Ann.Spéol.*, 16(4): 381-395.
- JUBERTHIE, C. & M. BOUILLON. 1982. Présence de *Aphaenops* (Coléoptères Trechinae) dans le milieu souterrain superficiel des Pyrénées françaises. *Mém.Biospéol.*, 10: 91-98.
- JUBERTHIE, C. & B. DELAY. 1981. Ecological and biological implications of the existence of a superficial underground compartment. 8th Int.Congr.Speleol., Bowling Green, 1: 203-205.
- JUBERTHIE, C. & M. MESTROV. 1965. Sur les Oligochètes terrestres des sédiments argileux des grottes. *Ann.Spéol.*, 20: 209-236.
- JUBERTHIE, C.; B. DELAY & M. BOUILLON. 1980. Extensio du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mém.Biospéol.*, 7: 19-52.
- JUBERTHIE, C.; M. BOUILLON & B. DELAY. 1981. Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mém.Biospéol.*, 8: 77-94.
- JUGET, J. 1959. Recherches sur la faune aquatique de deux grottes du Jura méridional français, la grotte de La Balme (Isère) et la grotte de Corveissiat (Ain). *Ann.Spéol.*, 14(3-4): 391-401.
- JUGET, J. 1979. Description de *Pelosclex turquini* n.sp. et redescription de *Pelosclex moszinskii* Kasprzak (Tubificidae, Oligochaeta) avec remarques sur la répartition du genre *Pelosclex* dans les eaux douces françaises. *Bull.Soc.Linn.Lyon.*, 48(2): 75-80 & 113-118.
- KAESTNER, A. 1982. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Bd.I.: Wirbellose Tiere. Stuttgart.
- KARAMAN, S. 1923. Über die Herkunft der Sübwasserfische unseres Karstes. *Glasnik Mus.Bosn.Herz.*, 35: 120-151.
- KARAMAN, S. 1959. Über eine neue Microcharon-Art (Crust. Isopoda) aus dem Karstgebiete der Herzegowina. *Act.Zool.Acad.Sci.Hungar.*, 4.
- KARAMAN, G. 1978. Revision of the genus *Pseudoniphargus* Chevreux, 1901 (Gammaridae). *Bol.Mus.Civ. Stor.Nat.Verona*. 5 : 239-258.
- KARAMAN, G. 1982. Gammaridae. The Amphipoda of the Mediterranean. *Mém.Inst.Océanograph.Mónaco*, 13: 245-364.
- KARAMAN G. & S. RUFFO. 1986. Amphipoda: *Niphargus*-group (*Niphargidae* sensu Bousfield, 1982). *Stygofauna mundi*, Leiden, 564-566.
- KERNEY, M. & R. CAMERON. 1979. *A Field Guide to the Land Snails of Britain and North-West Europe*. London. 288 p.
- KIEFER, F. 1957. *Graeteriella unisetiger* (E.Graeter), ein für Italien neuer Cyclopid (Crust. Copepoda) aus dem Grundwasser der Etsch. *Mem.Mus.Civ.Stor.Nat.Verona*, 6.
- KLIE, W. 1931. Zwei neue Arten der Ostracoden-Gattung *Candona* aus unterirdischen Gewässern im südöstlichen Europa. *Zool.Anz.*, 96: 39-46.
- KLIE, W. 1938. Ostracoda, Muschelkrebse. *Die Tierwelt Deutschlands*, 34: 1-230.
- KLIE, W. 1943. Harpacticoiden aus Fallaub. *Zool.Anz.*, 142: 183-191.
- KOSSWIG, C. 1965. Genetique et evolution regressive. *Rev.Quest.Sci.Bruxelles*, 136: 227-257.
- KRAUS, O. 1961. Die Weberknechte der Iberischen Halbinsel (Arach., Opiliones). *Senck.Biol.*, Frankfurt, 42(4): 331-363.
- KUKLA, G. 1977. Pleistocene land-sea correlations. I. Europe. *Earth Science Reviews*, 13: 313-374.

- LANEYRIE, R. 1967. Nouvelle classification des Bathysciinae (Col. Catopidae). *Ann.Spéleol.*, 22: 585-645.
- LANG, K. 1948. Monographie der Harpacticiden. Håkan Ohlssons, Lund, 1683 p.
- LELEUP, N. 1952. Réflexions sur l'origine probable de certains Arthropodes troglobies. *Rev.Zool.Bot.Afric.*, 45.
- LELEUP, N. 1956. La faune cavernicole du Congo belge et considérations sur les Coléoptères reliques d'Afrique intertropicale. *Ann.Mus.R.Congo belge*, 46.
- LERUTH, R. 1939. La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém.Mus.R.Hist.Nat.Belgique*, 87: 1-585.
- LESCHER MOUTOUÉ, F. 1967. Notes sur la biogéographie et les biotopes du genre *Speocyclops* dans la région pyrénéenne. *Spelunca Mem.*, 5: 277-284.
- LESCHER MOUTOUÉ, F. 1973. Sur la biologie et l'écologie des Copépodes Cyclopides hypogés (Crustacés). *Ann.Spéleol.*, 28: 429-502; 581-674.
- LESCHER MOUTOUÉ, F. 1986. Copepoda Cyclopoida Cyclopidae des eaux douces souterraines continentales. *Stygofauna mundi*, Leiden, 299-312.
- LINCOLN, R.; G. BOXSHALL & P. CLARK. 1982. A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics. Cambridge Univ.Press., 298 p.
- LINDBERG, K. 1953. Les Cyclopides (Crustacés copépodes) très évolués en tant qu'habitants des eaux souterraines. *Premier Congr.Internat.Spéleol.*, Paris, 3: 71-84.
- LOPEZ MARTINEZ, N. 1980. Los micromamíferos (Rodentia, Insectivora, Lagomorpha y Chiroptera) del sitio de ocupación achelense de Aridos-1 (Arganda, Madrid). *Ocupaciones Achelenses en el valle del Jarama*. Publ.Dip.Prov.Madrid.
- LOWNDES, A. 1932. The results of breeding experiments on the genus *Leptocyclops* Sars, with some general notes on the results of culture experiments. *Ann.Mag.Nat.Hist.*, 10(10): 45-80.
- MAGNIEZ, G. 1966. Contribution des spéléologues à la connaissance de certains Crustacés des grottes cantabres. *Sous le Plancher*, France, 5: 30-41.
- MAGNIEZ, G. 1974-1976. Contribution à la connaissance de la biologie des Stenassellides (Crustacea Isopoda Asellota des eaux souterraines). *Intern.Jour.Speleol.*, 6: 1-80 115-171; 7: 79-226.
- MAGNIEZ, G. 1978. Les Stenassellides de France (Crustacés Isopodes Asellotes souterrain): faune ancienne et peuplements récents. *Bull.Soc.Zool.France*, 103(3): 255-262.
- MAGNIEZ, G. 1983. Biogéographie et paléobiogéographie des Stenassellides (Crustacés Isopodes Asellotes des eaux souterraines continentales). *Mém.Biospeol.*, 10: 187-191.
- MAGUIRE, B. 1960. Lethal effect of visible light on cavernicolous ostracods. *Science*, 132.
- MAGUIRE, B. 1961. Regressive evolution in cave animals and its mechanisms. *Tex.Jour.Scienc.*, 13: 363-370.
- MAHNERT, V. 1978. Spanische Höhlenpseudoscorpionen. *Misc.Zool.*, Barcelona, 4(1): 61-104.
- MANSON WILLIAMS, A. & K. BENSON EVANS. 1958. A preliminary investigation into the bacterial and botanical flora of caves in South Wales. *Cave Research Group*, Great Britain, 8: 11-32.
- MARGALEF, R. 1944. Contribución al conocimiento de los crustáceos anfípodos que viven en las aguas dulces y salobres de España. *Bol.Real Soc.Esp.Hist.Nat.*, 42: 199-209.
- MARGALEF, R. 1946. Contribución al conocimiento hidrobiológico del País Vasco-Navarro. *Estación Est.Pirenaicos: Aportación al estudio de la fauna y flora vasco-navarras (Sierra de Aralar)*, 7-44.
- MARGALEF, R. 1946. Algunos ostrácodos de las aguas continentales del NE de España. *Publ.Inst.Biol.Apl.*, 2: 35-47.
- MARGALEF, R. 1949. Un problema interesante de biogeografía: La distribución de los Gammarus en el Norte de España. *Munibe*, 3: 108-111.
- MARGALEF, R. 1951. Un sincárido del género *Parabathynella* en las Baleares. *Publ.Inst.Biol.Apl.*, 8: 151-153.
- MARGALEF, R. 1952. Une Jaëra dans les eaux douces des Baleares. *Jaera balearica nov.sp.* (Isopoda, Asellota). *Hydrobiologica*, 4: 209-213.
- MARGALEF, R. 1952. La vida en las aguas dulces de los alrededores del Santuario de Aránzazu (Guipúzcoa). *Munibe*, 4: 73-188.
- MARGALEF, R. 1953. Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas. *Inst.Forest.Invest.Exp., Minist.Agr.*, Madrid, 10: 1-243.
- MARGALEF, R. 1963. Un Supraniphargus interesante de Vizcaya (Amphipoda, Gammaridae). *Miscel.Zool.*, 1(5): 33-34.
- MARGALEF, R. 1970. Anfípodos recolectados en aguas subterráneas del País Vasco. *Munibe*, 22(3-4): 169-174.
- MARGALEF, R. 1976. Paralelismo entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Bol.Soc.Hist.Nat.Baleares*, 21: 10-20.
- MARGALEF, R. & E. BALCELLS, 1951. Crustáceos interesantes de las aguas salobres de Guipúzcoa. *Munibe*, 2: 2 p.
- MARGALEF, R. & M. BASEDAS. 1946. Algunos branquiópodos del NE de España y consideraciones sobre la fauna ibérica de cladóceros. *Publ.Inst.Biol.Apl.*, 2: 127-148.
- MARTEL, E. 1894. *Les Abismes*. Ed.Delagrave, Paris.
- MARTENS, J. 1969. Die abgrenzung von biospezies auf biologisch-ethnologischer und morphologischer grundlage am beispiel der gattung *Ischyropsalis*, Koch 1939 (Opiliones, Ischyropsalidae). *Zool.Jb.Syst.*, 96: 133-264.
- MARTENS, J. 1970. Die biospezies bei weberknechten am beispiel der gattung *Ischyropsalis*, Koch (Opiliones, Ischyropsalidae). *Bull.Mus.Nat.Hist.Nat.*, Paris, 41(2): 166-170.
- MASSOUD, Z. & J. THIBAUD. 1973. Essai de classification des Collemboles cavernicoles européens. *Proc.6th Intern.Congr.Speol.*, Praha, 5: 141-157.
- MATEU, J. 1953. Revisión de *Ceuthosphodrus* s. str. cavernícolas de la Península ibérica. *I Congr.Intern.Speleol.*, 3(3): 113-124.
- MATIC, Z. 1957. Description d'un nouveau Lithobius cavernicole des Pyrénées espagnoles, n.sp. *Not.Biospeol.*, 12(2): 127-135.
- MATIC, Z. 1958. Contribution à la connaissance des Lithobiidés cavernicoles de la France (Collection "Biospeologica", Ville et VIIIe séries). *Not.Biospeol.*, 13(2): 155-168.
- MATIC, Z. 1959. Contribution à la connaissance des Lithobiidés cavernicoles de la Péninsule Ibérique (Collection "Biospeologica", VIIIe série). *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 98(1): 12-25.
- MATILE, L. 1970. Les Diptères cavernicoles. *Ann.Spéleol.*, 25: 179-222.
- MAURIES, J. 1966. *Vandeleuma* et *Vascosoma* genres nouveaux des grottes du pays basque français (Diplopoda, Craspedosomidea). *Ann.Spéleol.*, 21(3): 631-641.
- MAURIES, J. 1967. *Vascoblaniulus cabidochei* n.g. n.sp., Diplopode Blaniulidae du gouffre de la Pierre Saint Martin (Basses Pyrénées). *Ann.Spéleol.*, 22(2): 325-332.
- MAURIES, J. 1970. Un nouveau Blaniulide cavernicole du Pays Basque français; éléments d'une nouvelle classification des diplopedes iulides (Myriapoda). *Ann.Spéleol.*, 71 1-719.
- MAURIES, J. 1971. Diplopedes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. IV-V. Blaniulides et Iulides. *Bull.Soc.Hist.Nat.Toulouse*, 107(1-2): 103-116.
- MAURIES, J. 1971. Diplopedes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Mont Cantabriques. VI. Polydesmides. *Bull.Soc.Hist.Nat.Toulouse*, 107(1-2): 117-124.
- MAURIES, J. 1971. Diplopedes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Mont Cantabriques. VII. Glomerides. Essai de classification des Glomeroidea. *Bull.Soc.Hist.Nat.Toulouse*, 107(3-4): 423-436.
- MAURIES, J. 1974. Intérêt phylogénique et biogéographique de quelques Diplopedes récemment décrits du Nord de l'Espagne. *Symp.Zool.Soc.London*, 32: 53-63.
- MAURIES, J. 1975. Diplopedes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. 8. Liste récapitulative, additions, corrections, conclusions. *Bull.Soc.Hist.Nat.Toulouse*, 111: 126-134.
- MAURIES, J. & M. VICENTE. 1977. Diplópodos cavernícolas nuevos o poco conocidos de España, recolectados por A. Lagar. Descripción de tres géneros nuevos. *Misc.Zool.*, 4(1): 109-134.
- McCLURE, E. & S. WINN. 1967. Fauna of the Dark Cave, Batu Caves, Kuala Lumpur, Malaysia. *Pacific Insects*, 9(3): 399-428.
- MEGIAS, A. 1988. La tectónica pirenaica en relación con la evolución alpina del margen noribérico. *Rev.Soc.Geol.España*, 1: 365-372.
- MERINO, A. et al. 1991. Propiedades de los suelos desarrollados sobre argilitas de Gipuzkoa. *Munibe, S.C. Aranzadi*, 43: 73-83.
- MERKER, E. & H. GILBERT. 1932. Die widerstandsfähigkeit von süßwasserplanarien in ultraviolettreichem licht. *Zool. Jahrb. Abt. Zool. Physiol.*, 50.
- MESTROV, M. 1962. Un nouveau milieu aquatique souterrain: le biotope hypotelminorhéique. *C.R.Acad.Sci.Paris*, 250: 2677-2679.
- MILANKOVITCH, M. 1930. Mathematische Klimalehre und artronomische Theorie der Klimaschwankungen. In: Köppen & Geiger. *Handbuch der Klimatologie*. Ed.Borntraeger, Berlin, 593-698.
- MILLOT, J. 1942. Sur l'anatomie et l'hystophysiologie de *Koenenia mirabilis* Grassi (Arachnida, Palpigradi). *Rev.Franc.Entomol.*, 9.
- MITCHELL, R. 1969. A comparison of temperate and tropical cave communities. *Southwest.Natural.*, 14: 73-88.
- MONAKOV, A. & J. SOROKIN. 1960. The application of isotope methods to study the feeding of Cyclopes and their naupleated stages with bacterial forage. *Izvest.Akad.Nauk SSSR, Ser.Biol.*, 6.

- MONARD, A. 1919. La faune profonde du lac de Neuchatel. *Bol.Soc.Neuchatel Scienc.Nat.*, 44.
- MORAND CHEVAT, C. 1972. Bilan actuel du genre *Niphargus* en France et en Espagne. *Act.1e Coll.Intern.sur le genre Niphargus*, Verona, 5:25-31.
- MOTAS, C. 1958. *Freatobiologia, o nova ramura a Limnologiei*. *Natura*, 10:21-28.
- MULLER, J. 1941. Cinque Silfidi cavernicoli del Carso adriatico e delle Alpi Giulie. *Atti.Mus.Hist.Nat. Trieste*, 13.
- MUNDAY, K. & P. POAT. 1971. Respiration and energy metabolism in Crustacea. In: *Florkin & Scheer, Chemical Zoology*, New York, 191-211.
- MUÑOZ CUEVAS, A. 1979. Développement, rudimentation et régression de l'oeil chez les Opilions (Arach.): recherches morphologiques, physiologiques et expérimentales. *Revue Arach.*, Avignon, 2(2): 87-88.
- NICHOLS, A. 1946. *Syncarida in relation to the interstitial habitat*. *Nature*, London, 158.
- NONIDEZ, J. 1917. Pseudoscorpiones de España. *Trab.Mus.Nac. Cienc.Nat.*, serie Zool., 32: 9-46.
- NONIDEZ, J. 1925. Los Obisium españoles del subgénero *Blothrus*. *EOS*, Madrid, 1: 43-83.
- NOODT, J. 1962. Limnisch-subterrane Copepoden der Gattung *Parastenoracaris* Kessler aus Mittelamerika. *Beitr.Neotrop.Fauna*, 2: 75-122.
- NOTENBOOM, J. 1986. The species of the genus *Pseudoniphargus* Chevreux, 1901 (Amphipoda) from Northern Spain. *Bijdr.Dierk.*, 56(1): 75-122.
- NOTENBOOM, J. 1986. Biogeographical observations on iberian stygobiont amphipods with emphasis on the genus *Pseudoniphargus*. 9^o Congr.Intern.Espeleol., 3: 94-98.
- NOTENBOOM, J. 1987. Lusitanian species of the amphipod *Pseudoniphargus* Chevreux, 1901, with a key to all iberian species. *Dijdr.Dierk.*, 57(2): 191-206.
- NOTENBOOM, J. 1988. Biogeographical observations on the genera of Iberian stygobiont Amphipoda. *Crustaceana*, Suppl. 13: 122-133.
- NOTENBOOM, J. 1990. Introduction to Iberian groundwater amphipods. *Limnetica*, *Asoc.Español.Limnol.*, 6: 165-176.
- NOTENBOOM, J. 1991. Marine regressions and the evolutions of groundwater dwelling amphipods (Crustacea). *Journ.Biogeograph.*, 18: 437-454.
- NOTENBOOM, J. & I. MEIJERS. 1985. Research on the groundwater fauna of Spain: List of stations and first results. *Versl.Techn.Gegevens*, *Inst.Taxon.Zool.*, Amsterdam, 42: 1-93.
- NOVAK, T. & V. KUSTOR. 1981. Contribution à la connaissance de la biomasse et du bilan énergétique de la faune des entrées de grotte en Slovénie (Yougoslavie). *Mém.Biospeol.*, 8: 27-32.
- OLIVEREAU, M. 1960. Quelques aspects anatomiques et physiologiques de la glande thyroïde des poissons. *Ann.Soc.R.Zool.Belgique*, 90.
- OLIVET, J.; J. BONNIN; P. BOUZART & J. ANZENDE. 1984. Cinématique de l'Atlantique nord et central. *Repport.Sci.Techn.Cnexo*, Park, 54: 1-108.
- ORGHIDAN, R. 1959. Ein neuer Lebensraum des Unterirdischen Wassers. Der hyporeische Biotop. *Arch.F.Hydrobiol.*, 55: 37-64.
- ORGHIDAN, T. & M. DUMITRESCU. 1964. Données préliminaires concernant la faune des espèces lithoclastiques des schistes verts de Dobrogea. *Spelunca*, *Mém.4*: 188-196.
- ORGHIDAN, T.; M. DIMITRESCU & M. GEORGESCU. 1961. Sur le biotope hygropétrique de quelques grottes de Roumanie. *Die Höhle*, 12.
- OWEN, H. 1976. Continental displacement and expansion of the Earth during the Mesozoic and Cenozoic. *Philos.Trans.Royal Soc.London*, 281: 223-291.
- PACAUD, A. 1939. Contribution à l'écologie des Cladocères. *Supl.Bull.Biol.France Belgique*, 25: 1-256.
- PACKARD, A. 1885. On the structure of the brain of *Asellus* and the eyeless *Caecidotea*. *Amer.Natur.*, 19:81-96.
- PACKARD, A. 1888. The cave fauna of North America, with remarks on the anatomy of the brain and the origin of the blind species. *Mem.Nat.Acad.Science*, USA, 4: 1-156.
- PALMER, R. 1985. The Blue Holes of eastern Gran Bahama. *Cave Science*, 12(3): 85-92.
- PALMER, R.; M. McHALE & R. HARTLEBURY. 1986. The caves and Blue Holes of Cat Island: a description of the major sites, their biology and structure. *Cave Science*, 13(1): 17-33.
- PARDO, L. 1930. Los Cladóceros españoles. *Bol.Pesca y Caza*, 2(9):1-9.
- PARIS, P. 1920. Ostracodes, 1^{ère} série. *Biospeologica*, 41, *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 58: 475-487.
- PARSON, T. 1968. *Sociología de la religión y la moral*. Ed.Paidós, Buenos Aires, 267 p.
- PARZEFALL, J. 1982. Sexual and aggressive behaviour in cave animals. In: *Mossakowski & Roth. Environmental Adaptation and Evolution*. Fischer Verlag, Stuttgart, 179-195.
- PASCAL, A. 1985. Les systèmes biosédimentaires urgoniens (Aptien-Albien) sur la marge nord-ibérique. In: *Mém.Geol.Univ.Dijon*, 10: 1 - 595.
- PAVAN, M. 1940. La caverne della regione M.Palosso - M.Doppa (Brescia) e la loro fauna. *Suppl.Com.Ategeo Brescia*, 18 p.
- PEARSON, R. 1978. *Climate and evolution*. Academic Press, London, 274 p.
- PECK, S. 1982. A contribution to the knowledge of the Invertebrate cave faunas of Venezuela: Invertebrate faunas of tropical American caves. 4. *Int.Journ.Speol.*, 12: 75-83.
- PECK, B. & J. KUKALOVA. 1986. Preliminary summary of the subterranean fauna of the Galapagos Islands, Ecuador. 9^o Congr.Intern.Espeleol., Barcelona, 164-169.
- PEMAN, E. 1990. Los micromamíferos en el Pleistoceno Superior del País Vasco. *Munibe*, 42: 259-262.
- PEREZ IÑIGO, C. 1971. Bioespeleología de la cueva de Ojo Guareña. *Acaros Oribátidos*. *Bol.R.Soc.Esp. Hist.Nat. (Biol.)*, 67: 143-160.
- PFLÉGER, M. 1984. *Schnecken und Muscheln Europas*. Kosmos Naturführer, Stuttgart. 192 p.
- POP, V. 1968. Les Lumbricidés cavernicoles de la collection Biospeologica. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 109(2): 229-256.
- POPA, R. & S. BARBU. 1991. Trophic structure in an aquatic troglotic community based upon chemoautotrophic carbon fixation. *Trav.Inst.Spéol.E.Racovitza*, 30(1): 51-58.
- POULSON, T. 1963. Cave adaptation in *Amblyopsis* fishes. *Amer.Mindl.Natur.*, 70: 257-290.
- POULSON, T. 1964. Animals in aquatic environment: animals in caves. In: *Handbook of physiology*. D.Bill Ed., 749-771.
- POULSON, T. 1971. Biology of cave and deep sea organisms: a comparison. *NSS Bull.*, 33: 51-61.
- POULSON, T. & W. WHITE. 1969. The cave environment. *Science*, 165: 971-981.
- PUIGDEFABREGAS, C. & P. SOUQUET. 1986. Tecto-sedimentary cycles and depositional sequences of the Mesozoic and Tertiary from the Pyrenees. *Tectonophysics*, 129: 173-203.
- PYE, J. 1961. Localisation par écho chez les Chauves-souris. *Endavour*, 20: 23-37.
- RACOVITZA, E. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 4^o série, 6: 371-488.
- RACOVITZA, E. 1925. Diagnoses des genres *Asellus* et *Stenasellus* et description de deux *Stenasellus* nouveaux. *Bull.Soc.Stiint.Cluj*, 2:80-92.
- RACOVITZA, E. 1950. *Asellides* (Première Série: *Stenasellus*). *Biospeologica*, 70, *Arch.Zool.Exper.Gén.*, 87: 1-94.
- RACOVITZA, G. 1980. Etude écologique sur les Coléoptères *Bathysciinae* cavernicoles. *Mém.Biospeol.*, 6: 1-199.
- RACOVITZA, G. 1983. Sur les relations dynamiques entre le milieu souterrain superficiel et le milieu cavernicole. *Mém.Biospéol.*, 10:85-90.
- RAMBLA, M. 1946. Opiliones de Aralar. Aportación al estudio de la fauna y flora vasconavarra (Sierra de Aralar). *Est.Est.Piren.*, Zaragoza, 47-65.
- RAMBLA, M. 1973. Contribución al conocimiento de los Opiliones de la fauna ibérica. Estudio de los subórdenes *Laniatores* y *Palpatores*. *Univ.Barcelona*, 1-21.
- RAMBLA, M. 1980. *Arachnida, Opiliona*. In: *Español et al., Contribución al conocimiento de la fauna cavernícola del País Vasco*. *Kobie*, 10: 529-533.
- RAMMES, W. 1933. *Cladoceren der Adelsberg Grotten*. *Mitteil.Höhl.Karstf.*, 19: 119-146.
- RASQUIN, P. 1949. The influence of light and darkness on thyroid and pituitary of the characin *Astyanax mexicanus* and its cave dervated. *Bull.Am.Mus.Nat.Hist.*, 93.
- RASQUIN, P. & L. ROSENBLOOM. 1954. Endocrine imbalance and tissue hyperplasia in teleost maintained in darkness. *Bull.Am.Mus.Nat.Hist.*, 104.
- RAT, P. 1959. Les pays crétacés basco-cantabriques. *Publ.Univ.Dijon*, 18: 1-525.
- RAT, P. 1988. The basque-cantabrian basin between the iberian and

- European plates, some facts but still many problems. *Rev.Soc.Geol.España*, 1: 327-348.
- RAT, P. & M. FLOQUET. 1975. Un exemple d'interrelation entre socle, paléogéographie et structure dans l'arc pyrénéen basque: la sierra de Aralar. *Rev.Geo.Phys.et Géol.Dynam.*, 17(5): 497-512.
- RAT, P. et al. 1983. Vue sur le Crétacé basco-cantabrique et nord-ibérique. *Mém.Géol.Univ.Dijon, Inst.Scienc.Terre*, 9: 1-191.
- REDDELL, J. 1981. A review of the cavemicol fauna of Mexico, Guatemala and Belize. *Texas Mem.Mus.Bull.*, 27: 1-327.
- REMY, P. 1940. Sur le mode de vie des Hadesia dans la grotte Vjetrenica (Col. Bathysciinae). *Rev.Franc.Entomol.*, 7: 112-130.
- RIBERA, C. 1980. Distribution des Nesticidae cavernicoles de la Péninsule Ibérique. *Rev.Arachn.*, 2(6): 291-300.
- RIBERA, C. 1984. Contribución al conocimiento de los Araneidos cavernícolas de la Península Ibérica. *Publ.Ed.Univ.Barcelona*, 45 p.
- RIBES, J. 1977. Heterópters cavernicoles. IV Simp.Espeleol.Biospeleol., Terrassa, 121-124.
- REDEL, A. 1957. Revision der Zonitiden Polens. *Ann.Zool.Warszawa*, 16: 129-158.
- REDEL, A. 1959. Die von Dr.K.Lindberg in Griechenland gesammelten Zonitidae (Gastropoda). *Ann.Zool.Warszawa*, 18: 73-82.
- RIEGERT, P. 1960. The humidity reactions of *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthoptera, Acrididae): antennal sensilla and hygo-reception. *Canad.Entomol.*, 92.
- ROBLES, S.; V. PUJALTE & J. GARCIA MONDEJAR. 1988. Evolución de los sistemas sedimentarios del margen continental cantábrico durante el Albiense y Cenomaniense, en la transversal del litoral vizcaíno. *Rev.Soc.Geol.España*, 1: 409-441.
- ROEWER, C. 1935. Opiliones. Fünfte Serie, zugleich eine Revision aller bekannten europäischen Laniatores. *Biospeologica, Arch.Zool.Expér.Gén.*, 78(1): 1-96.
- ROEWER, C. 1950. Über Ischyropsalidae und Trogludae. Weitere Weberknechte XV. *Senckenbergiana*, 31: 11-56.
- ROMERO, A. 1985. Can evolution regress? *NSS Bull.*, 47: 86-88.
- ROUBAUD, E. 1933. Essai synthétique sur la vie du moustique commun (*Culex pipiens*). L'évolution humaine et les adaptations biologiques du moustique. *Ann.Sci.Nat.Zool.*, 10(16): 1-168.
- ROUCH, R. 1961. Le développement et la croissance du Copépode Harpacticides cavernicoles (Crustacés). *Comp.Rend.Acad.Sci.Paris*, 252.
- ROUCH, R. 1968. Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés, Copépodes). *Ann.Spéleol.*, 23: 5-167.
- ROUCH, R. 1968. Recherches sur les eaux souterraines. 1. Sur les eaux souterraines continentales et l'importance de leur peuplement. *Ann.Spéleol.*, 23(4): 693-703.
- ROUCH, R. 1980. Le système karstique du Baget. X. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondance de la nomocénose hypogée. *Ann.Limnol.*, 16(1): 1-20.
- ROUCH, R. 1986. Sur l'écologie des eaux souterraines dans les karst. *Stylogia*, 2(4): 352-398.
- ROUCH, R. & L. BONNET. 1976. Le système karstique du Baget. V. La communauté des Harpacticides. Sur la constance du peuplement. *Ann.Spéleol.*, 31: 43-53.
- ROUCH, R. & A. CARLIER. 1985. Le système karstique du Baget. XIV. La communauté des Harpacticides. Evolution et comparaison des structures du peuplement épigé à l'entrée et à la sortie de l'aquifère. *Stylogia*, 1: 224-238.
- ROUCH, R. & D. DANIELOPOL. 1987. L'origine de la faune aquatique souterraine entre le paradigme du refuge et la modéle de la colonization active. *Stylogia*, 3: 345-372.
- ROURE, F. & P. CHOUKROUNE. 1992. Apports des données sismiques a la géologie pyrénéenne: Structure crustale et evolution des Pyrénées. In: *Proyecto Hispano-Francés Ecores-Pirineos*, Madrid 1992, pp: 63-80.
- ROY, J. 1932. Copépodes de la région pyrénéenne. *Bull.Soc.Zool.France*, 57: 158-159.
- RUDDIMAN, W. & A. Mc INTYRE. 1981. The North Atlantic Ocean during the last deglaciation. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 35: 145-214.
- RUFFO, S. 1953. Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geografica degli Anfipodi delle acque sotterranee europee e dei paesi mediterranei. *Premier Congr.Internat.Spéleol.*, Paris, 3: 13-38.
- RUFFO, S. 1982. Gli Anfipodi delle acque sotterranee italiane. *Lav.Soc.Ital.Biogeogr.*, 7: 139-169.
- RUIZ DE ARCAUTE, F. & J. SAN MARTIN. 1955. Conjunto de los fenómenos espeleológicos de Gesaltza, Arrikruz, Jaturabe y Cueva de los Osos. *Speleon*, 6(3): 103-125.
- SBORDONI, V. 1980. Strategie adattive negli animali cavernicoli: uno studio di genetica ed ecologia di popolazione. *Ac.Naz.Lincei*, Roma, 51: 61-100.
- SBORDONI, V. 1982. Advances in speciation of cave animals. In: *Mechanisms of speciation*. Alan Liss. New York, 219-240.
- SHELLENBER, A. 1933. Niphargus - probleme. *Mitt.Zool.Mus.Berlin*, 19: 23-41.
- SCHINER, J. 1854. Fauna der Adelsberger, Lueger, und Magdalen grotte. *Verh.Zool.Bot.Ges.Wien*, 3: 1-40.
- SCHMINKE, H. 1973. Evolution, system und verbreitungsgeschichte der familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca). *Mikrofauna Meeresbodens*, 24: 1-192.
- SCHMINKE, H. 1981. Adaptation of Bathynellacea (Crustacea, Syncarida) to life in the interstitial (Zoea theory). *Int.Rev.Hydrobiol.*, 66(4): 575-637.
- SCHMOLZER, K. 1971. Die Landisopoden der Iberischen Halbinsel. *Monogr.Cienc.Modern.*, CSIC, Madrid, 80.
- SCHRAM, F. 1986. *Crustacea*. Oxford Univ.Press, New York, 606 p.
- SCHREIBER, G. 1929. Il contenuto di sostanza organica nel fango delle Grotte di Postumia. *Atti.Acad.Veneto-Trentino, Istria*, 3: 20.
- SCHREIBER, G. 1932. L'azoto alimentare degli animali cavernicoli di Postumia (Considerazioni sul ciclo dell' azoto). *Archiv.Zool.Ital.*, 16.
- SCHREIBER, G. 1933. Prove funzionale sulla tiroide del Proteo. *Bull.Soc.Ital.Biol.Sperimentale*, 8.
- SCHULTZ, D. 1982. Terrestrial isopod crustaceans (Oniscoidea) from Mulu Caves, Sarawak, Borneo. *Journ.Nat.Hist.*, 16: 101-117.
- SCOTESE, C. et al. 1979. Paleozoic base maps. *Journ.Geol.*, 87: 217-277.
- SELGA, D. 1971. Catálogo de los Colémbolos de la Península Ibérica. *Graellsia*, 26: 133-284.
- SEMENOVA, L. 1961. Relation of cuticle structure in chilopods to the conditions of existence. *Zool.Journ.*, 40.
- SENDRA, A. 1985. Campodeidos cavernicosos de Catalunya i Huesca. I. Géneros *Plusiocampa* Silv., *Litocampa* Silv., y *Podocampa* Silv. (Insecta, Diplura). Material del Museo de Zoologia de Barcelona. *Bull.Inst.Catal.Hist.Nat.*, 52: 119-128.
- SERBAN, E. 1972. Bathynella (Podophallocarida, Bathynellacea). *Trav.Inst.Spéol.E.Racovitza*, 11: 11-224.
- SERBAN, E. & J. COMAS. 1978. Contribution à la connaissance du genre *Iberobathynella* Schminke: *Lasturiensis* n.sp. et *I.espaniensis* n.sp., nouvelles espèces d'Espagne (Bathynellacea, Parabathynellidae). *Trav.Inst.Spéol.E.Racovitza*, 17: 13-37.
- SERRA, A. 1981. Contribución al conocimiento de los Lithobiomorpha (Chilopoda) de la Península Ibérica. *Ed.Univ.Barcelona*, 26 p.
- SERRA, A. 1983. Contribución al coneixement de les espècies troglòbies del subgènere *Lithobius* Leach (s.str.) (Chilopoda, Lithobiomorpha) de la Península Ibérica i dels Pirineus francesos. *Publ.Dpto.Zool.Barcelona*, 9: 77-88.
- SEVILLA, P. 1989. Quaternary fauna of bats in Spain: Paleoeologic and biogeographic interest. En: *Hanack et al. European Bat Research*. Charles Univ.Press., Praga, 349-355.
- SEVILLA, P. 1991. Murciélagos fósiles de España. En: *Benzal & Paz. Los murciélagos de España y Portugal*. Pp: 21-34.
- SICKEL, W. 1973. Energy in vertebrate photoreceptor function. In: *Langer Ed., Biochemistry and physiology of visual pigments*, Berlin, 195-202.
- SIGE, B. & S. LEGENDRE. 1982. L'histoire des peuplements de chiropères du bassin méditerranéen: l'apport comparé des remplissages karstiques et des dépôts fluviolacustres. *Mém.Biospeol.*, 10: 209-225.
- SIMON, E. 1872. Notice sur les Arachnides cavernicoles et hypogés. *Ann.Soc.Entom.France*, 2(5): 215-224.
- SIMON, E. 1879. Les Arachnides de France. *Ann.Soc.Entom.France*, 7: 116-332.
- SIMON, E. 1881. Arachnides nouveaux ou peu connus des provinces basques. *Ann.Soc.Esp.Hist.Nat.*, Madrid, 10: 127-132.
- SIMON, E. 1911. Araneae et Opilions. *Biospeologica, Arch.Zool.Expér.Gén.*, Paris, 9: 177-206.
- SKET, B. 1981. Fauna of anchialine (coastal) cave waters, its origin and importance. *Proc.8th Int.Congr. Speleol.*, Bowling Green, 2: 642-647.
- SKET, B. 1985. Why all cave animals do not look alike - a discussion on adaptive value of reduction processes. *NSS Bulletin*, 47: 78-85.
- SMITH, A. & J. BRIDEN. 1977. Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps. *Cambridge Univ.Press.*, 63 p.
- SMITH, K. & N. BROWN. 1983. Oxygen consumption of pelagic juveniles and demersal adults of the deep-sea fish *Sebastes altivelis*, measured at depth. *Marine Biol.*, 76(3): 325-332.

- SMITH, K. & R. HESSLER. 1974. Respiration of benthopelagic fishes: in situ measurements in 1230 meters. *Science*, 184: 72-73.
- SPOONER, G. 1961. Bathynella and other interstitial Crustacea in Southern England. *Nature*, London, 190: 28-57.
- STANKOVIC, S. 1960. The Balkan Lake Ohrid and its living world. *Monographiae Biologicae*, 9: 128 p.
- STEBBING, R. 1906. Amphipoda: I. Gammaroidea. *Das Tierreich*, 21: 1-90.
- STOCK, J. 1977. The taxonomy and zoogeography of the hadziid Amphipoda. *Stud.Fauna Curaçao*, 55: 1-130.
- STOCK, J. 1980. Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda). *Bijdr.Dierk.*, 50: 105-144.
- STOCK, J. 1985. Stygobiont amphipod crustaceans of the hadzioid group from Haiti. *Dijdr.Dierk.*, 55: 331-426.
- STOCK, J. & L. BOTOSANEANU. 1983. Première découverte d'Amphipodes Gammaridae du groupement des Hadziides dans les eaux souterraines de l'Amerique du Sud: description de *Metaniphargus venezolanus*. *Bijdr.Dierk.*, 53(1): 158-164.
- STOCK, J.; T. ILIFFE & D. WILLIAMS. 1986. The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia*, 2: 90-92.
- STRASKRABA, M. 1972. L'état actuel de nos connaissances sur le genre *Niphargus* en Tchécoslovaquie. *Act.I Congr.Intern.sur le genre Niphargus*, Verona, 35-46.
- TABARACU, I. 1970. Sur la répartition des Diplópodes cavernicoles européens. In: *Livre de Centenaire E.Racovitza*, Bucarest, 421-443.
- TERCAF, R. 1960. *Oxychillus cellarius* Müll., un mollusque cavernicole se nourrissant de Lépidoptères vivants. *Rassegna Speleol.Ital.*, 12: 1-14.
- TERCAF, R. 1960. Répartition géographique et remarques écologiques sur les Machilidae (Apterygota, Thysanura) cavernicoles de Belgique. *Les Naturalistes Belges*, 41: 1-20.
- TERCAF, R. 1961. Comparaison entre les individus épigés et cavernicoles d'un gasteropode troglodite, *Oxychillus cellarius* Müll. *Ann.Soc.R.Zool.Belgique*, 91: 137-152.
- TERCAF, R. & C. JEUNIAUX. 1961. Comparaison entre individus épigés et cavernicoles de l'espèce *Oxychillus cellarius* Müll. (Mollusque Gaséropode troglodite) au point de vue de la teneur en chitinase de tube digestif et de l'hépatopancréas. *Archiv.Intern.Physiol.Biochimie.*, 69.
- THIBAUD, J. 1970. Biologie et écologie des Collembolles Hypogastridae épiques et cavernicoles. *Mem.Mus.Nat.Hist.Nat.*, Paris, 1: 86-197.
- THIBAUD, J. 1976. Structure et regression de l'appareil oculaire chez des Insectes Collembolles. *Rev.Ecol.Biol.Sol.*, 13: 173-190.
- THIBAUD, J. 1980. Revision des genres *Typhlogastrura* Bonet 1930 et *Bonetogastrura* Thibaud 1974. *Bull.Mus.Nat.Hist.Nat.*, Paris, 2: 295-287.
- THIBAUD, J. & Z. MASSAUD. 1973. Etude de la regression des cornéoles chez les insectes collembolles. *Ann.Speléol.*, 28: 159-166.
- THIBAUD, J. & Z. MASSAUD. 1986. Un nouveau genre d'Insectes Collembolles Onychiuridae cavernicoles des Picos de Europa (Espagne). *Bull.Mus.Nat.Hist.Nat.Paris*, 8(2): 327-331.
- THOMAS, L. 1983. Antropología de la muerte. Fondo Cultura Económica, México, 640 p.
- TORRES, J.; B. BELMAN & J. CHILDRENS. 1979. Oxygen consumption rates of midwater fishes as a function of depth of occurrence. *Deep-SeaResearch*, 26: 185-197.
- TOSCO, U. 1956. Rudimenti di Speleoprotozoologia. *Studia Speleol.*, 18p.
- TRAJANO, E. 1986. Brazilian cave fauna: composition and preliminary characterization. 9^o Congr.Intern. Espeleol., Barcelona, 155-158.
- TRAJANO, E. 1987. Fauna cavernicola brasileira: composição e caracterização preliminar. *Rev.Bras.Zool.*, 3(8): 533-561.
- TROMBE, F. 1952. *Traité de Spéléologie*. Ed.Payot, Paris.
- TURQUIN, M. 1978. La faune des sédiments immergés de quelques grottes du Jura Central. 6e Congr.Swiss.Speléol., Porrentruy, 7 1-75
- TURQUIN, M. 1981. La biocénose terrestre cavernicole: apport énergétique pour la communauté aquatique souterraine. *Mém.Biospeol.*, 8: 9-16.
- UCHUPI, E. 1988. The Mesozoic - Cenozoic geologic evolution of Iberia, a tectonic link between Africa and Europe. *Rev.Soc.Geol.España*, 1: 257-294.
- UHAGON, S. 1890. Ensayo sobre las especies españolas del grupo *Cholevae*. *Ann.Soc.Esp.Hist.Nat.*, 19: 15-96.
- VALENTINE, J. & D. JABLONSKI. 1983. Speciation in the shallow sea: general patterns and biogeographic controls. In: *Sims et al., Evolution, time and space: the emergence of the biosphere. Systemat.Assoc.*, 23: 201-226.
- VANDEL, A. 1926. La répartition de deux amphipodes, *Gammarus pulex* (L.) et *Echinogammarus berilloni* (Catta) dans le sud-ouest de la France. *Bull.Soc.Zool.France*, 51: 35.
- VANDEL, A. 1948. Espèces nouvelles d'isopodes terrestres cavernicoles et endogés (espèces nouvelles ou peu connues de Trichoniscidae). 4e note. *Notes Biospeol.*, 2: 7-27.
- VANDEL, A. 1953. Remarques systématiques, morphologiques et biogéographiques sur un groupe de Trichoniscidae nord-atlantiques (Crustacés, Isopodes terrestres). *Bull.Mus.Hist.Nat.Paris*, 25: 368-375.
- VANDEL, A. 1958. La répartition des cavernicoles et la paléogéographie. *Comp.Rend.Ile.Congr.Intern.Speleol.*, Bari, 62-90.
- VANDEL, A. 1958. Sur l'édification de logettes de mue et de parturition chez les Isopodes terrestres et sur certains phénomènes de convergence observés dans le comportement des animaux cavernicoles. *Comp.Rend.Acad.Sci.Paris*, 247.
- VANDEL, A. 1960. Isopodes terrestres (1ère partie). *Faune de France*, 64: 1-220.
- VANDEL, A. 1964. Biospéologie: La Biologie des Animaux cavernicoles. Ed.Gauthier-Villars, Paris, 619 p.
- VANDEL, A. 1965. *Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals*. Pergamon Press, Oxford, 524 p.
- VANDEL, A. 1967. La répartition de *Cantabroniscus primitivus*. *Ann.Speléol.*, 22(4): 787-795.
- VANDEL, A. & M. BOUILLON. 1959. Le protée et son intérêt biologique. *Ann.Speléol.*, 14: 111-127.
- VANNIER, G. 1977. Relations hydriques chez 2 espèces de Tomoceridae peuplant des niveaux écologiques séparés. *Bull.Soc.Zool.Franc.*, 102: 63-79.
- VANNIER, G. & J. THIBAUD. 1978. Réduction ou perte totale de la capacité de régulation hydrique chez des espèces de Collembolles cavernicoles appartenant à la famille des Tomoceridae. *Bull.Soc.Ecophysiol.*, 3: 124-126.
- VARGA, L. & T. TAKATS. 1960. Mikrobiologische untersuchungen des schlammes eines wasswelen teiches der Aggteleker Baradla-Höhle. *Act.Zool.Acad.Sci.Hung.*, 6: 129-178.
- VERHOEFF, K. 1938. Ostasiatische Höhlendiplopoden (148. Diplopoden-Aufsatz). *Mitteil.Höhl.Karstf.*, 31: 1-19.
- VIAUD, G. 1961. Le sens dermatoptique, mode primitif de photoréception, envisagé spécialement chez les organismes aquatiques. *Proc.Third Intern.Congr.Photobiol.*, Copenhagen, 38 p.
- VICENTE, M. & J. MAURIES. 1980. Un género y una especie nuevos de Diplópodos cavernícolas de Guipúzcoa, España (Myriapoda, Diplopoda). *Speleon*, 25: 9-14.
- VIETS, K. 1937. Wassermilben aus nordspanischen Höhlengewässern. *Arch.Hydrobiol.*, 31: 553-564.
- VILORIA, A.; F. HERRERA & C. GALAN. 1992. Resultados preliminares del estudio del material biológico colectado en Turik. *Karaitza, UEV*, 1: 29-30.
- VILORIA, A.; F. HERRERA & C. GALAN. 1992. Resultados preliminares del estudio del material biológico colectado en Mesa Turik y cuenca del río Socuy. *Bol SVE*, 26: 7-9.
- VIRE, A. 1904. La biospéologie. *Compt.rend.Acad.Sci.Paris*, 139.
- WACHTLER, W. 1929. Anatomie und biologie der augenlosen Landlungenschnecke *Caecilioides acicula* Müll. *Zool.Morphol.Ökol.Tiere*, 13.
- WAGELE, J. 1985. On the tethyan origin of the stygobiont Anthuridea, *Curassanthura* and *Cyathura* (Stygocyathura), with description of *Curassanthura canariensis* n.sp. from Lanzarote (Crustacea, Isopoda). *Stygologia*, 1: 258-269.
- WILKENS, H. 1976. Genotypic and phenotypic variability in cave animals. Studies on a phylogenetically young cave population of *Astyanax mexicanus* (Characidae, Pisces). *Ann.Speléol.*, 31: 137-148.
- WILKENS, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: The history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. *Assoc.Mex.Cave Studies Bull.*, 8: 237-243.
- WILKENS, H. 1986. The tempo of regressive evolution: studies of the eye reduction in stygobiont fishes and decapod crustaceans of the Gulf coast and West Atlantic region. *Stygologia*, 2: 130-143.
- WILKENS, H.; N. PETERS & C. SCHEMMELE. 1979. Gesetzmäßigkeiten der regressiven Evolution. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.*, 79: 123-140.
- WILKENS, H.; P. JUNGE & T. LANGECKER. 1991. Speciation of troglóbites: studies in the San Antonio cave (Oaxaca, México). *Intern.Journ.Speleol.*, 20: 1-14.

WINOGRADSKY, S. 1944. Microbiologie du sol: Problèmes et méthodes. Cinquante ans de recherches, Paris, 1-119.

WOLSKY, A. 1934. Phylogenetische und mutative degeneration des

Gammariden-Auges. Math.Naturw.Anz., 51.

YAGER, J. 1981. Remipedia: a new class of crustacea from a marine cave in the Bahamas. Journ.Crustac.Biol., 1(3): 328-333.