

NOTAS SOBRE LA FAUNA CAVERNÍCOLA DE LA CUEVA DE ZAZPI ITURRI (SURGENCIA DEL KARST DE PAGOETA).

Notes about the cavernicolous fauna of the Zazpi iturri cave (upwelling of the Pagoeta karst).



Carlos GALÁN; Marian NIETO; Juliane FORSTNER & José M. RIVAS.
Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.
Octubre 2019.

NOTAS SOBRE LA FAUNA CAVERNÍCOLA DE LA CUEVA DE ZAZPI ITURRI (SURGENCIA DEL KARST DE PAGOETA).

Notes about the cavernicolous fauna of the Zazpi iturri cave (upwelling of the Pagoeta karst).

Carlos GALÁN; Marian NIETO; Juliane FORSTNER & José M. RIVAS.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Alto de Zorroaga. E-20014 San Sebastián - Spain.

E-mail: cegalham@yahoo.es

Octubre 2019.

RESUMEN

La cueva de Zazpi iturri, situada cerca de la localidad de Aia de Orio (Gipuzkoa), es la surgencia principal del karst de Pagoeta. Posee un nivel fósil y un río subterráneo de 770 m de desarrollo, excavado en calizas de edad Jurásico. Una investigación detallada y muestreos con empleo de cebos atrayentes, revelaron un interesante ecosistema subterráneo, con diversas especies troglobias, que incluye formas acuáticas de planarias *Crenobia* y anfípodos *Niphargus*, y formas terrestres entre las que destaca una gran abundancia numérica de coleópteros Leiodidae y dipluros Campodeidae. El trabajo describe la cavidad y su ecosistema hipógeo.

Palabras clave: Biología subterránea, Fauna cavernícola, Hidrogeología, Karst, Tricladida, Amphipoda, Diplura, Coleoptera.

ABSTRACT

The cave of Zazpi iturri, located near the town of Aia de Orio (Gipuzkoa), is the main upwelling of the Pagoeta karst. It has a fossil level and an underground river of 770 m of development, excavated in limestones of Jurassic age. A detailed research and sampling using attractive baits showed an interesting underground ecosystem, with various troglobites species, including aquatic forms of planarian *Crenobia* and amphipods *Niphargus*, and land forms among which a large numerical abundance of Coleoptera Leiodidae and Diplura Campodeidae. The work describes the cavity and its cave ecosystem.

Keywords: Subterranean biology, Cave fauna, Hydrogeology, Karst, Tricladida, Amphipoda, Diplura, Beetles.

INTRODUCCION

Con el objeto de estudiar de modo comparado la diversidad que presentan los ecosistemas hipógeos en distintos macizos y sectores del karst de Gipuzkoa (País Vasco), hemos realizado trabajos de prospección biológica en cuevas, en distintas litologías y en zonas poco examinadas o que contaban con escasos datos biológicos, alternando ello con la exploración de nuevas cavidades.

Últimamente ha llamado nuestra atención la variable composición en especies troglobias de los ecosistemas en cavidades próximas, incluso en un mismo macizo o sector del karst. Unos grupos zoológicos pueden tener mayor peso relativo o estar mejor representados que otros. La diversidad de situaciones a veces sorprende y se hace discernible cuando se efectúan muestreos detallados, con empleo de cebos. No sólo se descubre una variabilidad temporal en la presencia de las distintas especies, sino que ella también afecta a la distribución espacial de las distintas poblaciones, con variaciones entre unas cuevas y otras.

El caso que estudiamos llamó nuestra atención por la escasez de fauna acuática y por poseer entre los troglobios una gran abundancia numérica de coleópteros Leiodidae y dipluros Campodeidae, que no se encuentra en otras cuevas cercanas, faltando representantes troglobios de otros grupos zoológicos comunes en la región. En cambio, la fauna troglóxena y troglófila, también muy abundante, comparte la mayoría de sus especies con las de karst vecinos.

El macizo kárstico de Pagoeta (de 714 m de altitud) está constituido por un conjunto de islotes calcáreos, independientes unos de otros. El macizo está limitado al Sur por el arroyo de Granada erreka, y al Norte por el borde cabalgante Cestona-Aia. En la parte alta y NW del macizo existen diversos afloramientos de calizas arrecifales y pararrecifales del complejo Urgoniano (de edad Aptiense - Albiense, Cretácico temprano). Mientras que sobre los flancos N y E del monte se extienden afloramientos de calizas de edad Jurásico (Lías, Dogger y Malm), separados de los primeros por terrenos impermeables. En las distintas unidades litológicas han sido exploradas 20 cavidades, siendo la mayor de ellas la surgencia de Zazpi iturri, de 770 m de desarrollo (Galán, 1988, 1993), la cual drena los afloramientos Jurásicos. La cueva de Zazpi iturri es el objeto de nuestro estudio faunístico y constituye el drenaje principal del acuífero Jurásico. Su caudal medio oscila entre 20 y 40 l/s, aunque está sujeto a variaciones de caudal importantes.

MATERIAL Y METODOS

Se realizaron observaciones directas y se colectaron ejemplares de fauna mediante el empleo de cebos atrayentes, filtrados con mallas de plankton y trampas acuáticas cebadas de recogida durante el mismo día. Los materiales colectados fueron preservados en alcohol etílico 70% y fueron estudiados en laboratorio bajo microscopio binocular Nikon. Se tomaron fotografías con una cámara Panasonic, a fin de ilustrar los principales rasgos de la cavidad y su fauna. Los trabajos fueron realizados a lo largo de varias salidas entre agosto y septiembre de 2019.

RESULTADOS

El monte Pagoeta posee un complejo conjunto de afloramientos calizos, de distintas litologías. Las calizas y dolomías jurásicas ocupan los flancos N y E del monte y definen bandas aproximadamente paralelas a la traza del frente de cabalgamiento, ocupando una superficie aproximada de 4 km², con un caudal medio circulante en el karst de 112 l/s (Galán, 1988, 1993).

La permeabilidad de las calizas y dolomías jurásicas está favorecida por procesos de karstificación que se han desarrollado con intensidad en algunos puntos, sobre todo en los cercanos al frente de cabalgamiento donde los materiales se encuentran bastante tectonizados. Las características geológicas del acuífero jurásico producen una compartimentación importante del mismo, con formación de sectores con poca superficie de recarga, individualizados hidráulicamente. Se trata mayoritariamente de acuíferos kársticos sensu stricto, en funcionamiento libre, y asociándose los principales puntos de descarga al frente del cabalgamiento. Localmente, los materiales jurásicos de baja permeabilidad (margas y lutitas) pueden provocar el confinamiento en algunos sectores (EVE, 1996). Las variaciones de caudal que presentan los manantiales asociados a estos materiales reflejan un grado de karstificación funcional importante, traducido en un rápido acceso del agua infiltrada a la surgencia.

La cueva-surgencia de Zazpi iturri drena una unidad hidrogeológica aislada, que ocupa la parte baja del flanco NE de Pagoeta más próximo a la localidad de Aia. Litológicamente la unidad está compuesta por calizas dolomíticas con pasadas de carniolas (Lías calizo-dolomítico, en su base), calizas margosas y calizas bioclásticas (Lías margoso), intercaladas con calizas micríticas grises (Lías - Dogger - Malm), a las que suprayacen calizas grises estratificadas ("calizas de Sérpulas", del Malm - Neocomiense) (EVE, 1991, 1996). La cavidad se desarrolla sobre los niveles inferiores, pero captura el drenaje del conjunto. La superficie de afloramiento ocupa un área de 1,5 km² y Zazpi iturri constituye su drenaje principal, abriéndose la boca de la cueva en una zona de falla, en el contacto entre las calizas y dolomías jurásicas con el frente cabalgante, constituido este por margas arenosas, esquistos y lutitas del flysch del Cretácico tardío. Asociados a las salidas de agua de la surgencia se encuentran depósitos de tobas y travertinos. La boca de la cavidad es en realidad un trop plein, que sólo emite agua durante las grandes crecidas, mientras que en aguas bajas el río subterráneo emerge a través de varias fisuras en sus inmediaciones, a una cota 2 m más baja. El manantial es captado (varias tomas con mangueras) para el abastecimiento de aguas a Aia y Zarautz.

La boca de la cavidad se localiza en un entrante topográfico, en coordenadas ETRS89 UTM 30N de: E 568.415; N 4.787.545; altitud 375 m snm. La cavidad está incluida en el Catálogo Espeleológico de Gipuzkoa con el nº 280. Con las últimas exploraciones efectuadas, que agregan varios laterales, la cavidad alcanza un desnivel de +10 m y un desarrollo espacial de 770 m.

DESCRIPCIÓN DE LA CUEVA SURGENCIA DE ZAZPI ITURRI

La boca de la cavidad se sitúa en la cabecera de un barranco o entrante topográfico pronunciado. La boca (de 2 m de alto x 1,5 m de ancho) da paso de inmediato a una ampliación que posee una depresión lateral con una poza de agua profunda (último tramo visible del colector subterráneo antes de emerger). En aguas altas se forma un lago en esta ampliación. Tras cruzar por la orilla sigue una pequeña galería ascendente y luego subhorizontal, con dos pasos estrechos en su recorrido, que va a dar a una subida en fuerte pendiente por donde se accede a una amplia galería fósil.

En realidad la cueva presenta un perfil longitudinal sensiblemente horizontal, pero en los 300 m más próximos a la boca de acceso el cauce subterráneo pasa a circular sobre pequeños conductos, que discurren a escasos metros bajo la galería fósil. A lo largo de esta se puede apreciar en distintos puntos la circulación inferior del agua: en un pequeño meandro entallado y en varias pozas aisladas con prolongaciones sifonantes. Durante eventos de aguas altas el agua circula también, parcialmente, por buena parte de la galería fósil, como lo evidencian los rellenos de gravas, arcillas y charcas temporales.

Tras la galería de acceso, la galería fósil superior tiene un corto desarrollo hacia el NW, finalizando en un derrumbe que obstruye el paso hacia superficie (en lo que debía haber sido una antigua boca, hoy colapsada). El trazado general de la cavidad (galería fósil y galería del río) sigue azimuts hacia el ESE y SE (en sentido remontante) y es bastante rectilíneo, con algunos tramos sinuosos.

La galería fósil es amplia (8-10 m de diámetro), con leves ascensos y descensos debidos a acumulaciones de bloques y recubrimientos de espeleotemas, con predominio de coladas, zonas con gours y zonas con suelo de roca-caja (caliza dolomítica).

Sobre ellos hay también rellenos sedimentarios de arcilla y, al aproximarse a la galería del río, huellas de un antiguo cauce (ahora de régimen temporal) con gravas, arenas y cantos rodados. La galería fósil presenta varios laterales fósiles elevados unos metros sobre la galería principal y decorados con espeleotemas.

Esta amplia galería desemboca y prosigue (tras un descenso de 3 m) en la galería del río. El agua se sume en su base en un pequeño conducto lateral. La galería del río se prolonga subhorizontal 400 m más. En general es también una galería amplia y alta, con sección en triángulo invertido, enormes depósitos de arcillas sobre las paredes y gravas en el cauce. A lo largo del río no se observan restos vegetales (de madera u hojarasca, comunes en muchas otras cuevas) sino depósitos de arcilla fina y algunas muy escasas espeleotemas en las partes altas y en la bóveda, lo que sugiere que las aguas subterráneas proceden de la infiltración dispersa sobre las calizas, sin presencia de sumideros de importancia (ya que toda la cuenca es boscosa).

A unos 50 m de su inicio el río presenta una bifurcación, con parte del caudal procedente del lado Sur, donde hay un lateral laberíntico finalizado en obstrucción por derrumbe. La rama principal del río sigue aguas arriba hacia el SE y alterna pequeños tramos sifonantes con pasos superiores en bypass que permiten superar en escalada los tramos sumergidos. A unos 500 m de la entrada la galería del río presenta también tramos con barreras de gours poco profundos con rellenos de guijarros, que recorre el río en aguas altas, mientras que en aguas bajas sigue pequeñas grietas inferiores (lo que indica también la evolución de sucesivos niveles de excavación, con entallamiento del cauce). A los 600 m se alcanza un tramo con pozas de agua profundas excavadas como marmitas sucesivas en la roca-caja. Tras un tramo de techo bajo se accede a una ampliación donde el agua ingresa por varios puntos. La rama principal asciende ligeramente y se torna de techo bajo, con suelos estalagmíticos, amplios gours de poco fondo y numerosas espeleotemas. Tras una salita más amplia (con un corto lateral Sur) la galería se vuelve un arrastradero exiguo (30 cm de alto x 50 cm de ancho promedio), con circulación temporal de agua, que, tras 40 m de recorrido sinuoso alcanza una bifurcación. Ambas ramas siguen más estrechas y apenas es posible avanzar 10 m en cada una de ellas, tornándose impracticables por su estrechez (Ver imágenes de la cavidad y algunos ejemplos de su fauna en Figuras 01 a 30).

BIOLOGÍA SUBTERRÁNEA

El ambiente en la cavidad es muy húmedo, con temperatura ambiente de 11°C y temperatura del agua de 10°C (en época de verano). La atmósfera subterránea es muy húmeda, saturada o próxima a la saturación (humedad relativa del 100%).

En la zona de entrada en penumbra y primera parte de la zona oscura son muy abundantes representantes troglógenos y algunos troglófilos de la asociación parietal (Galán, 1993) (Ver listado de especies en la Tabla 1), destacando una gran abundancia de dípteros y lepidópteros, así como una nutrida representación de araneidos y opiliones, y en menor proporción de caracoles y tricópteros. Los moluscos están representados por dos especies de caracoles terrestres: *Elona quimperiana* (Férussac) (Elonidae), y *Oxychilus arcasianus* (Servain) (= *O. allarius* (Miller) (Zonitidae). Son especies de hábitos fitófagos detritívoros, pero los *Oxychilus* son en parte carnívoros y predan sobre otros invertebrados de la asociación parietal (especialmente lepidópteros y dípteros) y penetran más profundamente en zona oscura, donde pueden completar todo su ciclo vital, siendo considerados troglófilos.

Los araneidos en la zona de entrada están representados por al menos tres especies troglófilas: *Teegenaria inermis* Simon (Agelenidae), *Nesticus cellulanus* Clerck (Nesticidae) y *Metellina merianae* (Scopoli) (Tetragnathidae). En el ambiente profundo encontramos en bajo número una especie troglófila adicional, *Troglohyphantes furcifer* Simon (Linyphiidae). Todas ellas son activos depredadores. Igualmente abundantes en la zona de entrada son los grandes opiliones *Gyas titanus* Simon (Sclerosomatidae) e *Ischyropsalis nodifera* Simon (Ischyropsalididae), que penetra más profundamente y se extiende por toda la galería fósil. Ambos son formas troglófilas, de hábitos omnívoros.

También está presente el isópodo terrestre *Oniscus asellus* Linné (Oniscidae), común en casi todas las cavidades del macizo. Y un quilópodo troglófilo, *Lithobius romanus inopinatus* Matic (Lithobiidae), activo depredador en la zona de entrada, presente en bajo número. Esta especie es sustituida en la zona profunda de la cavidad por otra especie troglófila del mismo género.

Los dípteros incluyen tres especies. *Messala saundersi* Curtis (Mycetophilidae), *Limnobia nubeculosa* (Meigen) (Limnobiidae), ambas troglógenas; y una sub-troglófila (*Rhymosia fenestralis* Meigen) (Mycetophilidae), ya que puede completar su ciclo de vida en la cavidad, donde sus larvas, de hábitos alimentarios carnívoros depredadores, construyen hilos de seda para la captura de ácaros y otros micro-artrópodos, pudiendo también alimentarse de la microfauna hygropétrica. Las tres especies son abundantes, especialmente *Limnobia nubeculosa*, que puede formar concentraciones de más de 100 individuos en pequeños sectores en zona oscura, hasta a 200 m de distancia a la boca.

Los tricópteros están representados por *Micropterna nycterobia* McLachlan (Limnephilidae), cuyos adultos acuden a la cueva para reproducirse, encontrándose numerosas parejas en cópula sobre las paredes de la galería de entrada y primera parte de la galería fósil. Tras la fecundación de las hembras, abandonan la cavidad y se dirigen a los ríos para la puesta, siendo sus larvas de vida acuática.

En la cavidad habitan dos especies troglógenas de lepidópteros comunes en cuevas: *Triphosa dubitata* (Linnaeus) (Geometridae) y *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus) (Noctuidae). La primera de ellas es muy abundante, con concentraciones de más de 25 individuos por m² en algunos sectores en zona oscura.



Figura 01. Galería de acceso en la zona de entrada y grandes ejemplares de opiliones *Gyas titanus* (Sclerosomatidae).



Figura 02. Prospecciones biológicas y muestreos directos en el inicio de la galería fósil (= hidrológicamente inactiva).



Figura 03. Ejemplares de caracoles *Oxychilus* y *Elona* en la galería de entrada, junto a lepidópteros y dípteros.



Figura 04. Ejemplares de opiliones *Ischyropsalis* (arriba) y *Gyas titanus* (debajo) junto a lepidópteros *Triphosa*.



Figura 05. Isópodos troglógenos *Oniscus asellus* (arriba) y ejemplares de dos especies de lepidópteros (*Scoliopteryx libatrix* y *Triphosa dubitata*), junto a dípteros (debajo).



Figura 06. Sector inicial de la galería fósil, con ejemplares de tricópteros Limnephilidae en cópula.



Figura 07. Grandes concentraciones de dípteros y lepidópteros en zona oscura en el sector inicial de la cavidad.



Figura 08. Pasos estrechos en la galería de acceso y tramo en rampa para subir a la galería fósil.



Figura 09. La amplia galería fósil, con coladas estalagmíticas y pequeños laterales.



Figura 10. Diversos aspectos de la morfología de la amplia galería fósil de la cueva-surgencia de Zazpi iturri.

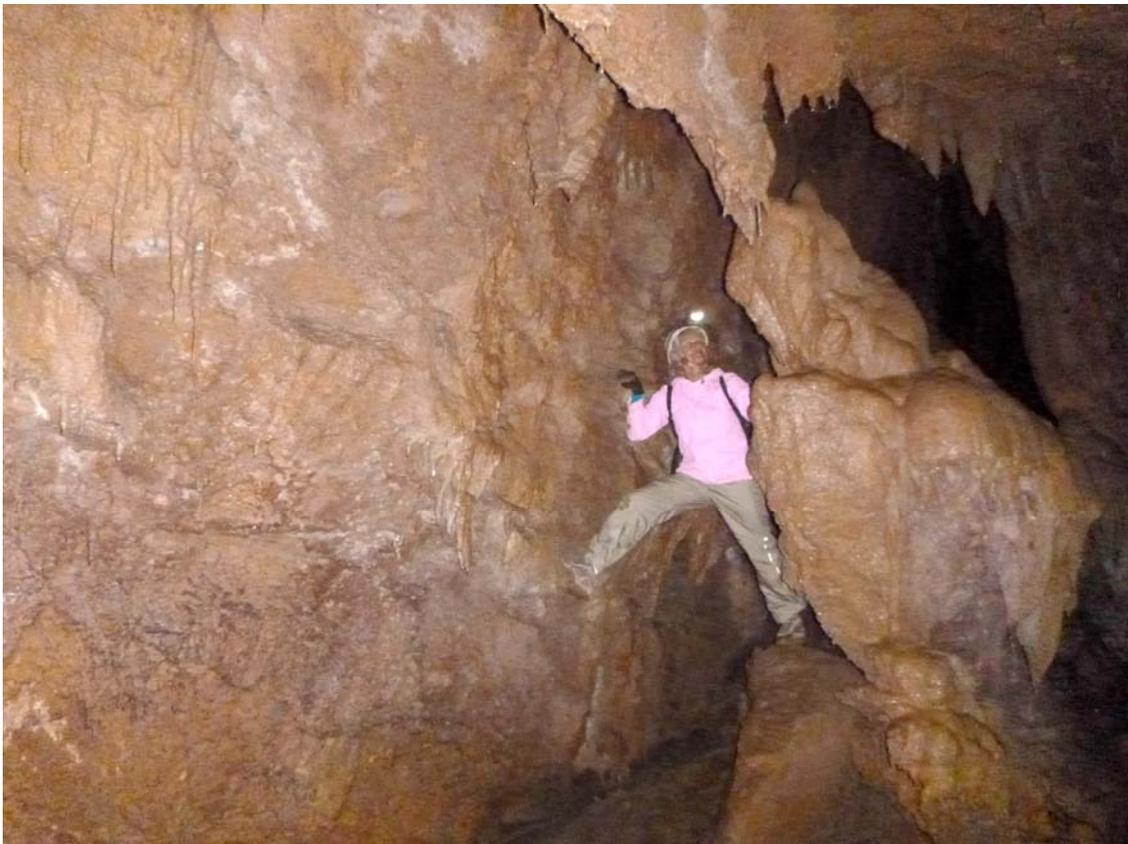


Figura 11. Galería principal fósil, con diversidad de espeleotemas y altas bóvedas.



Figura 12. Lateral elevado de la galería fósil, con un ejemplar de quiróptero Vespertilionidae en vuelo.



Figura 13. Ejemplar de quiróptero *Rhinolophus hipposideros* sobre una pared de la galería fósil en época invernal.



Figura 14. Prospeccionando en zonas de coladas estalagmíticas con gours.



Figura 15. Revisando cebos y colectando fauna troglobia, con una abundante representación de coleópteros *Speocharidius breuili* (Cholevinae: Leptodirini) en torno a los mismos.

La mayoría de las formas troglógenas citadas de dípteros, tricópteros y lepidópteros acuden a la cueva para pasar un período de descanso estacional, aunque algunos de los dípteros son de hábitos alimentarios fungívoros. En los cebos de queso hallamos también larvas de otras especies no-identificadas de dípteros, probablemente de la familia Phoridae.

Es también de destacar la ocurrencia en zona oscura (hasta a 100-200 m de la boca) de plasmodios amarillos de amebas gigantes Mycetozoa (protozoos Amoebozoa) y diversos tapices bacteriales. Así como de algas verdes y criptógamas en la zona de entrada en penumbra.

Tabla 1. Lista de las 30 especies cavernícolas halladas con indicación de su categoría ecológica (9 son troglógenas, 11 troglófilas y 10 troglóbias). En azul, las formas acuáticas. Las formas troglóbias son destacadas en rojo y 3 stygobios (= troglóbias acuáticas) en azul más oscuro. La fauna acuática comprende 4 especies de crustáceos y una especie de hirudíneos (= planarias).

	Grupo	Familia	Especie	Cat. ecológica
01	Turbellaria Tricladida	Planariidae	<i>Crenobia anophthalma</i> (Mrazek)	Stygobio
02	Mollusca Gastropoda	Elonidae	<i>Elona quimperiana</i> (Férussac)	Troglógeno
03	Mollusca Gastropoda	Zonitidae	<i>Oxychilus arcasianus</i> (Servain)	Troglófilo
04	Arachnida Pseudoscorpiones	Neobisiidae	<i>Neobisium (Blothrus) vasconicum</i> Nonidez	Troglobio
05	Arachnida Opiliones	Ischyropsalididae	<i>Ischyropsalis nodifera</i> Simon	Troglófilo
06	Arachnida Opiliones	Sclerosomatidae	<i>Gyas titanus</i> Simon	Troglófilo
07	Arachnida Araneida	Agelenidae	<i>Tegenaria inermis</i> Simon	Troglófilo
08	Arachnida Araneida	Tetragnathidae	<i>Metellina merianae</i> (Scopoli)	Troglófilo
09	Arachnida Araneida	Nesticidae	<i>Nesticus cellulanus</i> Clerck	Troglófilo
10	Arachnida Araneida	Linyphiidae	<i>Troglohyphantes furcifer</i> Simon.	Troglófilo
11	Crustacea Copepoda Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Ficher)	Stygófilo
12	Crustacea Copepoda Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Acanthocyclops bisetosus</i> Rehberg	Stygófilo
13	Crustacea Copepoda Harpacticoida	Canthocamptidae	<i>Bryocamptus zschokkei balcanicus</i> (Schmeil)	Stygobio
14	Crustacea Isopoda	Oniscidae	<i>Oniscus asellus</i> Linné	Troglógeno
15	Crustacea Isopoda	Trichoniscidae	<i>Trichoniscoides cavernicola</i> Budde-Lund	Troglobio
16	Crustacea Amphipoda	Niphargidae	<i>Niphargus (Supraniphargus) longicaudatus</i> (Costa)	Stygófilo
17	Diplopoda	Julidae	<i>Mesoiulus cavernarum</i> Verhoeff	Troglobio
18	Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius anophthalmus</i> Matic	Troglobio
19	Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius romanus inopinatus</i> Matic	Troglófilo
20	Diplura	Campodeidae	<i>Litocampa espanoli</i> Condé	Troglobio
21	Collembola	Entomobryidae	<i>Pseudosinella subterranea</i> Bonet	Troglobio
22	Diptera	Mycetophilidae	<i>Rhymosia fenestralis</i> Meigen	Troglófilo
23	Diptera	Mycetophilidae	<i>Messala saundersi</i> Curtis	Troglógeno
24	Diptera	Limnobiidae	<i>Limnobia nubeculosa</i> (Meigen)	Troglógeno
25	Trichoptera	Limnephilidae	<i>Micropterna nycterobia</i> McLachlan	Troglógeno
26	Lepidoptera	Geometridae	<i>Triphosa dubitata</i> (Linnaeus)	Troglógeno
27	Lepidoptera	Noctuidae	<i>Scoliopteryx libatrix</i> (Linnaeus)	Troglógeno
28	Coleoptera	Leiodidae Leptodirini	<i>Speocharidius breuili</i> Jeannel	Troglobio
29	Chiroptera	Vespertilionidae	<i>Myotis daubentoni</i> (Kuhl)	Troglógeno
30	Chiroptera	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein)	Troglógeno

Las especies hasta ahora citadas son relativamente fáciles de ver o encontrar mediante muestreos directos. En cambio, la fauna acuática y la fauna troglobia terrestre son prácticamente inapreciables en salidas normales de prospección. A simple vista la mayor extensión interna de la cavidad parece desprovista de fauna, y es necesario el empleo de cebos atrayentes para poner a esta de manifiesto.

La fauna de troglóbios terrestres está representada por siete especies: un opilión troglóbico altamente modificado *Neobisium (Blothrus) vasconicum* Nonidez (Neobisiidae), el isópodo *Trichoniscoides cavernicola* Budde-Lund (Trichoniscidae), el diplópodo *Mesoiulus cavernarum* Verhoeff (Julidae), el quilópodo *Lithobius anophthalmus* Matic (Lithobiidae), el dipluro *Litocampa espanoli* Condé (Campodeidae), el colémbolo *Pseudosinella subterranea* Bonet (Entomobryidae), y el coleóptero *Speocharidius breuili* Jeannel (Leiodidae: Cholevinae Leptodirini). Los pseudoescorpiones *Neobisium* y los quilópodos *Lithobius* son voraces predadores, las demás especies son de hábitos alimentarios detritívoros micrófagos. De las siete especies sólo resultan abundantes y acuden a los cebos en grandes números los coleópteros *Speocharidius breuili* y los dipluros *Litocampa espanoli*. Información detallada sobre la biología, ecología y evolución de estas especies troglóbicas, que son en su mayoría endémicas de la región vasca y pertenecientes a linajes de gran antigüedad filética, puede consultarse en Galán (1993).

Junto a la extraordinaria abundancia de dipluros *Litocampa* (que en general mantienen poblaciones reducidas en otras cavidades de la región vasca) y coleópteros *Speocharidius*, destaca en cambio el hecho de la escasa representación numérica de colémbolos e isópodos Trichoniscidae, muy abundantes en otras cuevas. Así mismo, los pseudoescorpiones *Neobisium* resultan muy escasos y sólo fueron encontrados en la última de las cuatro salidas de muestreo efectuadas.

Los crustáceos de vida acuática están representados por copépodos (dos especies de Cyclopoida y una de Harpacticoida) y una especie de anfípodos Niphargidae. A simple vista la fauna acuática resulta también muy escasa e inapreciable en la cavidad.

Los copépodos están representados por dos especies troglófilas -*Paracyclops fimbriatus* (Fischer) y *Acanthocyclops bisetosus* Rehberg (Cyclopidae)- y por la forma troglobia *Bryocamptus zschokkei balcanicus* (Schmeil) (Harpacticoida: Canthocamptidae), todas ellas diminutas, prácticamente en el rango de la meiofauna. Todas ellas fueron colectadas por filtrados con malla de plankton, en zonas de ligera corriente, tras remover el sustrato de cantos rodados del cauce del río, en zonas de poca profundidad.

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 (Guipuzkoa) y en varias cavidades de Cantabria. Habita también en pequeños cuerpos de agua epígeos y es francamente rheófilo. Posee la aptitud anfibia de salir del agua arrastrándose y llevando con él una delgada película líquida (Margalef, 1953). Vandel (1964) lo considera troglófilo.

Acanthocyclops bisetosus es también una forma troglófila de amplia distribución, reportada de toda la región Holártica y Nueva Zelanda, y frecuente en cavidades de Cantabria y Gipuzkoa. Su talla es de 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.

Bryocamptus zschokkei balcanicus es una forma troglobia de Harpacticoida, grupo que incluye numerosos representantes en aguas intersticiales y subterráneas en Europa, habitando también en céspedes y musgos húmedos. La especie es un troglobio acuático o stygobio, depigmentado y anoftalmo, de cuerpo grácil, y alcanza 0,8 mm de talla (meiofauna). Su morfología elongada lo hace apto para desplazarse entre los granos de sedimentos con ondulaciones del cuerpo y la ayuda de sus patas. La subespecie es conocida de diversas cavidades de Guipuzkoa y Cantabria. El género posee otras especies (stygófilas y stygobias) en los karsts de Gipuzkoa, 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. Se alimentan de partículas orgánicas muy pequeñas y algas microscópicas.

El orden Amphipoda es, entre los crustáceos, uno de los grupos que posee algunos de los representantes más típicos de la fauna acuática hipógea (Ginet & Juberthie, 1987). De hecho el género *Niphargus* es el símbolo emblemático de las aguas kársticas europeas. Por ello haremos un comentario algo más extenso. Los *Niphargus* 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 familia Niphargidae es establecida por Karaman en 1962 y contiene especies exclusivamente troglobias y paleárticas. La discusión acerca del origen y filogenia de *Niphargus* sigue 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 a Crangonyctidae, Paramelitidae 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 (Galán, 1993).

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 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 adultos son propios de fases juveniles. Las formas stygobias son las que alcanzan mayor tamaño (=gigantismo). El género está representado en las aguas subterráneas de Guipuzkoa por dos especies exclusivamente stygobias.

Niphargus ciliatus cismontanus, fue descrita por Margalef (1952) de la Cueva de Gesaltza (macizo de Aizkorri), y sólo es conocida de dicha cavidad y de Goenagako leizia (Itziar, macizo de Izarraitz).

Niphargus longicaudatus, pertenece al subgénero *Supraniphargus*. Alcanza 7 a 12 mm de talla y ha sido colectada en las cuevas de Aitzbitarte (Oyarzun), Kontrolako kobea (Altza), Ubaran (Andoain), Arrikruz (Aizkorri), mina-cueva de Anoeta (Ernio), sima de Urrepitxarra (Aizarna), mina-cueva de Erankio (valle del Leizarán, límite Gipuzkoa-Navarra), Goikoerrotta (Leiza) y Basaura (Sierra de Lokiz), las dos últimas localidades en Navarra (Galán et al, 2012). Su hallazgo en la cueva de Zazpi iturri (Pagoeta) agrega una nueva localidad hipógea.

En la cavidad *N. longicaudatus* fue colectada en una zona del río de poco fondo y corriente lenta (afluente del río principal a 50 m de su inicio), con cauce de cantos rodados, grava y arcilla fina; no habiéndose observado en otras partes del río subterráneo ni apareciendo en los filtrados con mallas de plankton, pese a su tamaño relativamente grande. La especie es poco abundante en la cavidad, omnívora y muy voraz, consumiendo restos orgánicos de todo tipo. Probablemente en el biotopo de colecta encuentra cierta cantidad de materia orgánica particulada, asociada a la arcilla del fondo, y microfauna planktónica.

La fauna acuática incluye una última especie troglobia de hirudineo, la planaria *Crenobia anophthalma* (Mrazek) (Planariidae). El hallazgo es interesante, ya que en las cuevas de Gipuzkoa es rara la presencia de planarias dulceacuícolas y esta generalmente corresponde a especies epígeas que ingresan a las cuevas 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*, generalmente 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. Goubault (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 epígeas).

De las especies de planarias halladas en Gipuzkoa, *Dugesia iberica* es oculada y pigmentada, a la vez que se trata de una forma epígea 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 epígeos de la cuenca del río Aránzazu; esta especie normalmente es microftalma, 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 epígeas, pero en los Pirineos y península ibérica es frecuente en habitats hipógeos. *Crenobia anophthalma* ha sido considerada por algunos autores como una subespecie o raza polifaringeal de *C. alpina* (Beauchamp, 1949), pero su posición sistemática es incierta; mientras *C. alpina* es oculada y pigmentada, *C. anophthalma* es estrictamente hipógea, depigmentada y sin ojos. Vandel (1964) considera a esta última como una forma troglobia, opinión que compartimos. En Gipuzkoa sólo habían sido hallados previamente escasos ejemplares en cavidades de la Sierra de Aralar, a lo que se agrega este nuevo hallazgo.

Su biología es igualmente interesante. Las planarias se alimentan de pequeños animales que atrapan vivos, de los que encuentran muertos o de partículas de materia orgánica. Los cavernícolas son atraídos con relativa facilidad por cebos de carne. Los 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 epígeas 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. Poseen además una gran plasticidad: si pasan algunas semanas sin comer, su tamaño se reduce hasta varias veces, conservando su forma corporal. Los ejemplares de *C. anophthalma* hallados en Zazpiturri son de pequeña talla (4-5 mm), depigmentados y sin ojos. Se encontraron sólo en la última salida de prospección (no aparecieron en los cebos), en charcas de agua de la galería fósil, ocultos en oquedades sobre la cara inferior de guijarros.

La cueva-surgencia de Zazpiturri es habitada también por quirópteros y en un lateral fósil a 100 m de la boca hay numerosas pequeñas acumulaciones de guano antiguo de los mismos. En los muestreos de este trabajo, en época de verano, encontramos un ejemplar activo de *Myotis daubentoni* (Kuhl) (Vespertilionidae), pero en anteriores salidas, en época invernal, encontramos varios ejemplares dispersos, hibernantes, del murciélago pequeño de herradura: *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein) (Rhinolophidae).



Figura 16. Detalle de ejemplares de *Speocharidius brevili* (flecha roja) y *Litocampa spagnoli* (flechas azules), en zonas cercanas a los cebos.



Figura 17. Meandro entallado en la galería fósil donde se aprecia la circulación de agua bajo la misma.



Figura 18. Pozas de agua en la galería fósil, con la circulación del río subterráneo sobre una galería inferior.



Figura 19. Tramos de la galería inferior del río subterráneo con el biotopo de colecta de diversos copépodos.



Figura 20. Recubrimientos amarillos de amebas gigantes *Mycetozoa* (protozoos Amoebozoa) (flechas rojas) y zona de espeleotemas con tapices bacteriales de distintos tipos y coloraciones (imagen inferior).



Figura 21. Galería del río subterráneo y colectando muestras de fauna acuática en el cauce del mismo.



Figura 22. Río subterráneo de Zazpi iturri en aguas bajas. Zona de la confluencia a 50 m de su inicio y tramos río arriba, sin orillas. Obsérvese los rellenos de arcilla sobre las paredes y cantos rodados y gravas en el cauce.



Figura 23. Galería del río. Escalada de tramos en bypass sobre conductos sifonantes inferiores, alternantes con tramos de aguas más profundas.



Figura 24. Galería del río. Tramos con barreras de gours de poco fondo, con rellenos de gravas y cantos rodados.



Figura 25. Zona de pozas profundas y grandes marmitas en la galería del río.



Figura 26. Ampliación de la galería del río en su inicio, con varios aportes hídricos, y continuación ascendente con pavimentos estalagmíticos, gours y diversas espeleotemas.



Figura 27. Inicio de la rama principal de la galería del río, con diversas espeleotemas, coladas y gours.



Figura 28. Ampliación, con una rama Sur, y galería arrastradero terminal (inicio del río), con circulación hídrica de carácter temporal.



Figura 29. Biotopo de colecta del anfípodo *Niphargus longicaudatus*, en rama afluyente del río subterráneo.



Figura 30. Pseudoescorpión *Neobisium vasconicum* en el biotopo de colecta, con espeleotemas y suelos arcillosos.

En total, la representación faunística hallada incluye 30 especies distintas, con 10 especies troglóbias (tres de ellas stygobias). La fauna acuática comprende tres especies de copépodos (en el rango de la meiofauna) y sólo dos especie de mayor talla, *Niphargus longicaudatus*, forma stygobia muy especializada y de antiguo origen, y la extraña planaria *Crenobia anophthalma*. El drenaje de la cueva-surgencia se dirige al mar Cantábrico, que está muy próximo, lo que refuerza la idea de que la colonización de las aguas continentales por los anfípodos *Niphargus* ha procedido directamente y en forma remontante a partir del mar.

La fauna terrestre incluye una representación variada de especies troglógenas y troglófilas, que prácticamente se circunscriben a la zona de entrada y sectores en zona oscura más próximos a la boca. Mientras que en el interior (zona profunda) habitan 7 especies troglóbias, en bajo número, resultando sólo abundantes en los cebos los coleópteros *Speocharidius breuilli* y los dipluros *Litocampa espanoli*. Los primeros mantienen también poblaciones importantes en otras cavidades de los macizos de Ernio y Pagöeta, mientras que los segundos generalmente se presentan en bajo número, por lo que su abundancia en la cavidad resulta inusual. En fin, una suma de características peculiares.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La cavidad da la impresión de poseer una abundante fauna troglógena y troglófila, limitada a la zona de entrada y primera parte de la cueva, que constituye en si misma una biocenosis prácticamente independiente del resto. En el interior en zona oscura y en el ambiente profundo (a todo lo largo del río subterráneo) el ambiente parece ser marcadamente oligotrófico, con gran escasez de fauna, y limitada fundamentalmente a formas troglóbias, o con claro predominio de las mismas.

La fauna de troglóbios terrestres se limita a siete especies (en siete grupos zoológicos distintos), cinco de ellas son de hábitos alimentarios detritívoros micrófagos y dos depredadores. La escasez de colémbolos es muy acentuada y resulta inusual, ya que en general es un grupo muy bien representado en cavidades de la región. En cambio, son extraordinariamente abundantes los dipluros Campodeidae. Tal vez ello también guarda relación con la escasez de restos vegetales y depósitos de crecida ricos en materia orgánica, que son comunes en muchas otras cuevas de la región (simas y cuevas de amplias bocas, o sumideros de ríos epígeos, por los que ingresan abundantes recursos y materiales orgánicos desde la superficie, con frecuente cobertura boscosa).

En cambio, en este caso, aunque se trata de un monte con importante cobertura arbórea, la litología de calizas dolomíticas, a las que suprayacen calizas margosas y calizas bioclásticas, determina que no existan entradas concentradas de las aguas y que las aguas de infiltración ingresen al karst de modo disperso, atravesando calizas margosas, para concentrarse progresivamente en el colector de la cavidad. Obviamente estas aguas llevan cierto contenido en materia orgánica (particulada y disuelta), que debe sostener una microfauna de la que se alimentan los copépodos, anfípodos y planarias encontrados. Pero sin materiales vegetales con tamaños de partícula mucho mayores (tales como restos de hojarasca, ramas y madera, o troglógenos acuáticos, comúnmente aportados por los sumideros). Este rasgo tal vez explique la escasa abundancia de fauna acuática en el río de la cueva.

Por otro lado, la synusia de troglóbios terrestres parece claramente separada de la correspondiente a la fauna acuática, con escasos intercambios o interacciones entre unos y otros. Ya hemos señalado que este trabajo no aborda el estudio de microfauna, pero en el caso de la fauna acuática, todos los copépodos están en el rango de la meiofauna (que apenas resulta posible discernir a simple vista), y sólo las especies halladas de *Niphargus* y *Crenobia* corresponde a macrofauna.

Encontramos también un hecho que se repite, relacionado con la distribución temporal de los distintos taxa y los métodos de captura. Los muestreos con empleo de cebos atrayentes normalmente ponen de manifiesto la diversidad de especies presentes en cuevas individuales, que en salidas normales resultan difíciles de ver, y en cantidades por demás apreciables. Esto ocurre en general para las especies troglóbias. Pero otras veces, tras el empleo de cebos y trampas, conseguimos observar especies que no habían sido halladas previamente en los muestreos con cebos ni en filtrados con mallas de plankton. Este ha sido por ejemplo el caso para los pseudoescorpiones *Neobisium*, anfípodos *Niphargus* y planarias *Crenobia*. Sólo la repetición de salidas de muestreo, a lo largo de mes y medio, permitió su colecta, y esta se dio por una paciente actividad de búsqueda en múltiples biotopos y tramos de la cueva. Lo que indica que aún es muy poco lo que conocemos sobre los requerimientos biológicos y la distribución (espacial y temporal) de los distintos taxa troglóbios en el karst y los factores que inciden en sus desplazamientos entre unos biotopos y otros.

Podemos concluir que la cueva de Zazpiturri contiene un ecosistema hipógeo que resulta singular, tanto por su composición en especies y grupos zoológicos, como por su biomasa y abundancia numérica de los distintos taxa.

Los datos obtenidos muestran que la prospección biológica detallada en cuevas individuales puede poner al descubierto muchos aspectos, rasgos y organismos peculiares, cuya ecología sólo progresivamente está siendo develada.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros de la Sociedad de Ciencias Aranzadi (SCA) que nos acompañaron en exploraciones anteriores en esta cavidad. A dos árbitros de BC - Biosphere Consultancies (United Kingdom) y SCA por la revisión del manuscrito y sus útiles sugerencias.

BIBLIOGRAFIA

- Baguña, J.; E. Salo & R. Romero. 1983. Biogeografía de las planarias de agua dulce (Platelmintes, Turbellaria, Tricladida, Paludicola) en España. Datos preliminares. Actas I Congr.Esp.Limnol., Barcelona, 265-280.
- Barnard, J. & C. Barnard. 1983. Freshwater Amphipoda of the world. Hayfield Assoc., Vernon, Virginia, 830 p.
- 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.
- Bousfield, E. 1977. A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world. Crustaceana, Suppl.4: 282-316.
- Bousfield, E. 1983. An updated phyletic classification and paleohistory of the Amphipoda. Crustacean Phylogeny: Crustacean Issues, 1: 257-277.
- Brehm, V. 1955. Niphargus-probleme. Sitzb.Öster.Akad.Wiss., Abt. 1, 164.
- Chevreaux, E. 1920. Sur quelques Amphipodes nouveaux ou peu connus des cotes de Bretagne. Bull.Soc.Zool.France, 45: 23-28.
- Dresco Derouet, L. 1959. Contribution a l'étude de la biologie des deux crustacés aquatiques cavernicoles: Caecosphaeroma burgundum D. et Niphargus orcinus virei Ch. Vie et Milieu, 10: 321-346.
- EVE - Ente Vasco de Energía. 1991. Mapa Geológico del País Vasco. E 1/25.000. Hoja 64-III Villabona. Eusko Jaularitza - Gobierno Vasco. 1 mapa.
- EVE - Ente Vasco de Energía. 1996. Mapa Hidrogeológico del País Vasco. E 1/100.000. Eusko Jaularitza - Gobierno Vasco. 383 p.
- Galán, C. 1988. Zonas kársticas de Guipúzcoa: Los grandes sistemas subterráneos. Munibe, S.C.Aranzadi, 40: 73-89.
- Galán, C. 1993. Fauna Hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. Munibe (Ciencias Naturales), S.C.Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163. (Reedición digital 2000 en Publ. Dpto. Espeleol. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 163 pp).
- Galán, C. 2012. Nota sobre especies cavernícolas troglobias nuevas para la Ciencia de cuevas de Gipuzkoa (País Vasco): Addenda y estado de las investigaciones. Publ. Dpto. Espeleol. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 10 pp.
- 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.
- Gourbault, N. 1972. Recherches sur les Triclades Paludicoles hypogés. Mém.Mus.Nat.Hist.Nat., 73: 249 p.
- Karaman, G. & S. Ruffo. 1986. Amphipoda: Niphargus-group (Niphargidae sensu Bousfield, 1982). Stygofauna mundi, Leiden, 564-566.
- 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.
- Ruffo, S. 1953. Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geografica degli Anfipodi delle acque sotterranee europee e dei paesi mediterranei. Premier Congr.Internat.Spéléol., Paris, 3: 13-38.
- Schellenber, A. 1933. Niphargus - probleme. Mitt.Zool.Mus.Berlin, 19: 23-41.
- Vandel, A. 1964. Biospéologie: La Biologie des Animaux cavernicoles. Ed.Gauthier-Villars, Paris, 619 p.