

Conservación de la fauna cavernícola troglobia de Gipuzkoa: contexto general, biodiversidad comparada, relictualidad y endemismo.

Conservation of the Gipuzkoan cave fauna: general context, comparative biodiversity, relicts and endemisms.

Carlos GALAN

Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Alto de Zorroaga, 20014 San Sebastián (Spain).

E-mail: cegalham@yahoo.es

Marzo 2006.

RESUMEN.

Este trabajo es un estudio de datos básicos para iniciar la protección de la fauna troglobia de Gipuzkoa, muchas de cuyas especies se encuentran en situación de amenaza y/o en peligro de extinción. 104 taxa troglobios son considerados en los análisis. Se estudia la biodiversidad comparada, relictualidad y endemismo de esta fauna. La biodiversidad es muy alta, mil veces mayor que la del promedio mundial; 75% de las especies son relictas y 81% son endémicas. El trabajo es la primera parte de un estudio global que formula una estrategia para la conservación de la fauna troglobia amenazada.

Palabras clave: Bioespeleología, Karst, Fauna cavernícola, Zoología, Biodiversidad, Especies en peligro.

ABSTRACT.

This work is a data-base study to begin the protection of troglobiont fauna in Gipuzkoa. A lot of troglobiont taxa are threatened and/or in danger of extinction. 104 troglobiont taxa are considered in the survey. The work analyzes the compared biodiversity, relict and endemism of this fauna. Biodiversity is very high, one thousand times higher than that of the world's average; 75% of the species are relict and 81% are endemic. The work is the first part of a global study which formulates a strategy for the conservation of the troglobiont fauna threatened.

Key words: Biospeleology, Karst, Cave fauna, Zoology, Biodiversity, Endangered species.

INTRODUCCION.

La fauna troglobia de Gipuzkoa (País Vasco) encierra una gran riqueza en especies y comprende invertebrados que ecológicamente son cavernícolas estrictos, habitantes del ambiente profundo de las cuevas: un medio adverso y extremo de considerable extensión (GALAN & HERRERA, 1998). Los troglobios están adaptados y habitan exclusivamente en el medio subterráneo, donde completan todo su ciclo vital, por lo que también han sido denominados cavernícolas obligados (= obligate cave-dwelling species). Estos seres, morfológicamente muy modificados y de extraña apariencia, poseen además otras características singulares en su fisiología, etología y estrategia reproductiva, es decir, un conjunto de rasgos que ha sido denominado "troglomorfismo". Se trata de especies ciegas, depigmentadas, de cuerpo y apéndices elongados, con dotación sensorial no-óptica incrementada, bajo metabolismo, baja tasa reproductiva y estrategias de vida de adversidad, lo que constituye un ejemplo notable de convergencia evolutiva, ya que lo presentan los troglobios de los más diversos grupos zoológicos (GALAN, 1993).

La inmensa mayoría de los troglobios del País Vasco deriva de antiguas faunas, de tipo tropical, que habitaron en la región durante el Terciario. Sus parientes más próximos han desaparecido de la superficie terrestre y por ello se trata en muchos casos de fósiles vivientes, relictos de otras épocas. Su interés evolutivo y como indicadores biogeográficos es por tanto muy considerable (AIME, 1981; CULVER, 1982; GALAN, 1993).

Una alta proporción de estos troglobios son además formas endémicas, exclusivas del País Vasco, es decir, sólo conocidas en el mundo de una o unas pocas cuevas de esta región. En Gipuzkoa, territorio que cuenta con los estudios más detallados, hasta hoy han sido hallados 84 especies y 11 géneros completos que son endémicos (Ver Tabla 1). En el conjunto del País Vasco la cifra probablemente alcance más de 150 especies troglobias endémicas. Puede afirmarse que la fauna troglobia encierra la mayor riqueza zoológica en endemismo de nuestro país y por ello constituye la mayor contribución del territorio vasco a la biodiversidad zoológica mundial (GALAN, 2002a, 2003).

Investigaciones recientes han puesto de manifiesto que muchas de las poblaciones de especies troglobias soportan variables grados de amenaza a su supervivencia (GALAN, 2002b, 2003, 2005; ELLIOTT, 2005). Algunas gozan de buena salud, pero la mayoría han declinado considerablemente en número y otras se encuentran al borde de la extinción. Algunos taxa troglobios son tan extremadamente raros, que es difícil probar si ha ocurrido o no su extinción. Frecuentemente falta información sobre el estado actual de las poblaciones, con la paradoja de que podemos estar asistiendo a la extinción de especies incluso antes de haber sido descubiertas (KOVACS, 1989; SHAFFER, 1981).

En Gipuzkoa hemos ido reuniendo en los últimos años un valioso stock de información, sobre una cifra cercana a 200 especies troglófilas y troglobias, para así poder responder interrogantes y sentar las bases iniciales de su conservación. En esta primera parte se presenta el contexto general y se analiza la biodiversidad, grado de relictualidad y endemismo de la fauna troglobia guipuzcoana.

MATERIAL Y METODOS.

El trabajo explicita y define la importancia de las poblaciones de fauna troglobia de Gipuzkoa (País Vasco), en base a su originalidad, diversidad taxonómica, grado de relictualidad y endemismo. Se basa en análisis comparados con otros tipos de fauna, con troglobios de otros países, y realiza una evaluación de lo que aporta su endemismo.

Los datos objeto de análisis han sido obtenidos a través de la consulta de las referencias bibliográficas existentes a nivel regional y global. Para introducir el tema ha sido necesario incorporar algunos datos generales, tales como: una enumeración actualizada de las especies presentes hasta ahora identificadas, la distribución de los macizos y zonas kársticas que albergan troglobios y un panorama global sobre la evolución geológica del karst en la región. El trabajo incluye información inédita de material determinado de la Colección de Bioespeleología de la SCA y revisiones taxonómicas de varios grupos de artrópodos aportadas por diversos autores. El trabajo utiliza la metodología habitual en proyectos de Conservación y manejo de recursos naturales y Biología subterránea, con un enfoque sistémico (ELLIOTT, 1994; POULSON, 1976; TERCAFS, 1988). El objetivo final es desarrollar un plan de conservación y manejo, que proteja desde ahora a las especies endémicas y a los biotopos subterráneos más representativos de los karsts de Gipuzkoa.

RESULTADOS.

CONSERVACION DE LA FAUNA TROGLOBIA DE GIPUZKOA.

En la última década ha sido detectada una fuerte declinación y rarefacción de la fauna troglobia de Gipuzkoa. Diversas causas están actuando en conjunto y amenazan la supervivencia de la fauna troglobia. Esta fauna es de considerable interés y resulta notable por su elevada diversidad, relictualidad y endemismo. Por ello es necesario protegerla. Pero, para proteger algo adecuadamente es necesario antes valorarlo, y ésto implica conocer en qué reside su importancia. En términos biológicos evaluar la importancia consiste en tener un claro cuadro de la taxonomía, biología y ecología de las especies, su singularidad, dónde habitan, qué factores condicionan su distribución, qué significado tienen su diversidad, relictualidad y endemismo. En suma, qué valores aportan al patrimonio biológico y genético del país.

La fauna cavernícola troglobia, de modo comparable a la fauna abisal marina, incluye algunos de los organismos y ecosistemas más interesantes y menos conocidos del planeta. En ambos casos se trata de ambientes extremos, donde falta la luz (factor esencial para el desarrollo de la vida en superficie) y los recursos tróficos son escasos e irregulares. Los organismos que habitan el medio subterráneo han desarrollado toda una serie de adaptaciones y estrategias de adversidad para desenvolverse en un ambiente extremo, casi exclusivamente mineral, y a menudo pertenecen a grupos y linajes de antiguo origen. Probablemente la fauna troglobia incluye algunas de las más raras e interesantes especies del planeta.

El territorio de Gipuzkoa ocupa una estratégica posición entre las placas tectónicas de Iberia y de Europa. En el pasado fue parte de Pangea (antes de la apertura del océano Atlántico, en el Jurásico), lo que permite rastrear la evolución y parentesco de distintos grupos zoológicos y aportar datos para la comprensión de la evolución biogeográfica de la región.

Habitualmente ha sido considerado que la colonización de nuevos habitats, áreas nuevas y el aislamiento ambiental han sido las principales fuerzas conductoras que han jugado un papel determinante en la formación de nuevas especies y taxa superiores, a escala del tiempo evolutivo. Las cuevas y las regiones kársticas donde se encuentran éstas, representan nuevos y aislados ambientes para todos aquellos grupos de organismos preadaptados a las condiciones subterráneas (CULVER, 1982; HOWARTH, 1983). La presencia de cavernas está limitada a los afloramientos de rocas capaces de contenerlas. Tales afloramientos de rocas karstificables constituyen a menudo archipiélagos rodeados por terrenos no-kársticos. Esta "insularidad" y la propia dinámica de creación de vacíos en el karst, ofrece a los organismos nuevos espacios colonizables, lo que favorece procesos de especiación, radiación y diversificación (GALAN & HERRERA, 1998). Adicionalmente, las cavernas constituyen un habitat de refugio ante los cambios externos, por lo que a menudo contienen especies biogeográfica o filogenéticamente relictas, principalmente entre los troglobios.

Como resultado de todo ello se presentan infinidad de situaciones, siendo común un alto grado de endemismo entre las especies troglobias. Adicionalmente, la biodiversidad puede ser elevada a nivel de familias y taxa superiores. Por todo ello, el conocimiento de la biodiversidad global y comparada de la fauna cavernícola troglobia de Gipuzkoa reviste un gran interés.

La fauna troglobia de Gipuzkoa procede de linajes que colonizaron las cavernas europeas en distintas épocas, principalmente durante el Terciario. La colonización del medio hipógeo y la adaptación al mismo durante la evolución troglobia ha implicado sucesivos eventos de especiación. El origen de algunos linajes se remonta incluso a períodos geológicos anteriores al Terciario, sobre todo en el caso de fauna acuática. Diversos órdenes y familias de crustáceos, con representantes troglobios actuales, derivan de una fauna thalaso-stygobia que desarrolló preadaptaciones útiles para la vida hipógea en el medio crevicular e intersticial marino, antes de que las cavernas que hoy conocemos llegaran a formarse. En otros casos, los linajes cavernícolas fueron poblando el karst a medida que las calizas iban aflorando y las aguas meteóricas producían su karstificación.

La creación de vacíos en el karst ha procedido a lo largo del tiempo, destruyendo por erosión y denudación superficial los sistemas más antiguos y formando otros nuevos a medida que progresaba la orogénesis pirenaica y se hundía el drenaje subterráneo acompañando la incisión de los valles y el descenso de los niveles de base. La original distribución de los afloramientos calcáreos progresó por erosión, fragmentando el habitat subterráneo en unidades menores, con el resultado de que hoy las zonas kársticas del territorio constituyen un archipiélago de islas e islotes calcáreos en los que pueden distinguirse más de 40 unidades hidrogeológicas distintas (GALAN, 1988, 1993; GALAN & ETXEBERRIA, 1994). Ello propició la fragmentación específica y originó una alta biodiversidad y endemismo entre las formas troglobias.

EVOLUCION GEOLOGICA DEL KARST EN LA REGION.

El área que ocupa en el globo la región que hoy conocemos como País Vasco ha estado sometida a múltiples y variados cambios ambientales, causados por los movimientos tectónicos que han ocurrido en diferentes épocas. La historia geológica del País Vasco es relativamente compleja, ya que la región se encuentra en el extremo NW de la cadena de colisión de los Pirineos y prácticamente en continuidad y contacto con la cadena de subducción del margen nor-ibérico. La rotura del supercontinente Pangea en el Triásico (entre hace 240 y 210 millones de años) formó en la región un rift continental. A medida que se desarrolla la apertura del océano Atlántico y la formación del golfo de Bizkaia, llega a crearse corteza oceánica frente al margen nor-ibérico, mientras que en lo que hoy son los Pirineos se produce adelgazamiento de la corteza continental; el proceso extensivo alcanzó un punto crítico (subafloramiento del manto superior), pero sin llegar al estadio de oceanización. La placa Ibérica tendrá un comportamiento semi-independiente con respecto a la placa Europea entre el Cretácico temprano y el Eoceno. La región fue parte de un océano, con dos cuencas sucesivas de naturaleza distinta, en las cuales se formaron las calizas Jurásicas y Cretácicas hoy expuestas. A partir del Eoceno (hace 40 millones de años) la colisión de la placa de Iberia con la placa tectónica Europea produjo la emersión del territorio y los pliegues que lo forman (el denominado Arco Plegado Vasco). Mientras que al W de la región se formó por subducción la cadena Cantábrica del margen nor-ibérico y un prisma de acreción tectónica. Actualmente los Pirineos interceptan oblicuamente la línea de costa, prolongándose sobre la plataforma continental del Mar Cantábrico hasta el Banco de Danois, a unos 50 km al NW de Bilbao.

La posición relativa de los continentes entre sí y con respecto al Ecuador, también varió a lo largo de esta evolución, y la región que hoy ocupa el País Vasco sufrió una deriva desde posiciones próximas al Ecuador hasta su latitud actual. El clima durante el Jurásico, Cretácico y gran parte del Terciario fue de tipo tropical, con temperaturas medias 12°C más altas que la actual. Ello permitió que en los mares cálidos que existieron en la región antes de la emersión del territorio y de la formación de los Pirineos se formaran arrecifes y se depositaran sedimentos en los altos y bajos relativos de su fondo marino. Algunos de estos materiales darán origen a las calizas de los macizos kársticos que hoy conocemos. La existencia de bloques lítricos durante la formación del rift y la deformación posterior que experimenta la región durante la orogénesis pirenaica, determinan en gran medida una desigual distribución de las áreas calizas y una configuración final de los afloramientos kársticos en forma de islas e islotes discontinuos, alineados siguiendo la estructura geológica de los Pirineos en la región. Los pliegues del Arco Vasco son parte de la Zona Norpirenaica, lo que explica la procedencia y carácter europeo de su fauna cavernícola, muy diferenciada del conjunto de la fauna ibérica.

Durante el Eoceno y Oligoceno las tierras emergidas tenían una vegetación de tipo tropical, con suelos profundos, de pedogénesis intensa, bajo los cuales debe haberse iniciado la karstificación de las calizas. Muchos de los cavernícolas estrictos o troglobios de las cuevas de Gipuzkoa pertenecen a familias y linajes datantes de estas épocas. A partir del Oligoceno final (hace 23 millones de años) se produce un paulatino enfriamiento, con climas subtropicales. La temperatura experimenta una caída de 12°C entre el Oligoceno y el Plioceno. A ello se agrega la ocurrencia de glaciaciones durante el Cuaternario (los últimos 2 millones de años), con temperaturas que llegaron a ser en los máximos glaciales 8°C más bajas que la actual. Durante el Cuaternario ocurrieron al menos 17 ciclos glaciales (separados por otros tantos interglaciales cálidos, con clima semejante al actual). Cada uno de los cuales tuvo su efecto erosivo, sedimentario, climático y ambiental. La región se elevó durante el Oligoceno y Mio-Plioceno, plegándose enérgicamente, con cabalgamientos e incluso corrimientos horizontales de cierta importancia, pero a la vez fue destruyéndose por erosión y denudación. Las últimas pulsiones orogénicas tuvieron

lugar durante el Pleistoceno, produciendo levantamiento (surrección) en los Pirineos y denudación glacial en los niveles altos. A la vez las fluctuaciones del nivel marino (relacionadas con la construcción y fusión de las masas de hielo glaciales) renovaron la erosión de los valles y produjeron un descenso de los niveles de base, con la consiguiente incisión del relieve.

Las montañas calizas resultantes, y las cavernas excavadas en ellas, tienen por lo tanto una larga historia anterior. Los organismos que colonizaron las áreas calizas, y las cavernas que progresivamente fueron formándose, datan de distintas épocas y de distintos linajes, dependiendo de los ecosistemas presentes en cada momento y de las vicisitudes que los organismos experimentaron al colonizar el karst. Algunos cavernícolas procedentes de medios nivales, datan de alguno de los episodios fríos del Pleistoceno. Pero en su mayor parte los troglobios gipuzcoanos son formas relictas derivadas de la fauna tropical y subtropical que pobló la región durante el Terciario. Las distribuciones de los troglobios guipuzcoanos, a nivel de familias y géneros, muestran la procedencia y carácter europeo de esta fauna, que no penetra en la península ibérica, salvo en la zona vasca y parte cantábrica próxima. A nivel de especies, más del 80% de los troglobios son formas endémicas, sólo conocidas de esta región. Ello en parte se explica porque durante esta evolución las calizas forman un archipiélago de macizos calcáreos, de variable extensión, edad y grado de karstificación (GALAN, 1988, 1993).

DISTRIBUCION DEL KARST Y CAVERNAS EN GIPUZKOA.

La distribución de las cavernas en el territorio de Gipuzkoa es consecuencia de cómo están distribuidos los macizos y zonas kársticas que las contienen. El territorio de Gipuzkoa tiene una superficie próxima a 2.000 km². Las zonas kársticas totalizan 480 km², lo que equivale a 1/4 de la superficie del territorio. 350 km² (el 72% de las zonas kársticas) corresponden a 4 grandes macizos: Izarraitz (1.026 m de altitud) y Ernio (1.076 m), situados sobre el anticlinorio norte del Arco Plegado Vasco, y Aralar (1.427 m) y Aizkorri (1.551 m), sobre el anticlinorio sur. Estos 4 grandes macizos poseen las mayores cavidades y sistemas subterráneos y son a su vez (por su altitud y extensión) las montañas más importantes de Gipuzkoa. Las zonas kársticas incluyen 130 km² adicionales, los cuales corresponden a un conjunto de macizos pequeños y afloramientos aislados de caliza, situados en la periferia de los macizos principales. La fragmentación en islotes calcáreos es mayor sobre el anticlinorio norte en la proximidad del macizo Paleozoico de Cinco Villas - La Rhune y su aureola metamórfica, el cual ocupa el NE del territorio. La distribución de los troglobios, obviamente, se superpone a la distribución del karst.

Por su edad y litología los karsts de Gipuzkoa comprenden básicamente calizas recifales y pararecifales Urganianas (de edad Aptiense-Albiense, Cretácico temprano) y calizas y dolomías Jurásicas (particularmente del Lías, Dogger y Malm). Adicionalmente hay pequeños afloramientos del Cretácico tardío, principalmente de edades Cenomanense y Maastrichtiense-Danés. En la Figura 1 se muestra la distribución y denominación de las zonas kársticas.

Los afloramientos de edad Jurásico, con la excepción de la unidad central de Aralar, son poco extensos y se distribuyen del siguiente modo: en torno a la unidad sinclinal central de Ernio, borde Sur de Gazume, periferia de Uzturre, al N y E de Andoain, S y SE de Astigarraga (Santiagomendi), alrededores de Oyarzun (Maidazulo, Errekazulo), parte baja de los macizos de Elduayen - Berastegi - Leiza, parte NE de Otsabio, y la ya citada unidad central de Aralar (que es el único afloramiento extenso y de gran potencia).

Los mayores espesores y superficies de afloramiento corresponden a las calizas Urganianas. 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, unidades paraorganianas del Sur de Ernio (Vidania - Albiztur - Beizama), Murumendi, macizos de Elduaie 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, Txoritoquieta, Fagollaga, y Aitzbitarte o Landarbaso. Sobre el anticlinorio sur se presentan el macizo de Udalaiz y los importantes conjuntos de Aizkorri y Aralar, estos últimos subdivididos en varias unidades hidrogeológicas (GALAN, 1978, 1988, 1993).

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

Desde un punto de vista bioespeleológico, la mayor cantidad de especies troglobias de alto interés ha sido colectada en algunas zonas o sectores de los cuatro grandes macizos antes citados (Aralar, Aizkorri, Ernio, Izarraitz), en la zona de Kobeta del macizo de Arno, en una zona de Udalaiz (el karst de Galarra), y en los siguientes pequeños macizos: Guardetxe, Aitzbitarte, Altxerri, Otsabio, Iturmendi (Hernani), y Orobe. En los grandes macizos las zonas de mayor interés bioespeleológico serían las siguientes: el bloque kárstico de Ekain, unidad independiente en el macizo de Izarraitz; la unidad urgoniana central de Ernio, particularmente la zona de Sabe saia - Leize aundia; pequeños afloramientos jurásicos y cretácicos del Sur de Ernio (principalmente la zona Mendikute - Aizkoate, con cuevas en calizas de distintas edades y litologías); la zona de Aizkorri - Gesaltza en la parte central del macizo de Aizkorri; la zona de San Adrián - Aratz, en el extremo E de Aizkorri; la unidad Jurásico central de Aralar, particularmente en la zona de Basolo; Urganiano de Aralar, particularmente la primera barra caliza del Urganiano Sur, la cual alberga el sistema Ormazarreta - Aia iturrieta, el más extenso de Gipuzkoa. Existen por supuesto

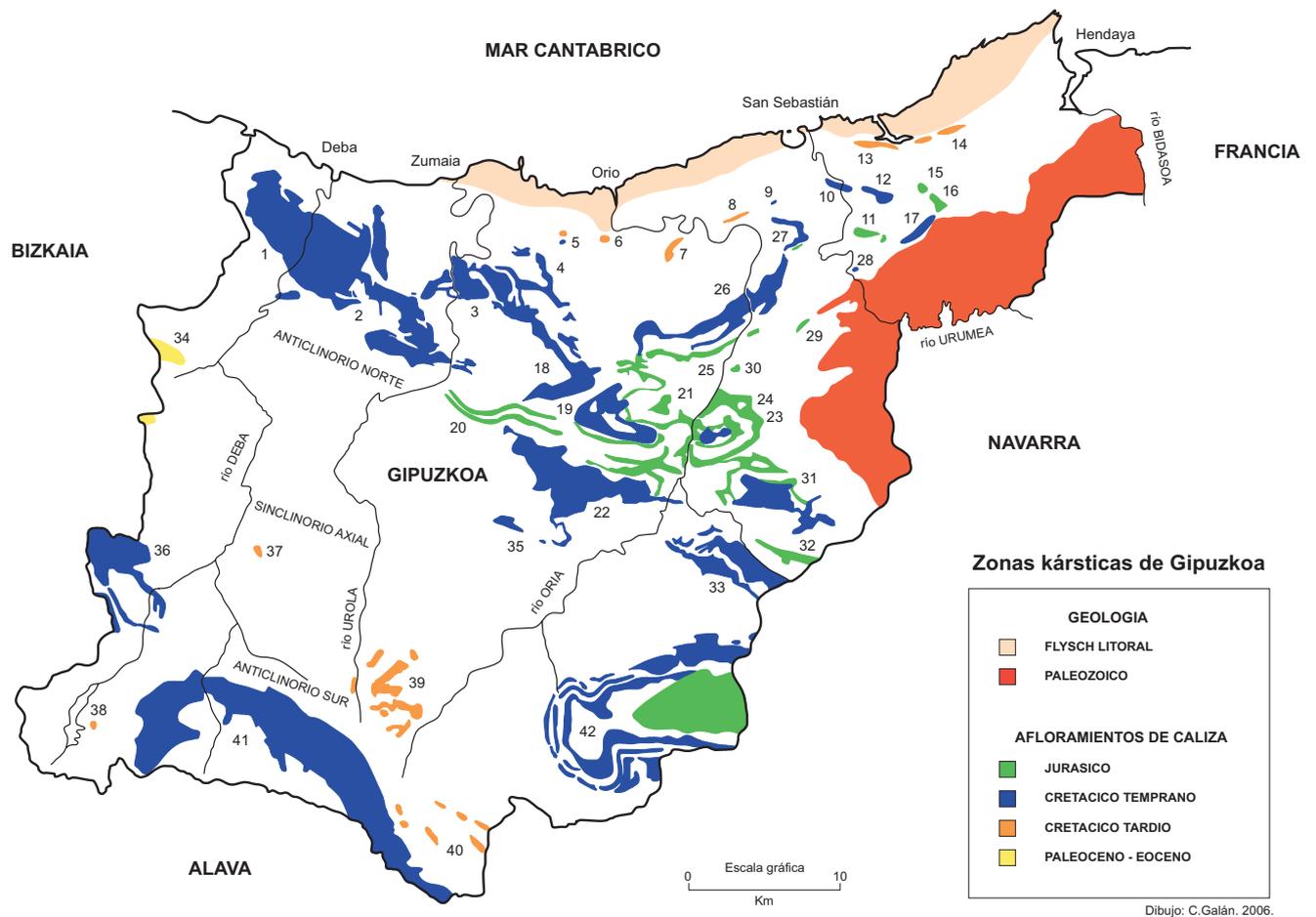


Figura 1. Macizos kársticos de Gipuzkoa. 1 = Arno. 2 = Izarraitz (contiene tres bloques desconectados: Altzola al W, Andutz al N, y Ekain al E). 3 = Aizarna - Akua. 4 = Pagoeta. 5 = Zarautz. 6 = Altzerri. 7 = Andatza (Guardetxe). 8 = Usurbil Norte. 9 = Unanue. 10 = Martutene. 11 = Santiagomendi. 12 = Txoritokieta. 13 = Altza. 14 = Pasajes - Jaizkibel Sur. 15 = Maida zulo. 16 = Oyarzun. 17 = Aitzbitarte. 18 = Gazume. 19 = Ernio (unidad central urgoniana). 20 = Borde sur de Gazume (bandas jurásicas entre Régil y Azpeitia). 21 = Periferia de Ernio, con pequeñas unidades en Ernio Sur (Mendikute, Aizkoate, Tolosa) y Norte (Irra, Asteasu, etc.). 22 = Unidad urgoniana de Bidania - Albiztur - banda de Beizama. 23 = Uzturre (urgoniano central). 24 = Periferia de Uzturre (unidades jurásicas). 25 = Bandas jurásicas entre Asteasu y SW de Andoain. 26 = Urganiano de Andoain W y monte Buruntza. 27 = Ernani - Santa Bárbara. 28 = Fagollaga. 29 = Ubaran - Artola. 30 = Billabona E. 31 = Elduaen - Berastegi. 32 = Banda de Leiza - Otsabio N. 33 = Otsabio. 34 = Urko. 35 = Murumendi. 36 = Udalaiz. 37 = Monte Asaldita (Bergara). 38 = Urkulu (Leniz). 39 = Zerain -Mutiloa. 40 = Otxaurte - Orobe. 41 = Macizo de Aizkorri. 42 = Sierra de Aralar (con unidad central jurásica, rodeada de bandas de unidades urgonianas). Geográficamente destacan cuatro grandes macizos: Izarraitz, Ernio - Gazume, Aizkorri y Aralar, los cuales se subdividen en varias unidades hidrogeológicas. La edad de las calizas de los distintos afloramientos es indicada en el mapa. Igualmente se señala la extensión del macizo paleozoico del NE y del flysch litoral terciario.

muchos otros sectores y macizos donde ha sido colectada fauna troglobia, pero las especies halladas en ellos son de distribución algo más amplia o se encuentran igualmente representadas en los macizos o zonas citados. Puede decirse que en 14 zonas de Gipuzkoa está concentrada la inmensa mayoría de las especies troglobias hasta ahora conocidas e identificadas. Preservándose parte de estas zonas podría garantizarse para el futuro la supervivencia de las especies troglobias.

ENDEMISMO, CAVERNAS Y TROGLOBIOS.

En cada región de la tierra hay especies que pueden estar relacionadas en mayor o menor grado con la biota de otras regiones o incluso de otros continentes. Algunas especies que se distribuyen por otros países se encuentran también en nuestro país, en habitats similares. Pero las especies cuya distribución en la naturaleza está restringida a un área muy reducida, como sucede en islas y en las cumbres de muchas montañas, o que sólo se encuentran localizadas en biotopos muy limitados, generalmente responden específicamente a las condiciones ecológicas que allí imperan y se denominan especies endémicas, estando circunscriptas a esa región.

El término endémico designa así a una especie nativa de, o restringida a, una particular área o región geográfica (LINCOLN et al., 1982). Puede hablarse así de especies endémicas de un determinado país, de una región geográfica, o incluso de un área o habitat más restringido. Cuanto menor es el área geográfica considerada, mayor importancia reviste la presencia de especies endémicas, ya que la diversidad biológica es comparativamente más alta; además, como las especies endémicas sólo existen en el mundo en esas áreas particulares, la contribución de una región a la biodiversidad mundial es más alta cuanto mayor sea la presencia en ella de especies endémicas.

En general, los vertebrados presentes en el país tienen una distribución Europea relativamente amplia. No hay especies de vertebrados endémicos del País Vasco; incluso son muy pocas las especies endémicas de la península ibérica (menos de 20). Los invertebrados, a pesar de poseer distribuciones mucho más restringidas, también presentan un bajo grado de endemismo, ya que las especies presentes en el País Vasco también ocurren en similares habitats de territorios contiguos, bien sea en el litoral atlántico Europeo, en los Pirineos, o en biotopos submediterráneos de la cuenca del Ebro.

Al formarse y erosionarse las montañas de los Pirineos y de la cadena Cantábrica se produjo una progresiva fragmentación de los habitats, y los organismos respondieron a ella diferenciándose localmente.

Bien sea por adaptación a condiciones ecológicas particulares o por aislamiento reproductivo, las poblaciones de una especie empiezan a experimentar cambios anatómicos y fisiológicos determinados por la selección natural. En muchos casos las especies quedaron aisladas en pequeños enclaves, progresivamente reducidos, y acabaron por extinguirse y desaparecer de parte de su área original. En otros casos lograron diferenciar nuevos organismos que soportaron las nuevas condiciones: así surgieron en esos enclaves nuevas especies y géneros con su identidad propia, procedentes o derivadas del stock faunístico ancestral.

En el caso de las cavernas, las cuales presentan biotopos con condiciones ambientales particularmente adversas y extremas, la colonización de ese mundo sin luz, escaso en recursos tróficos y de una elevada humedad, ha hecho de los cavernícolas auténticos especialistas y verdaderos extremófilos. Ellos derivan o proceden de linajes en muchos casos tropicales, de preferencias ecológicas higrófilas y oscurícolas, y en su evolución y adaptación al ambiente subterráneo se especieron y se dotaron de mecanismos anatómicos y fisiológicos que les permiten lidiar con esas condiciones adversas y de severo stress.

Entre los cavernícolas existen diversos grados de adaptación a los diferentes biotopos que presentan las cuevas. El mayor grado de modificación (o troglomorfismo) lo presentan los troglobios, seres que están adaptados y sólo pueden vivir en el ambiente profundo de las cuevas ("deep cave" environment), faltando en superficie. Este ambiente profundo está constituido por mesocavernas (conductos con diámetros inferiores a 20 cm) y por la zona profunda de aire en calma de macrocavernas (o galerías accesibles al ser humano, de diámetros mayores a 20 cm). A diferencia de las galerías amplias y ventiladas, en el ambiente profundo las condiciones ecológicas son extremas.

El ambiente profundo de las cuevas posee una alta humedad relativa, oscuridad total, elevada radioactividad natural, presencia de mezcla de gases, elevadas concentraciones de CO₂, bajo contenido de oxígeno, y además es una red tridimensional de vacíos, sujeta a inundaciones periódicas, donde el suministro de recursos tróficos es muy bajo e irregular.

Los troglobios se han adaptado a vivir en el ambiente profundo de las cuevas y para ello han desarrollado una serie de modificaciones anatómicas, fisiológicas, metabólicas y de estrategia de vida, que los convierten en especialistas de este habitat. Adicionalmente, hay cavernícolas menos modificados (las categorías de los troglófilos y troglóxenos), los cuales habitan en la zona más aireada de macrocavernas, en la zona de entrada y en ambientes hipógeos intermedios. Nosotros nos referiremos en lo que sigue a los cavernícolas estrictos o troglobios. Las especies de troglobios hasta ahora conocidos en Gipuzkoa comprenden 104 taxa, de muy diversos grupos zoológicos. Unida a esta alta biodiversidad de la fauna troglobia, destaca además su elevado endemismo, ya que el 81% de las especies troglobias (84 taxa) son endémicas del País Vasco, y 46% (48 taxa) son endemismos exclusivos de Gipuzkoa.

LA REPRESENTACION CAVERNICOLA TROGLOBIA DE GIPUZKOA.

La fauna troglobia de Gipuzkoa incluye 104 taxa de 34 familias distintas (Ver Tabla 1). 80 de ellos son troglobios terrestres y 24 troglobios acuáticos o stygobios. Salvo algunos raros no-artrópodos, como turbelarios tricládida (Planariidae), oligoquetos limícolas (Haplotaxidae), o moluscos gasterópodos (Ellobiidae), la inmensa mayoría de los troglobios son artrópodos, pertenecientes a las siguientes clases y órdenes: Arachnida (Pseudoscorpiones, Opiliones, Araneidos y Acaros), Crustacea (Copepoda, Syncarida, Isopoda y Amphipoda), Diplopoda, Chilopoda, Apterygota (Collembola y Diplura), y Pterygota (coleópteros Carabidae, Cholevidae y Pselaphidae). Cabe destacar que la mayor parte de la microfauna troglobia -a diferencia de otros países de Europa- es aún poco conocida y muchos grupos zoológicos permanecen sin estudiar. Por ello, lo conocido es sólo provisional y es muy probable que los estudios bioespeleológicos permitan durante el presente siglo duplicar el número de taxa troglobios conocidos y descritos.

Los no-artrópodos troglobios incluyen al turbelario *Crenobia anophthalma* (Tricladida: Planariidae), oligoquetos acuáticos *Haplotaxis navarrensis* (Limicolae: Haplotaxidae) y gasterópodos pulmonados *Zospeum bellesi* y *Zospeum suarezi* (Bassomatophora: Ellobiidae).

Los arácnidos comprenden pseudoscorpiones *Chthonius (Ephippiochthonius) distinguendus* (de la familia Chthoniidae) y numerosas especies de *Neobisium* del subgénero *Blothrus* (familia Neobisiidae): *Neobisium (Blothrus) breuili*, *N.cantabricus*, *N.hypogeus*, *N.navaricum*, *N.nonidezi*, *N.robustum*, *N.tenuipalpe*, *N.vasconicum*. Los opiliones incluyen a *Kratochviliola navarica* (del suborden Laniatores, familia Travuniidae), e *Ischyropsalis dispar*, *I.magdalanae*, e *I.espanoli* (del suborden Palpatores, familia Ischyropsalidae). También se incluyen 4 especies de araneidos: *Blaniargus cupidon* (de la familia Erigonidae), y *Centromerus microps*, *Troglohyphantes alluaudi*, y *Leptyphantes cavicola* (de la familia Linyphiidae). Los ácaros incluyen a la forma stygobia *Troglohalacarus dentipes* (Limnohalacaridae).

Los crustáceos se presentan en cinco órdenes distintos: Cyclopoida, Harpacticoida, Bathynellacea, Isopoda y Amphipoda. Los copépodos Cyclopoida incluyen a *Speocyclops sebastianus* y *S.spelaeus*, de la familia Cyclopidae. Los copépodos Harpacticoida incluyen siete especies de tres familias distintas: *Stygonitocrella dubia* y *Nitocrella vasconica* (de la familia Ameiridae), *Bryocamptus dentatus*, *B.pyrenaicus* y *B.zschokkei balcanicus* (de la familia Canthocamptidae), y *Parastenocaris cantabrica* y *P.stammeri* (de la familia Parastenocaridae). Los Bathynellacea incluyen a *Iberobathynella fagei* (familia Parabathynellidae). Los isópodos incluyen a Asellota stygobios de las familias Stenasellidae (*Stenasellus breuili*, *S.virei*), Asellidae (*Proasellus gipuzcoensis*, *P.navarrensis*), y Oniscoidea terrestres de la familia Trichoniscidae (*Trichoniscoides cavernicola*, *T.dubius*, *T.pseudomixtus*, *Escualdoniscus coiffati*). Los anfípodos incluyen 5 taxa, en las familias Niphargidae (*Niphargus ciliatus cismontanus*, *N.longicaudatus*) y Hadziidae (*Pseudoniphargus incantatus*, *P.unisexualis*, *P.vasconiensis*).

Los diplópodos troglobios comprenden a: *Trachysphaera ribauti* y *Spelaeoglomeris doderoi* (de la familia Glomeridae), *Cranogona espanoli* (Anthogonidae), *Guipuzcosoma comasi*, *Vandeleuma vasconicum*, *V.hispanica* (Vandeleumidae), *Mesoiulus cavernarum*, *M.henroti*, *M.stammeri* (Lulidae).

Todos los quilópodos están incluidos en el género *Lithobius* de la familia Lithobiidae, el cual comprende 10 taxa troglobios: *Lithobius reisseri*, *L.anophthalmus*, *L.san-valerii*, *L.navarricus*, *L.crypticola alavicus*, *L.romanus inopinatus*, *L.derouetae derouetae*, *L.d.sexusbispiniger*, *L.d.quadridens*, *L.piceus gracilitarsis*.

Los Apterygota contienen representantes troglobios en los órdenes Collembola y Diplura. Los colémbolos incluyen los siguientes taxa: *Onychiurus boneti*, *O.akelaris*, *O.aranzadii* (de la familia Onychiuridae), *Typhlogastrura mendizabali* (Hypogastruridae), *Tomocerus vasconicus*, *Pseudosinella antennata*, *P.pieltani*, *P.stygia*, *P.subinflata*, *P.suboculata*, *P.subterranea* (Entomobryidae), *Arrhopalites boneti*, *A.furcatus* (Sminthuridae). Los Diplura troglobios incluyen a *Podocampa simonini* y *Litocampa espanoli* (de la familia Campodeidae).

Los coleópteros troglobios comprenden 25 taxa de 3 familias distintas: Carabidae de las subfamilias Trechinae (*Trechus beusti*, *Hydraphaenops galani*) y Pterostichinae (*Troglorites breuili*, *T.b.mendizabali*, *Ceuthosphodrus vasconicus*, *C.peleus bolivari*); Bathysciinae (= Cholevidae: Leptodirinae) (*Speocharis noltei*, *Bathysciola schiodtei breuili*, *B.s.rugosa*, *Speonomus crotchi crotchi*, *S.c.aizquirrensis*, *S.c.mazarredoi*, *S.c.oberthuri*, *Euryspeonomus breuili*, *E.ciaurrizi ciaurrizi*, *E.c.igaratzai*, *Speocharidius breuili*, *S.bolivari*, *S.vivesi*, *Kobiella galani*, *Aranzadiella leizaolai*, *Jossettekia angelinae*, *Jossettekia mendizabali*); y Pselaphidae (*Prionobythus bolivari*, *Typhlobythus breuili*).

Adicionalmente, hay varias especies troglobias indescritas de dipluros Campodeidae, colémbolos Onychiuridae y Entomobryidae, pseudoescorpiones Neobisiidae, sincáridos Bathynellacea e isópodos Microparasellidae y Asellidae. De igual modo diversos grupos de microfauna (como Nemátodos, crustáceos Ostrácodos y Cladóceros, y ácaros acuáticos Hydrachnellae y Limnohalacaridae) sólo han sido someramente estudiados. Por lo que es de esperar que en los próximos años aumente su número. Los taxa troglobios conocidos y descritos son sólo una cifra provisional.

Tabla 1. Listado de taxa troglobios de Gipuzkoa. En la lista hemos separado los taxa troglobios en tres grupos: endemismos gipuzkoanos (EG), endemismos vascos no exclusivos de Gipuzkoa (EV) y especies de distribución más amplia, presentes en Gipuzkoa pero no-endémicas del País Vasco (NE). Destaca que de los 48 taxa EG, 34 presentan distribuciones restringidas a un único macizo, existiendo muchos casos de especies sólo conocidas de una o unas pocas cavidades del territorio.

01. Turbellaria Tricladida: Planariidae. <i>Crenobia anopthalma</i>		NE
02. Oligochaeta Limicolae: Haplotaxidae. <i>Haplotaxis navarrensis</i>	EV	
03. Gastropoda Bassomatophora: Ellobiidae. <i>Zospeum bellesi</i>		NE
<i>Zospeum suarezi</i>		NE
05. Pseudoscorpionida. Chthoniidae. <i>Chthonius distinguendus</i>	EG	
Neobisiidae. <i>Neobisium (Blothrus) breuili</i>	EG	
<i>N.cantabricus</i>	EG	
<i>N.hypogeus</i>	EG	
<i>N.navaricum</i>		NE
<i>N.nonidezi</i>	EG	
<i>N.robustum</i>	EG	
<i>N.tenuipalpe</i>	EG	
<i>N.vasconicum</i> .	EG	
14. Opiliones. Laniatores: Travuniidae. <i>Kratochviliola navarica</i>		EV
Palpatores: Ischyropsalidae. <i>Ischyropsalis dispar</i>		EV
<i>I.magdalenae</i>		EV
<i>I.espagnoli</i>		EV
18. Araneida. Erigonidae. <i>Blaniargus cupidon</i>		NE
Linyphiidae. <i>Centromerus microps</i>		NE
<i>Troglohyphantes alluaudi</i>		EV
<i>Leptyphantes cavicola</i>		EV
22. Acarina. Limnohalacaridae. <i>Troglohalacarus dentipes</i>	EG	
23. Copepoda Cyclopoida. Cyclopidae. <i>Speocyclops sebastianus</i>	EG	
<i>S.spelaeus</i>		EV
25. Copepoda Harpacticoida. Ameiridae. <i>Stygonitocrella dubia</i>	EG	
<i>Nitocrella vasconica</i>	EG	
Canthocamptidae. <i>Bryocamptus dentatus</i>		NE
<i>B.pyrenaicus</i>		NE
<i>B.zschokkei balcanicus</i>		NE
Parastenocaridae. <i>Parastenocaris cantabrica</i>		NE
<i>P.stammeri</i>		NE
32. Bathynellacea. Parabathynellidae. <i>Iberobathynella fagei</i>		NE
33. Isopoda. Asellota. Stenasellidae. <i>Stenasellus breuili</i>		EV
<i>S.virei</i>		NE
Asellidae. <i>Proasellus guipuzcoensis</i>	EG	
<i>P.navarrensis</i>	EG	
Oniscoidea. Trichoniscidae. <i>Trichoniscoides cavernicola</i>		EV
<i>T.dubius</i>	EG	
<i>T.pseudomixtus</i>		EV
<i>Escualdoniscus coiffati</i>		EV
41. Amphipoda. Niphargidae. <i>Niphargus ciliatus cismontanus</i>	EG	
<i>N.longicaudatus</i>		NE
Hadziidae. <i>Pseudoniphargus incantatus</i>		EV
<i>P.unisexualis</i>	EG	
<i>P.vasconiensis</i>	EG	
46. Diplopoda. Glomeridae. <i>Trachysphaera ribauti</i>	EG	
<i>Spelaeoglomeris doderoi</i>		NE
Anthogonidae. <i>Cranogona espagnoli</i>	EG	
Vandeleumidae. <i>Guipuzcosoma comasi</i>	EG	
<i>Vandeleuma vasconicum</i>		EV
<i>V.hispanica</i>		EV
Iulidae. <i>Mesoiulus cavernarum</i>	EG	

	<i>M.henroti</i>		EV	
	<i>M.stammeri</i>		EV	
55.	Chilopoda. Lithobiidae. <i>Lithobius reisseri</i>	EG		
	<i>L.anophthalmus</i>		EV	
	<i>L.san-valerii</i>	EG		
	<i>L.navarricus</i>		EV	
	<i>L.crypticola alavicus</i>		EV	
	<i>L.romanus inopinatus</i>	EG		
	<i>L.derouetae derouetae</i>			NE
	<i>L.d.sexusbispiniger</i>			NE
	<i>L.d.quadridens</i>			NE
	<i>L.piceus gracilitarsis.</i>		EV	
65.	Collembola. Onychiuridae. <i>Onychiurus boneti</i>		EV	
	<i>O.akelaris</i>		EV	
	<i>O.aranzadii</i>	EG		
	Hypogastruridae. <i>Typhlogastrura mendizabali</i>		EV	
	Entomobryidae. <i>Tomocerus vasconicus</i>	EG		
	<i>Pseudosinella antennata</i>		EV	
	<i>P.pieltani</i>		EV	
	<i>P.stygia</i>			NE
	<i>P.subinflata</i>		EV	
	<i>P.suboculata</i>			NE
	<i>P.subterranea</i>		EV	
	Sminthuridae. <i>Arrhopalites boneti</i>		EV	
	<i>A.furcatus</i>	EG		
78.	Diplura. Campodeidae. <i>Podocampa simonini</i>		EV	
	<i>Litocampa espanoli</i>		EV	
80.	Coleoptera. Carabidae. Trechinae. <i>Trechus beusti</i>	EG		
	<i>Hydraphaenops galani</i>	EG		
	Pterostichinae. <i>Trogloorites breuili</i>		EV	
	<i>T.b.mendizabali</i>	EG		
	<i>Ceuthosphodrus vasconicus</i>	EG		
	<i>C.peleus bolivari</i>	EG		
86.	Cholevidae: Leptodirinae. <i>Speocharis noltei</i>		EV	
	<i>Bathysciola schiodtei breuili</i>	EG		
	<i>B.s.rugosa</i>	EG		
	<i>Speonomus (Speonomidius) crotchi crotchi</i>		EV	
	<i>S.c.aizquirrensis</i>	EG		
	<i>S.c.mazarredoi</i>	EG		
	<i>S.c.oberthuri</i>	EG		
	<i>Euryspeonomus breuili</i>	EG		
	<i>E.ciaurrizi ciaurrizi</i>		EV	
	<i>E.c.igaratzai</i>	EG		
	<i>Speocharidius breuili</i>	EG		
	<i>S.bolivari</i>	EG		
	<i>S.vivesi</i>	EG		
	<i>Kobiella galani</i>	EG		
	<i>Aranzadiella leizaolai</i>	EG		
	<i>Jossettekia angelinae</i>	EG		
	<i>Jossettekia mendizabali</i>	EG		
103.	Pselaphidae. <i>Prionobythus bolivari</i>		EV	
104.	<i>Typhlobythus breuili</i>	EG		

Suma Total: 104 taxa troglobios (48 endémicos de Gipuzkoa EG + 36 EV = 84 endémicos del País Vasco).

Proporción endemismos: 84/104 = 81% EV. 48/104 = 46% EG.

BIODIVERSIDAD COMPARADA DE LA FAUNA TROGLOBIA DE GIPUZKOA.

El número de taxa troglobios de Gipuzkoa asciende a 104. Adicionalmente hay al menos 88 taxa troglófilos. ¿Qué representan estas cifras, de modo comparado, en relación a la biodiversidad global del planeta? ¿Qué representa la fauna troglobia -en general- en el espectro zoológico mundial? ¿Es alta la diversidad de la fauna troglobia vasca en relación a la de otros países? Aportaremos a continuación algunos datos cuantitativos para responder a estas preguntas.

Para el conjunto de África han sido reportadas y descritas hasta hoy un total de 470 especies troglobíticas (JUBERTHIE & DECU, 2001). Algunas de estas especies no son troglobios en sentido estricto, ya que se incluyen por ejemplo dípteros hematófagos, parásitos y guanobios, y algunos representantes de la fauna intersticial habitantes de musgos y del psammon litoral marino. Una discriminación más estricta permite evaluar una cifra cercana a 400 especies troglobias para África. A nivel de países individuales, la diversidad de troglobios es más baja en los países tropicales subsaharianos y más elevada en los nortaharianos que bordean el Mediterráneo. Algunos ejemplos podrían ser: Madagascar, con 28 taxa troglobios; Sudáfrica, con 25; y Argelia, con 33 troglobios.

Para Asia han sido citadas 1.180 especies troglobias. La mayor parte de ellas corresponden a la región Paleártica (China, Japón, Korea), con 610 especies (505 de ellas de los karsts y cuevas lávicas de Japón) (UENO, 1993). Las regiones tropicales del Sudeste asiático y la India aportan un total de 310 taxa (54 troglobios p.ej. en Malasia) (CHAPMAN, 1984, 1986). Los países del Próximo Oriente (Turquía, Irán, etc.) contribuyen con 220 especies adicionales (90 p.ej. de Turquía) (CASALE & GIACHINO, 1991; CASALE & VIGNA TAGLIANTI, 1999).

Oceanía incluye dos grandes conjuntos con un total conocido de 407 especies troglobias. La región de Australasia (Australia, Nueva Zelanda y Tasmania) aporta 280 troglobios (MOORE et al., 2001). El conjunto de Melanesia, Micronesia y Polinesia aporta 127 especies adicionales (41 de Papúa-Nueva Guinea, 35 de las islas Hawaii y 51 de las 1.250 islas restantes) (GEOFFROY, 2001; HOWARTH, 2001). Obviamente, como en muchos otros países de zonas tropicales, la investigación bioespeleológica está aún en una fase inicial.

Para USA y Canadá han sido descritas un total de 1.310 especies troglobias (PECK, 1997; ELLIOTT, 1998). De México, Guatemala y Belice son conocidas 317 especies troglobias (REDDELL, 1981). De Sudamérica son conocidas unas 220 especies, pero sólo 100 han sido debidamente descritas a nivel específico (GALAN, 1995, 1999, 2001); los países con una mayor representación de troglobios descritos a nivel específico son Venezuela y Brasil, con 32 y 40 especies, respectivamente (PINTO DA ROCHA, 1994; GNASPINI & TRAJANO, 1994; GALAN, 1995, 1996). Adicionalmente, hay algo más de un centenar de especies troglobias de Cuba, Bahamas y otras islas del Caribe, sobretudo de cuevas y biotopos anchihalinos (SILVA TABOADA, 1988; JUBERTHIE & ILIFFE, 1994). Para el conjunto de América el número conocido de taxa troglobios se aproxima a 2.000.

Europa incluye la mayor representación conocida de troglobios a nivel mundial, ya que en muchos de sus países las investigaciones bioespeleológicas se remontan a hace 150 años. En total en los países europeos la cifra de troglobios asciende -según diversas estimas conservadoras- a 4.000 especies. En los países del Norte de Europa la cantidad de troglobios es muy baja; en los del centro, moderada (p.ej. República Checa 50 troglobios; Slovakia, 40 troglobios; Alemania, 45 troglobios); y es considerablemente más alta en los países circunmediterráneos del Sur de Europa: países como Francia, Italia, la ex-Yugoeslavia o Rumania, cuentan cada uno de ellos con 200 á 400 especies troglobias descritas. La más alta diversidad se encuentra en algunos macizos y regiones de estos países, siendo comparativamente similar a la del País Vasco (aunque en nuestro caso el territorio es menos extenso y se ha contado con menos medios para la investigación).

En resumen podríamos decir que el número de troglobios a nivel mundial es hoy de 8.000 especies (2.000 de Asia, África y Oceanía, 2.000 de América, y 4.000 de Europa). Diversos investigadores han sugerido que la investigación durante el presente siglo, particularmente en países tropicales y regiones poco estudiadas, podrían duplicar a cuadruplicar estas cifras. CULVER & HOLSINGER (1992) han sugerido p.ej. que el número de troglobios sólo en USA (país que cuenta con 100 años de estudios) podría alcanzar la cifra de 6.000 especies en un futuro cercano (particularmente cuando se estudie con más detalle la microfauna).

De cumplirse estos pronósticos, incluso moderadamente, el número de troglobios en el mundo probablemente supere al número de especies de todas las clases de vertebrados (hoy los vertebrados suponen 34 mil especies, sobre una biodiversidad zoológica global de 1,2 millones de especies animales descritas -sin contar bacterias ni virus-). Adicionalmente, la diversidad de la fauna troglobia -a nivel de familias, órdenes y grupos taxonómicos superiores- es considerablemente elevada. Baste recordar que algunas clases de crustáceos recientemente descubiertas (p.ej. Spelaeogriphacea, Mictacea) sólo son conocidas por unas pocas formas fósiles y por otras igualmente escasas formas vivientes troglobias (BOWMAN et al., 1985; PIREZ, 1987; YAGER, 1981). Grupos enteros de Remipedia, Syncarida y Thermosbaenacea son exclusivamente troglobios. Y lo mismo podríamos decir de muchos otros grupos de invertebrados a nivel de órdenes y familias, sólo conocidos por unas pocas especies troglobias.

En cuanto a la biodiversidad de los troglobios por área geográfica, a nivel mundial, el promedio oscila actualmente en torno a 60 taxa troglobios por millón de km² (8.000 especies / 134,5 millones de km² -excluyendo la Antártida-). Pocos países (cerca de una docena) llegan a tener 100 especies troglobias descritas y su área es frecuentemente de cientos de miles a millones de km². Gipuzkoa, con sólo 2.000 km², alberga 104 taxa troglobios, es decir, la biodiversidad de su fauna troglobia es

aproximadamente 1.000 veces mayor que la del promedio mundial. Una diversidad de troglobios por área tan alta sólo la presentan -que nosotros sepamos- algunas regiones de los karsts yugoeslavos.

Un muy reciente trabajo a nivel mundial (CULVER et al., 2006) analiza 7 regiones del mundo de muy alta diversidad de troglobios, complementando esta información con las de otras 16 regiones ricas en troglobios. Las 7 regiones más diversas en troglobios terrestres poseen tamaños entre 2.000 y 6.300 km². Tres de ellas son consideradas "puntos calientes" por su muy alta diversidad (= diversity hotspots) y comprenden a: Slovenia (la región Slovena de las montañas Dináricas), de 5.600 km²; Ariège (los departamentos pirenaicos franceses de Ariège y Haute Garonne), de 3.000 km²; Alabama (los condados de Jackson, Madison y Marshall, en el Bajo Plateau de Alabama, USA), de 4.200 km². El número de especies troglobias en estas tres regiones es, respectivamente, de 122, 95 y 86. El resto de regiones de alta diversidad no alcanza 50 taxa troglobios por región. La única región con datos conocidos a nivel mundial que supera los 100 taxa troglobios/región es la citada de Slovenia, y su superficie es prácticamente 3 veces mayor que la de Gipuzkoa, la cual posee 80 taxa troglobios terrestres en algo menos de 2.000 km². Si efectuamos una comparación para áreas similares, en torno a 2.000 km², las cifras quedan así: 80 para Slovenia, 70 para Ariège, y descienden a 50 para Alabama. De modo inverso, si extendiéramos el área de Gipuzkoa a territorios próximos de la región vasca (Bizkaia, N de Alava y N de Navarra), hasta alcanzar 5.600 km², la cifra de troglobios terrestres supera a la de la región Slovena en una relación de 150/126. Es decir, la región de Gipuzkoa, en cuanto a su fauna cavernícola troglobia, puede considerarse uno de los más diversos hotspots del globo.

El estudio del CULVER et al. (2006) plantea también la existencia de una banda o cordillera de alta diversidad de troglobios a nivel mundial que se extiende en Europa desde la región vasca y zona cantábrica próxima, por la vertiente N de los Pirineos, SE de Francia, N de Italia y los Balcanes (países de la antigua Yugoslavia). Precisamente esta banda corresponde a las regiones Europeas que presentan mayor afinidad taxonómica con los grupos de troglobios del País Vasco (GALAN, 1993). Ello a la vez muestra que el territorio de Gipuzkoa resulta de gran interés para rastrear relaciones paleo y biogeográficas en los karsts europeos.

Por último, el citado estudio -el primero que analiza y compara la diversidad por regiones a nivel mundial- destaca la importancia de conservar estos puntos calientes, ya que ellos concentran los más altos valores de biodiversidad para la fauna cavernícola, y su representación y distribución se aleja considerablemente de las del resto de la fauna terrestre, por lo que son del más alto interés para la biodiversidad global del planeta.

Otro dato que puede ilustrar sobre la importancia comparada de la fauna troglobia de Gipuzkoa es que el número de especies de troglobios supera ampliamente al de diversas clases de vertebrados continentales del país. El número p.ej. de especies de mamíferos, anfibios, reptiles o peces continentales de Gipuzkoa es inferior a 100. Sólo la clase aves, entre los vertebrados, tiene una representación numérica mayor. Adicionalmente, entre los vertebrados de Gipuzkoa no hay especies endémicas, mientras que la inmensa mayoría de las especies troglobias son endémicas de Gipuzkoa (o de Gipuzkoa y territorios contiguos del País Vasco).

La fauna troglobia de Gipuzkoa reviste en consecuencia una gran importancia a nivel zoológico y su diversidad comparada puede calificarse -sin la menor duda- entre las más altas conocidas a nivel mundial y entre los 5 hotspots de troglobios más diversos del planeta.

AFINIDAD TAXONOMICA, RELICTUALIDAD Y ENDEMISMO DE LA FAUNA TROGLOBIA DE GIPUZKOA.

Del conjunto de troglobios acuáticos y terrestres (104 taxa) el 81% (84 taxa) son especies endémicas del País Vasco. Adicionalmente hay 12 especies de troglófilos que también son endémicas. Ello es debido a que la región vasca, en cuanto a su fauna cavernícola, es un área biogeográfica con características propias, con conjuntos taxonómicos exclusivos. Las mayores afinidades de la fauna troglobia guipuzkoana (a nivel de género) se produce con la región nor-pirenaica francesa, y (a nivel de familia o grupos taxonómicos superiores) se extiende por los macizos calcáreos del S de Francia, N de Italia, Yugoslavia y los Balcanes.

El endemismo a nivel de género es también un hecho destacado. Diez géneros y un subgénero de troglobios son endemismos vascos: isópodos *Escualdoniscus*, diplópodos *Vandeleuma*, coleópteros *Euryspeonomus*, *Jossettekia* y *Prionobythus*, y seis más que son endemismos exclusivos de Gipuzkoa: diplópodos *Guipuzcosoma*, coleópteros *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella*, *Typhlobythus*, y el subgénero *Speonomidius* de los *Speonomus*.

Hay que tener en cuenta además que nos referimos sólo a Gipuzkoa; en el conjunto del País Vasco el número de géneros y especies troglobias endémicas es considerablemente más elevado.

La mayoría de las especies troglobias tienen distribuciones muy restringidas, limitadas a la región vasca, y un alto porcentaje de ellas (48 especies) se restringen a Gipuzkoa (son endemismos exclusivos de Gipuzkoa). Son innumerables los casos de especies sólo conocidas (a nivel mundial) de una o unas pocas cuevas de esta región.

Es muy frecuente también que los grupos zoológicos a los cuales pertenecen los troglobios de Gipuzkoa, posean distribuciones -a nivel de género o familia- cuyo límite N coincide con el límite de máxima extensión hacia el S de las zonas glaciadas durante el Cuaternario en Europa; mientras el límite S coincide con los Pirineos franceses, sólo rebasados en el País Vasco y zonas muy próximas o similares. La fauna troglobia vasca tiene en consecuencia una clara afinidad Europea; mientras

que la fauna Ibérica posee especies en grupos distintos, de afinidades y distribuciones íbero-norteafricanas. Esta afinidad Europea de la fauna troglobia vasca, con conjuntos taxonómicos claramente diferenciados de los troglobios ibéricos, en parte se explica por la pertenencia de los karsts vascos a la placa tectónica Europea y por las distribuciones paleo-geográficas de tierras y mares durante la evolución geológica de la región y la karstificación de sus aislados afloramientos calcáreos.

En Ecología, un *centro endémico* es un área que tiene una biota local altamente distinta, con 5-10% de especies endémicas (LINCOLN et al., 1982). La fauna troglobia de Gipuzkoa incluye un 81% de especies endémicas (GALAN, 1993, 2002a). La región vasca ha constituido un centro de diversificación y diferenciación específica de fauna troglobia, es decir, un centro endémico con características propias. La mayoría de sus especies son relictos biogeográficos y/o filogenéticos. Aunque hay especies no-relictuales, en muchos casos se trata de auténticos "fósiles vivos", procedentes de linajes de invertebrados que poblaron Europa durante el Terciario, cuando existían en la región climas tropicales y subtropicales. Su valor como indicadores paleo y biogeográficos -en tales casos- es considerablemente elevado.

El término de especie relictiva 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 taxa 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 sólo a algunos grupos de crustáceos; la inmensa mayoría de los ejemplos queda comprendida en la primera acepción. Es decir, una parte considerable de los troglobios europeos 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 (GALAN, 1993).

Estos casos de relictos del Terciario incluyen en Gipuzkoa a los oligoquetos *Haplotaxis*, gasterópodos *Zospeum*, pseudoescorpiones *Neobisium* y *Chthonius*, ácaros Limnolacariidae, copépodos Cyclopoida y Harpacticoida, isópodos Trichoniscidae, anfípodos Niphargidae y Hadziidae, 4 familias de diplópodos, colémbolos Entomobryidae y Sminthuridae, coleópteros Pterostichinae, Leptodirinae y Pselaphidae.

Los linajes de algunos grupos, considerados de antiguo origen, pueden incluso remontarse a períodos geológicos anteriores, como ha sido propuesto para la línea Podocampoide (que incluye a los dipluros *Podocampa* y *Litocampa*), la cual parece diferenciarse a finales del Cretácico (SENDRA, 2003). El linaje de algunos isópodos de origen marino antiguo (como *Stenasellus* y *Proasellus*) puede remontarse al Jurásico-Cretácico (MAGNIEZ, 1978), al igual que el del aislado y primitivo género de isópodos terrestres *Escualdoniscus* (VANDEL, 1965). Los batineláceos *Iberobathynella* representan relictos extremadamente antiguos de una fauna de agua dulce del Carbonífero (NICHOLS, 1948; CHAPPUIS, 1956). Adicionalmente hay formas más recientes de relictos glaciales, de origen nivícola, datantes de alguno de los episodios fríos del Pleistoceno, como lo ejemplifican en Gipuzkoa los géneros de carábidos *Hydraphaenops* y *Trechus*.

Pueden considerarse no-relictuales todos aquellos grupos o linajes que comprenden a la vez formas troglófilas que están actualmente colonizando activamente el medio hipógeo y formas troglobias poco modificadas o poco troglomorfas, que se supone de origen reciente. Estos casos incluyen planarias *Crenobia*, opiliones *Kratochviliola* e *Ischyropsalis*, varias especies de: araneidos Erigonidae y Linyphiidae, quilópodos *Lithobius*, colémbolos Onychiuridae e Hypogastruridae, carábidos *Ceuthosphodrus*, y cholévidos *Bathysciola*. Las formas no-relictivas suman 27 taxa, versus 77 con diferentes grados de relictualidad.

Hacer una valoración relativa de la importancia que reviste la relictualidad en cada grupo taxonómico es una difícil tarea, ya que a menudo los datos existentes o bien resultan insuficientes o bien admiten diversas interpretaciones, particularmente en lo relativo a discernir la probable antigüedad de un linaje y la del momento en que éste diferencia las formas troglobias actualmente vivientes. No obstante, es de destacar que aproximadamente el 75% de las especies troglobias de Gipuzkoa son formas relictivas, en diverso grado, y en su gran mayoría datan de alguno de los períodos del Terciario. Los ejemplos de distribuciones disyuntas arrojan en este sentido importante información de interés biológico y paleogeográfico.

En resumen, globalmente puede decirse que la representación de troglobios de los karsts de Gipuzkoa posee todo un conjunto de peculiaridades que los hacen extremadamente interesantes, por la información taxonómica y biogeográfica que aportan. Sin exageración alguna puede afirmarse que la fauna troglobia de las cuevas de Gipuzkoa constituye la mayor contribución zoológica del País Vasco a la biodiversidad mundial.

DISCUSION Y CONCLUSIONES.

La biodiversidad es posible referirla al conjunto de la fauna troglobia. Ha sido señalado que ésta es mil veces mayor que la del promedio mundial. Los países que cuentan con más de 100 taxa troglobios son muy escasos y generalmente poseen una superficie de varios cientos de miles a millones de km². Gipuzkoa es uno de los hotspots más diversos del mundo. Puede

agregarse además que la diversidad taxonómica específica de algunos grupos de troglobios guipuzcoanos es considerable. Este es el caso p.ej. de los pseudoescorpiones *Neobisium* (9 especies descritas y al menos otras 2 en proceso de descripción), copépodos Harpacticoida (7 especies), quilópodos *Lithobius* (10 especies y subespecies), colémbolos *Pseudosinella* (6 especies), o coleópteros Leptodirinae (17 especies y subespecies). Algunos grupos de troglobios tienen su mayor diversidad taxonómica en la región vasca y desde un punto de vista biogeográfico la región vasca ha sido un centro de diferenciación de fauna troglobia, con características propias y con conjuntos taxonómicos exclusivos.

La relictualidad también es muy elevada, ya que 77 taxa son relictos y muchos de ellos pueden considerarse auténticos "fósiles vivientes". No obstante, tratar de discriminar el valor relativo de ésta relictualidad en las distintas especies requeriría mayor información filogenética, que de momento está faltando. Por otro lado, el que una especie o grupo tenga un origen más antiguo que otro, no necesariamente lo hace más interesante. En términos de biología evolutiva y de biología experimental, los troglobios más recientes y las especies troglófilas que están actualmente colonizando el medio hipógeo profundo, pueden ofrecer interesante información comparada sobre los procesos que ocurren durante la evolución troglobia, incluso aportando extraordinarios ejemplos de aspectos claves en evolución, tales como procesos alométricos y heterocrónicos asociados a mecanismos de desarrollo, cambios en morfología, cambios funcionales y mecanismos de formación de nuevas especies y taxa superiores (GALAN, 2002a).

El endemismo es probablemente el aspecto más relevante y claro de valorar. Sobre todo a efectos de conservación. Podemos hacer tres grupos con los troglobios guipuzcoanos: especies endémicas exclusivas de Gipuzkoa (EG), especies endémicas del País Vasco (EV), y especies No-endémicas presentes en el país (NE). En la Tabla 1 se presenta un detallado cuadro con las distintas categorías.

Su importancia en orden decreciente sería: EG, EV, NE. Algunas de las especies NE, como los gasterópodos *Zospeum*, copépodos *Parastenocaris*, isópodos *Stanasellus* o anfípodos *Niphargus*, revisten también un alto interés por poseer distribuciones disyuntas. Lo mismo puede afirmarse en el caso de géneros (hay ejemplos en las tres categorías) que poseen alguna especie en el país (sea ésta endémica o no) y otras en otros países. P.ej., un género troglobio que posee una especie en el país y otra u otras en países como Yugoslavia, N de Italia o S de Francia, es de importancia comparable al de una forma endémica exclusiva, ya que aporta información biogeográfica de interés.

En la categoría EG podría hacerse un subgrupo con las especies sólo conocidas de un único macizo o zona. Probablemente a éstas habría que asignarles la más alta prioridad de protección, por su rareza extrema.

A efectos de conservación debe asignarse un valor máximo no tanto a taxa individuales, sino a las zonas que concentran la más alta diversidad de troglobios y, dentro de ellas, a los sectores que constituyen un habitat crítico como reserva para la supervivencia de las especies endémicas.

Como se verá con más detalle (en otros trabajos de esta serie) al analizar los factores y grado de amenaza, las especies troglobias no existen solas sino que forman parte de biocenosis muy integradas, en las que unas especies dependen de otras, y también de la existencia de cierta extensión de biotopos utilizables. Los sectores de máxima prioridad de protección deben abarcar áreas (no necesariamente extensas) con sistemas de cavernas y biotopos adecuados, y debe haberse verificado que poseen biocenosis con una elevada biodiversidad de troglobios, incluyendo a las formas endémicas y a otras especies representativas del ecosistema, es decir, que desde un punto de vista trófico y ecológico, constituyan un conjunto de alto interés.

Desde un punto de vista práctico también posee mayor sentido y resulta más eficaz proteger unas áreas concretas del karst de las principales amenazas. La conservación de especies individuales, cuya distribución y biología no son del todo conocidas, plantea en cambio problemas insolubles y en el caso de troglobios, la aplicación de medidas de protección específicas puede resultar del todo ineficaz.

Las singulares características que poseen los troglobios de Gipuzkoa, su biodiversidad, relictualidad y acentuado endemismo, hacen de ellos un conjunto faunístico de la mayor importancia como parte del patrimonio biológico del país y por ello debe asignárseles una alta prioridad de protección. La extinción de las especies conocidas constituiría una pérdida irreparable, que aún estamos a tiempo de evitar. Como la mayoría de estas especies sólo son conocidas en el mundo de algunas cavernas y karsts de esta región, muy probablemente constituyen la mayor contribución del país a la biodiversidad zoológica mundial.

AGRADECIMIENTOS.

A todos los compañeros que han colaborado en distintas épocas en los trabajos de campo de prospección faunística en simas y cuevas de Gipuzkoa y particularmente en la última década a Unai Zabaleta, Rafael Zubiría, Beñat Ibañeta, Jon Lazkano, Eric Leroy, Sandrine Coissard, Marian Nieto, David Peña, Christian Besance, Luis Gimeno, Jose I. Del Cura, Cristina Ferreira, Koldo Sánchez, Jesús Tapia, Carlos Oyarzabal, Iñigo Herraiz, Francisco Etxebarria, e Imanol Goikoetxea.

BIBLIOGRAFIA.

- AIME, G. 1981. La protection du karst en France. 8th. Intern. Congr. Speleol., Georgia, Proc., 2: 580-581.
- BOWMAN, T.; S. GARNER; R. HESSLER; T. ILIFFE & H. SANDERS. 1985. Mictacea, a new order of Crustacea Peracarida. *Journal of Crustacean Biology*, 1: 74-78.
- CASALE, A. & P. GIACHINO. 1991. Due nuovi Carabidi della fauna sotterranea di Turchia. *Bol. Soc. Entomol. ital.*, 122(3): 211-220.
- CASALE, A. & A. VIGNA TAGLIANTI. 1999. Caraboids beetles (excl. Cicindelidae) of Anatolia, and their biogeographical significance (Coleoptera, Caraboidea). *Biogeographia*, 20: 277-406.
- CHAPMAN, Ph. 1984. The Invertebrate fauna of the caves of Gunung Mulu National Park. *Sarawak Mus. J.*, 30(51): 1-18.
- CHAPMAN, Ph. 1986. Non-relictual cavernicolous invertebrates in tropical Asian and Australasian Caves. *Comm. IX Intern. Congr. Espeleol.*, Barcelona, pp: 161-163.
- CHAPPUIS, P. 1956. Sur certains reliques marines dans les eaux souterraines. *Première Congr. Internat. Spéléol.*, Paris, 3: 47-54.
- CULVER, D. 1982. *Cave Life: Evolution and Ecology*. Harvard University Press, 189 pp.
- CULVER, D.; L. DEHARVENG; A. BEDOS; J. LEWIS; M. MADDEN; R. REDDELL; B. SKET; P. TRONTELJ & D. WHITE. 2006. The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. *Ecography*, 29: 120-128.
- CULVER, D. & J. HOLSINGER. 1992. How many species of troglobites are there? *NSS Bulletin*, 54: 79-80.
- ELLIOTT, W. 1994. Biodiversity and conservation of North American cave faunas: An overview. In: MIXON, B. (Ed). *Abstract 1994 NSS Convention Program*, p.48. National Speleological Society.
- ELLIOTT, W. 1998. Conservation of the North American Cave and Karst Biota. In: Elsevier Science's *Subterranean Biota (Ecosystem of the World series)*, electronic preprint, Texas Speleological Survey, 28 pp.
- ELLIOTT, W. 2005. Protecting caves and cave life. In: Culver, D. & W. WHITE (eds), *Enciclopedia of caves*. Elsevier/Academic Press, pp: 458-468.
- GALAN, C. 1978. El río subterráneo de Ondarre y la karstificación en la Sierra de Aralar. *Munibe, S.C.Aranzadi*, 30(4): 257-282.
- GALAN, C. 1988. Zonas kársticas de Gipúzcoa: Los grandes sistemas subterráneos. *Munibe, S.C.Aranzadi*, 40: 73-89.
- GALAN, C. 1993. Fauna Hipógea de Gipúzcoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Ciencias Naturales)*, S.C.Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163.
- GALAN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol. SVE*, 29: 20-38.
- GALAN, C. 1996. Notas sobre la fauna cavernícola del norte de Bahía, Brasil. *Bol. SVE*, 30: 14-19.
- GALAN, C. 1999. Comparación entre la Fauna Cavernícola de regiones Templadas y Tropicales (con especial énfasis en la fauna de Navarra y fauna Neotropical): Un nuevo modelo sobre la Ecología y Evolución de los animales cavernícolas. Gobierno de Navarra, Dpto. Obras Públicas, Pamplona, Inf. Ind., 25 pp.
- GALAN, C. 2001. Nueva especie cavernícola de Thysanura Nicoletiidae de la Toca da Boa Vista (Estado de Bahía, Brasil). *Bol. SVE*, 35: 13-19.
- GALAN, C. 2002a. Biodiversidad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco. *Publ. Gobierno Vasco, Departamento de Ordenación del Territorio y Medio Ambiente, Viceconsejería de Ordenación del Territorio y Biodiversidad*: 56 pp + 17 fig + 20 láminas color. *Página web aranzadi-sciences.org*, Archivo PDF: 64 pp.
- GALAN, C. 2002b. Biodiversidad, cavernas amenazadas y especies troglobias en peligro. *Aranzadiana* 123: 147-152.
- GALAN, C. 2003. Ecología de la cueva de Guardetxe y del MSS circundante: un estudio comparado de ecosistemas subterráneos en materiales del Cretácico tardío del Arco Plegado Vasco. *Página web aranzadi-sciences.org*, Archivo PDF: 20 pp.
- GALAN, C. 2005. Biología subterránea, dinamismo y protección de la fauna amenazada de la cueva de Aizkoate (Ernio Sur, Gipuzkoa). *Pág. web aranzadi-sciences.org*, Archivo PDF: 20 pp.
- GALAN, C. & F. ETXEBERRIA. 1994. Karsts y cavernas de Gipuzkoa. *Colección Bertan, Dpto. de Cultura, D.F.Gipuzkoa*, 6: 102 pp. + 160 Ilustr.color.
- GALAN, C. & F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente, especiación y evolución (Cave fauna: environment, speciation and evolution). *Bol.SVE*, 32: 13-43.
- GEOFFROY, J. 2001. Papuasie - Nouvelle Guinee. In: JUBERTHIE & DECU. *Encyclopaedia Biospeologica*, Tome III, Soc. internat. Biospéologie, Moulis & Bucarest, 2133-2146.
- GNASPINI, P. & E. TRAJANO. 1994. Brazilian caves invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. *Revista bras. Entomol.*, 38(3-4): 549-584.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F. 2001. Hawaii (USA). In: JUBERTHIE & DECU. *Encyclopaedia Biospeologica*, Tome III, Soc. internat. Biospéologie, Moulis & Bucarest, 2175-2181.
- JUBERTHIE, C. & V. DECU. 2001. Afrique: Generalites. In: JUBERTHIE & DECU. *Encyclopaedia Biospeologica*, Tome III, Soc. internat. Biospéologie, Moulis & Bucarest, pp: 1461-1462.

- JUBERTHIE, C. & T. ILIFFE. 1994. Bahama Islands. In: JUBERTHIE & DECU. Encyclopaedia Biospeologica, Tome I, Soc. internat. Biospéologie, Moulis & Bucarest, 449-458.
- KOVACS, H. 1989. Paradoxical consequences of the impact between man and cave. 10 th. Intern. Congr. Speleol., Budapest, Commun., 2: 606-607.
- LINCOLN, R.; G. BOXSHALL & P. CLARK. 1982. A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics. Cambridge Univ. Press., 298 p.
- MAGNIEZ, G. 1978. Les Stenasellides de France (Crustacés Isopodes Asellotes souterrains): faune ancienne et peuplement récents. Bull. Soc. Zool. France, 103(3): 255-262.
- MOORE, B.; W. HUMPHREYS; V. DECU & C. JUBERTHIE. 2001. Australia. In: JUBERTHIE & DECU. Encyclopaedia Biospeologica, Tome III, Soc. internat. Biospéologie, Moulis & Bucarest, 2055-2058.
- NICHOLS, A. 1948. Syncarida in relation to the interstitial habitat. Nature, London, 158.
- PECK, S. 1997. Origin and diversity of the North American cave fauna. In: SASOWSKY et al., Editor. Conservation and Protection of the Biota of Karst. Symp. Nashville, Tennessee, pp: 60-66. Karst Waters Institute, Spec. Publ. 3. 118 p.
- PINTO DA ROCHA, R. 1995. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). Papéis Avulsos de Zoologia, Mus. Zool. Univ. Sao Paulo, 39(6): 61-173.
- PIRES, A. 1987. Potiicoara brasiliensis: a new genus and species of Spelaeogriphacea (Crustacea: Peracarida) from Brazil with a phylogenetic analysis of the Peracarida*. (* Publication Nº 616 pf the Instituto Oceanográfico, Universidade de Sao Paulo). Journal of Natural History, 21: 223-238.
- POULSON, T. 1976. Management of biological resources in caves. In: Proc. Nat. Cave Management Symposium, Albuquerque, New Mexico. pp: 46-52.
- REDDELL, J. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. Texas Memorial Museum Bulletin, 27: 1-327.
- SENDRA, A. 2003. Distribución y colonización de los Campodeidos cavernícolas en la Península Ibérica e Islas Baleares. Bol. SEDECK, 4: 12-20.
- SHAFFER, M. 1981. Minimum populations sizes for species conservation. Bioscience, 31(2): 131-134.
- SILVA TABOADA, G. 1988. Sinopsis de la espeleofauna cubana. Edit. Científico-Técnica, La Habana, 144 pp.
- TERCAFS, R. 1988. Optimal management of karst sites with cave fauna protection. Environment.Conservation, 15: 149-166.
- UENO, S.I. 1993. A bibliography of the biospeology of Japan 1916-1992. Ann. speleol. Res. Inst. Japan, Iwaizumi, suppl. 11: 1-179.
- VANDEL, A. 1965. Biospeology: The Biology of Cavernicolous Animals. Pergamon Press, Oxford, 524 p.
- YAGER, J. 1981. Remipedia: a new clas of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. Journ. Crustac. Biol., 1(3): 328-333.