

Fauna cavernícola: ambiente, especiación y evolución

Cave fauna: environment, speciation and evolution

(Carlos GALAN 1,2 & Francisco F. HERRERA 1,3).

1. Sociedad Venezolana de Espeleología. Apartado 47.334, Caracas 1041-A, Venezuela.
 2. Sociedad de Ciencias Aranzadi. Alto Zorroaga 31, 20014 San Sebastián, Spain.
 3. Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Exeter, Exeter EX4 - 4PS, England.
- (Agosto 1998. Publicado en Bol.SVE, 32: 13-43).

Areas del artículo

Inicio

Resumen

Introducción

Características del ambiente Hipogeo

Características de la Fauna Cavernícola

Especiación y Evolución

Conclusiones

Bibliografía

RESUMEN

Nuevas evidencias aportadas por estudios ecológicos y evolutivos, incluyendo nuevos datos sobre cavernícolas tropicales, cavernícolas en jóvenes cuevas de lava y organismos de hábitats transicionales, modifican profundamente la teoría bioespeleológica. La teoría clásica y nuevos modelos son analizados y discutidos y una interpretación global es presentada en concordancia con los avances producidos.

Considerando simultáneamente ambientes tropicales y templados es propuesta una nueva zonación del hábitat hipogeo, una redefinición de conceptos y una modificación de la clasificación ecológica de los cavernícolas. La idea del hábitat hipogeo como entidad única y la idea de la necesidad del aislamiento geográfico para producir la especiación y posterior evolución troglobia, son puestas en cuestión.



La zonación propuesta tiene en cuenta la disponibilidad de alimento, la composición del aire y el régimen hídrico en la red de vacíos del karst como variables que incrementan gradualmente la adversidad del medio. Los ambientes hipogeos postulados son: superficial, intermedio y profundo; es en este último donde ocurre la aparición de los troglobios.

Se propone una modificación del sistema Schiner-Racovitza, pero no en términos de si los organismos completan o no su ciclo de vida en las cuevas, sino en qué ambiente y de qué modo lo hacen, destacando la importancia de comparar el grado de troglomorfismo con los fenotipos de especies no-troglobias del mismo grupo taxonómico.

Finalmente se plantea la especiación simpátrica-parapátrica como modelos alternativos para explicar la formación de nuevas especies cavernícolas, tanto troglófilas como troglobias, en presencia de flujo de genes. Este proceso puede ocurrir de manera gradual por deriva de hábitat y selección divergente a través de mecanismos intrínsecos de aislamiento pre-cópula, y puede también implicar una rápida divergencia promovida por factores como paedomorfosis, neotenia y recombinación genética. El entero proceso está modulado por una activa colonización del hábitat hipogeo por los organismos y por la adversidad creciente del medio, que alcanza valores extremos en el ambiente profundo de las cuevas.

Palabras clave: Bioespeleología, fauna cavernícola, ecología, adaptación, especiación, evolución, troglobios.

Abstract

New evidence obtained from ecological and evolutionary studies, and new data about tropical and lavic cave-dwellers and transitional habitats organisms, extensively modify the current biospeleological knowledge. The classic theory and new models are reviewed and discussed, and a global interpretation of cave fauna evolution is presented according with current knowledge. Considering both tropical and temperate environments, we have proposed a new cave zonation, redefined some speleological concepts and modified Schiner-Racovitza ecological classification. We questioned the ideas of considering hypogean environments as a unique entity and the required geographic isolation to produce speciation and following troglobite evolution.

The zonation we have proposed is based on food availability, air composition and hydric cycles in karst voids web, which gradually increase environmental stress. The zonation has three

environments: superficial, intermediate and deep cave, and it is in the lastnamed that we suggest troglobites occur.

Our modifications to the Schiner-Racovitza classification are not based on whether or not the organisms complete their life cycles within the cave, but the location within the cave and the mechanisms involved. This highlights the importance of comparing the troglomorphism degree of cave-dwellers with the phenotypes of non-troglobites species belonging to the same taxonomic group.

Finally we propose sympatric and parapatric speciation as alternative models to explain the origin of new cavernicolous species, both troglobites and troglophiles, in the presence of gene flow. This process can occur gradually by hábitat drift and divergent selection through intrinsic mechanisms of pre-copula isolation, and could also imply a quick divergence promoted by factors like neotenia, paedomorphosis and genetic recombination. The entire process is modulated by an active colonisation of the hypogean hábitat by organisms and by increasing environmental stress, which reaches extreme values in the deep cave environment.

Key words: Biospeleology, cave-fauna, troglomorphism, ecology, adaptation, speciation, evolution, troglobites.

INTRODUCCIÓN

Datos obtenidos durante la última década sobre fauna cavernícola tropical, cavernícolas en jóvenes cuevas de lava y organismos de hábitats transicionales, han modificado profundamente las concepciones tradicionales sobre la adaptación y evolución de la fauna cavernícola (ILIFFE, 1990; HOWARTH, 1991; DANIELOPOL & ROUCH, 1991; GALAN, 1995, entre otros). Estudios eco-fisiológicos, genéticos y etológicos, tanto en zonas templadas como tropicales, han aportado a su vez clarificadora información (WILKENS, 1988; KANE & CULVER, 1991; MATHIEU & TURQUIN, 1992). Gran parte de la polémica actual deriva de las múltiples hipótesis que han sido propuestas para explicar casos locales y modelos teóricos (CHAPMAN, 1986; PECK, 1990; BUSH, 1994; TRAJANO, 1995). Estas a menudo han sido presentadas - defendidas o criticadas- como interpretaciones contrapuestas.



Las hipótesis clásicas que han sustentado el conocimiento teórico de la bioespeleología (VANDEL, 1965; BARR, 1968) estuvieron basadas únicamente en ejemplos de zonas templadas. En términos biogeográficos los troglobios de zonas templadas eran considerados relictos y su evolución cavernícola se consideraba comandada por los grandes cambios climáticos del glaciario Plio-Pleistoceno. Se pensaba que era necesaria la eliminación de poblaciones de superficie para aislar a los cavernícolas estrictos; y que la evolución posterior de éstos, bajo la peculiar presión de selección del ambiente hipogeo, conducía a las características troglobias. Como durante los episodios fríos muchas cuevas templadas experimentaron una reducción de recursos tróficos, se asociaba la adquisición de troglomorfismos y la adopción de una estrategia de vida de la K a la escasez de recursos y a mecanismos de economía de energía, o bien, a ortogénesis (BARR, 1968). La falta de troglobios en zonas tropicales era supuestamente debida a la ausencia de vicisitudes climáticas y a la abundancia de recursos (MITCHELL, 1969).

En esta visión general está implícita la idea de que la especiación y evolución de la fauna cavernícola ocurre alopátricamente. Las ideas -fuertemente predominantes- de MAYR (1963, 1983) sobre la alopatría como modo cuasi-único de especiación, contribuyeron a reforzar esta visión, y los alopatriotas más ortodoxos aún siguen sin aceptar que la especiación es posible en presencia de flujo de genes. La especiación alopátrica es consistente con la idea de que la evolución cavernícola requiere una considerable cantidad de tiempo y con el hecho constatado de existir muchos ejemplos de vicarianza, particularmente en stygobios.

Un aporte importante a la comprensión de los procesos evolutivos en cavernícolas fue el hallazgo en cuevas tropicales de organismos que son claramente no-relictuales (CHAPMAN, 1986). A diferencia de lo que ocurre en zonas templadas, muchos troglobios tropicales tienen parientes epigeos, no-troglomorfs, taxonómicamente próximos, a veces co-habitando en la misma cueva (RODRIGUEZ & BOSQUE, 1990; KANE & CULVER, 1992).

En las últimas décadas, la investigación en el campo evolutivo ha mostrado que los modos de especiación simpátrico y parapátrico no sólo son posibles, sino que son ampliamente predominantes en la Naturaleza en los grupos zoológicos que comprenden el mayor número de especies (BUSH, 1975, 1994; OTTE & ENDLER, 1989).

HOWARTH (1986, 1993), CHAPMAN (1986), y GALAN (1982, 1993, 1995), entre otros, han señalado que la especiación en cavernícolas puede ocurrir simpátrica o parapátricamente con más frecuencia de lo que ha sido supuesto previamente, y que la alopatría en muchos casos es un

resultado posterior que afecta a la distribución, pero no al mecanismo de especiación ni a la especialización troglobia. Una visión similar está emergiendo para la fauna acuática subterránea (ROUCH & DANIELOPOL, 1987; YAGER, 1987; KANE & CULVER, 1992). Ejemplos de cuevas lávicas han podido demostrar una escasa antigüedad del hábitat, lo que confirma sin lugar a dudas que la evolución troglobia puede ser un proceso rápido en el tiempo (HOWARTH, 1991).

Hoy resulta claro que aunque los troglobios son característicos del ambiente profundo de las cuevas, no son exclusivos de éstas de modo absoluto; algunos de ellos -pero no todos- pueden presentarse facultativa o simultáneamente en hábitats próximos o transicionales (como el medio subterráneo superficial -MSS- o el intersticial). Sin embargo, la mayor parte de la fauna edáfica e intersticial no es cavernícola ni troglomorfa, existiendo considerables diferencias ecológicas y biológicas entre estos conjuntos faunísticos.

Aunque hoy emerge una visión de mayor complejidad, donde resulta difícil generalizar reglas simples para todos los casos presentados por los distintos grupos zoológicos, es posible elucidar lo esencial de la evolución troglomorfa de los cavernícolas, caracterizada precisamente por la acentuada convergencia de caracteres morfológicos, fisiológicos y comportamentales. Ello requiere redefinir conceptos y ordenarlos de modo que no se presten a confusiones semánticas.

El objetivo del presente trabajo es revisar los conocimientos más recientes obtenidos en las áreas de genética y ecología evolutiva, e integrarlos con los hallazgos bioespeleológicos producidos como consecuencia del estudio de sistemas tropicales, cuevas lávicas y ambientes transicionales, con el propósito de establecer una síntesis actualizada de los conceptos en bioespeleología.

El trabajo está dividido en tres partes. En la primera parte se analizan las características del medio hipogeo y cómo éstas determinan un gradiente de adversidad creciente a medida que se profundiza en las cavidades. Este planteamiento va acompañado de una re-definición de la zonación hipogea y su relación con ambientes transicionales, tanto en zonas templadas como tropicales.

Explicar cómo la adversidad creciente del medio subterráneo determina el proceso de colonización activa de las cuevas y la aparición de adaptaciones (troglomorfismos) en los organismos cavernícolas, constituye el objetivo principal de la segunda parte.

La última porción del estudio se inicia con una revisión del concepto de especie y la importancia aparente del aislamiento reproductivo; para luego profundizar en las evidencias que sustentan los modos de especiación no-alopátricos en ambientes superficiales, y con mayor detalle en sistemas cavernícolas. El estudio culmina con una re-definición del sistema de clasificación de la fauna de cuevas de Schiner-Racovitza basada en los conceptos tratados a lo largo del trabajo.

Las fuentes de obtención de datos son muy diversas, pero una parte esencial de la interpretación se basa en observaciones en cavernas de diversa litología (calizas, lava, yeso, cuarcitas) de zonas tropicales y templadas, principalmente de América Latina y el Caribe (Venezuela, Brasil, Argentina, Cuba, Antillas holandesas), Europa (España y Francia) y Africa (Guinea Ecuatorial, Islas Canarias).

El texto no sólo concierne a la particular evolución de las especies cavernícolas; también aborda diversos conceptos biológicos modernos y el fondo geológico y geomorfológico que acompaña a la evolución orgánica.

CARACTERÍSTICAS DEL AMBIENTE HIPOGEO

Las principales características del ambiente en la zona profunda de las cuevas ("deep cave environment") incluyen: perpetua oscuridad total; elevada humedad relativa; compleja red tridimensional de espacios; conductos y galerías de muy diversos tamaños; en ocasiones elevadas concentraciones de dióxido de carbono y otras mezclas de gases, incluyendo gases letales; bajo contenido de oxígeno disuelto en las aguas, pudiendo quedar éstas estancadas, aisladas periódicamente del drenaje normal, mientras que en otras ocasiones las galerías y espacios aéreos quedan inundados por crecidas que las anegan completamente; extensos sustratos rocosos, húmedos y con superficies verticales resbaladizas; fuentes de alimento generalmente escasas y desigualmente distribuidas, con ausencia de organismos fotosintetizadores y materiales vegetales verdes, y con predominio de detritos de materia orgánica introducidos por percolación e inundación, junto con restos de troglóxenos.



1. Recursos tróficos en el hábitat subterráneo

Los principales recursos tróficos en cuevas son materiales orgánicos transportados por el agua y la gravedad desde los ecosistemas de superficie, generalmente bajo la forma de detritos. Estos fundamentalmente ingresan al hábitat subterráneo transportados por las aguas de infiltración, bien sea en forma difusa (percolación a través de toda la superficie) o concentrada (ríos epigeos que ingresan a través de sumideros y aportan numerosos depósitos de crecida). La fauna troglóxena en su conjunto constituye así mismo un aporte de materia orgánica para cavernícolas especializados, no sólo los organismos vivos sino también sus cadáveres y sus producciones. A ello puede agregarse una fuente interna de energía proveniente de la síntesis de bacterias quimioautótrofas, principalmente Ferrobacteria, Thiobacteria y bacterias nitrificantes que viven en la arcilla (GOUNOT, 1967), que en ocasiones puede ser importante (SARBU, 1990). Estas bacterias autótrofas poseen la capacidad de sintetizar vitaminas, oligoelementos y factores de crecimiento; los animales han perdido esta capacidad y ante la ausencia de plantas verdes en el medio hipogeo estas sustancias son aportadas por bacterias y hongos. Las Thiobacteria pueden sintetizar rivo flavina, pyridoxina, vitamina B12, ácido nicotínico, ácido pantotheico; los Actinomycetes pueden sintetizar carotenos (FISCHER, 1959; GOUNOT, 1960; VANDEL, 1965). En zona tropical puede agregarse un limitado aporte de raíces de plantas que penetran a través de fisuras en busca de agua y que eventualmente pueden alcanzar galerías subterráneas a poca profundidad; este aporte puede ser más importante en cuevas lávicas, ya que las coladas de lava se extienden superficialmente (HOWARTH, 1983; GALAN, 1986).



El hábitat subterráneo ocupa un volumen tridimensional y los límites con los ecosistemas de superficie no sólo son horizontales sino principalmente verticales. Tanto en áreas kársticas como volcánicas, una considerable cantidad de energía bajo la forma de materia orgánica está continuamente siendo sustraída de superficie e ingresada a la red de vacíos del hábitat subterráneo.

2. Atmósfera subterránea

Aunque la atmósfera subterránea mantiene unas condiciones climáticas relativamente constantes, puede existir una marcada variabilidad en los parámetros meteorológicos según se trate de zonas bien ventiladas (con importante intercambio y renovación de aire) o de zonas confinadas (con un régimen de aire estancado). Esto depende en gran medida del tamaño de los conductos, del patrón de la red de galerías de la cueva, del carácter y extensión de la interacción entre las atmósferas exterior e interior, y de las características del sistema hidrogeológico de drenaje.



2.1. Temperatura y humedad relativa

En la atmósfera subterránea las diferencias de temperatura y humedad relativa pueden alcanzar 5-6°C y 30% de humedad relativa en galerías y cuevas ventiladas, pero generalmente son mucho menores en la zona profunda, pequeños espacios y en cuevas con restringido intercambio de aire. En estos casos, el régimen es isotérmico, con temperatura prácticamente constante y equivalente a la temperatura media anual de la región en donde se ubica la cavidad, y con humedad relativa de 100% y frecuentes casos de sobresaturación y condensación. Este régimen puede ser influido por variaciones en la temperatura del agua, normalmente con valores inferiores en 1-2°C a la temperatura del aire.

La mayoría de los troglobios habita en mesocavernas y pequeños espacios vecinos a éstas, donde predomina un régimen de aire estancado o calmo, con elevada humedad. Este hábitat, de pequeñas galerías y pasajes (diámetros de 1 mm a 20 cm), es menos aireado que las macrocavernas (diámetros mayores de 20 cm -hasta varios metros-) y constituye un ambiente adverso, con elevadas concentraciones de dióxido de carbono y otras mezclas de gases provenientes de la disolución de la caliza y de la descomposición de la materia orgánica. Este es un importante factor que sin duda interviene en la biología de las especies cavernícolas.

Diversos autores han señalado el predominio de troglobios en pequeños espacios y en la zona profunda con aire en calma (JUBERTHIE, 1983; UENO, 1987; OROMI et al., 1991; GALAN, 1993; HOWARTH, 1993). Este ambiente constituye el hábitat de los cavernícolas estrictos. No obstante, algunos individuos de especies troglobias ocasionalmente son hallados en pasajes más aireados, siempre que la humedad relativa sea elevada y que parte de ésta esté presente bajo la forma de películas de agua sobre la roca y espeleotemas (GALAN, 1993; HOWARTH, 1993). La mayoría de los cavernícolas facultativos, en cambio, son hallados en galerías más aireadas.

2.2. Dióxido de carbono (CO₂)

En la zona profunda de las cuevas la concentración del dióxido de carbono es más elevada que en galerías ventiladas, debido al menor intercambio de aire, y la concentración de CO₂ puede alcanzar valores del 10% en volumen o incluso superiores. Este incremento en la concentración de CO₂ es un proceso normal y ampliamente extendido en la zona vadosa del karst y es un resultado simple de la disolución de la roca caliza por las aguas de infiltración; el CO₂ en exceso aporta su agresividad a las aguas de infiltración para proseguir la disolución de la roca en la zona saturada del karst ("zona freática" de los autores anglosajones) (GALAN, 1991). Las altas concentraciones de CO₂ también se presentan en otras litologías (Ver p.ej. HOWARTH & STONE, 1990).

La concentración de CO₂ y otros gases puede ser mucho mayor localmente, en zonas poco ventiladas y con rellenos de materia orgánica. Casos de condiciones anóxicas han sido reportados

en la zona terminal de la cueva Coy-coy de Acurigua y cueva-haitón de Sabana Grande (Edo. Falcón, Venezuela) (GALAN & LAGARDE, 1987) y en cuevas de la región de Januaria e Itacarambí (Minas Gerais, Brasil) (GALAN, 1995). Muchos otros autores han reportado casos similares en la literatura espeleológica. El CO₂ proviene de la descomposición de materiales vegetales aportados por las crecidas o de la fermentación de materia orgánica contenida en el limo y sedimentos de zonas bajas de galerías hidrológicamente activas. La fermentación de depósitos de guano de quirópteros, que suelen constituir un importante relleno en cuevas tropicales, normalmente libera amoníaco y gases nitrogenados, además de CO₂. En lugares donde la concentración de murciélagos es elevada (varios miles a decenas de miles de individuos), el calor liberado por sus cuerpos eleva la temperatura del aire en varios grados, generando zonas y puntos "calientes", como es común en muchas "cuevas calientes" de Cuba y costa norte de Venezuela. El "guano" de guácharos (*Steatornis caripensis*), pese a formar depósitos aún más extensos, es depositado en galerías amplias bien ventiladas, por lo que raramente enrarece la atmósfera subterránea. Este sustrato es fundamentalmente un residuo vegetal formado por semillas de lauráceas, burseráceas y palmas, siendo rico en fósforo, nitrógeno y materia orgánica, y su pH decrece con la profundidad, albergando una artropofauna abundante en la superficie (HERRERA, 1995).

2.3. Radioactividad natural

Las principales rocas karstificables (caliza, dolomita, yeso) pueden contener pequeñas cantidades dispersas de uranio y torio. Uno de los miembros de la serie de desintegración del uranio, el gas radón, es capaz de difundirse en el interior de las cavernas a una tasa considerable, y la atmósfera subterránea puede contener altas concentraciones en comparación con la atmósfera externa.

Si bien pueden existir diferencias en la tasa de emanación de radón, principalmente las concentraciones de radón son altamente dependientes del flujo de aire y, por lo tanto, de su renovación en la caverna o parte de ésta. Las más altas concentraciones son alcanzadas invariablemente en las zonas profundas o más pobremente ventiladas.

Estudios recientes han mostrado la existencia de altas (y variables) concentraciones de radón en el aire de las cuevas. KLIMCHOUK & NASEDKIN (1992) reportan concentraciones de 5.82-68.11 kBq/m³ en cuevas de Ucrania y Rusia. TEIXEIRA et al. (1991) obtiene valores de 5-45 kBq/m³ para cuevas de Portugal. AHLSTRAND (1980) y HILL (1987) reportan valores de hasta 3.7 kBq/m³ en cuevas relativamente bien ventiladas de New Mexico y Texas (USA). SAJO-BOHUS et al. (1995) han reportado valores de hasta 80,1 kBq/m³ en cuevas de Venezuela, incluyendo cuevas turísticas como la conocida Cueva del Guácharo.

Concentraciones por encima de 0.5 kBq/m³ son consideradas dañinas para la salud humana (ICRP, 1987). Se ha especulado sobre el posible efecto nocivo del aire de las cuevas para espeleólogos, el cual es considerado bajo debido al escaso tiempo de permanencia en las mismas; sin embargo, es admitido que una permanencia continua bajo tales condiciones tendría severas consecuencias.

La elevada radioactividad característica del aire de las cuevas y la desintegración radioactiva, acompañan la ionización del aire y la formación y condensación de hidroaerosoles y aerosoles sólidos autóctonos (GADOROS, 1986, 1989). De este modo las sustancias minerales pueden ser disueltas y una fase sólida es introducida en el aire de las cuevas. Estas sustancias, transportadas por el flujo de aire, pueden ser precipitadas y dar origen a muy diversos tipos de espeleotemas, como crecimientos de yeso y espeleotemas de calcita tipo "pop-corn", excéntricas y formas coraloides parietales (KLIMCHOUK et al., 1995). Depósitos y espeleotemas de sílice, ópalo y goethita son comunes en cuevas en cuarcitas precámbricas de la Guayana venezolana (URBANI, 1977, 1996; GALAN & URBANI, 1987). Algunos de estos espeleotemas pueden también haber sido formados por precipitación de aerosoles.

De igual modo las aguas subterráneas son influidas por la radioactividad natural y sustancias minerales disueltas, y en los gours y pequeños cuerpos de agua -a menudo aislados periódicamente de la red de drenaje normal- es común un bajo contenido de oxígeno disuelto. En otras ocasiones el ácido sulfúrico ha tenido considerable importancia en la espeleogénesis y las aguas kársticas pueden contener altos tenores de sulfatos (AULER, 1995) generando extensos recubrimientos de epsomita y espeleotemas de yeso y bassanita, como en los casos reportados por GALAN (1996) para cuevas del estado de Bahia (Brasil); en estas aguas, prácticamente saturadas en sulfatos, habitan, no obstante, cavernícolas acuáticos.

La incidencia de estos factores sobre las formas de vida cavernícolas no ha sido estudiada. Pero la alta radioactividad natural y las características del aire podrían incrementar la adversidad del ambiente profundo para los organismos que lo habitan, con la potencialidad de alterar las tasas de mutaciones y recombinación genética, traduciéndose posteriormente en cambios fenotípicos.

3. Hábitat subterráneo: zonación y redefinición

Para referirse al hábitat subterráneo de los cavernícolas como un ambiente adverso es necesario tener en cuenta, en primer lugar, la distribución espacial y la escala de dimensiones de los vacíos subterráneos. Ello probablemente implica una redefinición de qué se entiende por hábitat subterráneo o hipogeo, respecto a los ambientes de superficie, para los organismos que completan en él su ciclo de vida. La zonación de los espacios subterráneos implica colocar límites arbitrarios a lo que en realidad son gradientes.

Las cavernas, en general, poseen una zonación física característica. Resumidamente puede hablarse de dos regiones, subdivididas en 4 zonas distintas. Una región A, que comprende ambientes subsuperficiales y transicionales, y una región B, que comprende los ambientes subterráneos propiamente dichos. La región A comprende una zona de entrada en penumbra y una zona de transición; la región B comprende una zona ventilada y una zona profunda de aire en calma. Esta zonación corresponde aproximadamente a la propuesta por HOWARTH (1991) para cuevas en lava.

La zona de entrada más superficial, ubicada en la región A, suele recibir luz durante parte del día y a menudo se encuentra en ella plantas verdes y rellenos de materiales orgánicos procedentes del exterior. Sigue a continuación un sector en penumbra, de variable extensión, que muestra una gradación en los parámetros físicos, la cual va acompañada de una gradación paralela en la vegetación. A medida que se profundiza hacia la zona oscura la vegetación de plantas vasculares ombrófilas es seguida por criptógamas y finalmente por películas de algas. La fauna incluye muchos troglóxenos regulares, tanto sobre las paredes de roca (asociación parietal de las cuevas europeas) como entre los bloques y rellenos orgánicos del suelo, predominando en éstos las formas endógeas. Esta zona sirve frecuentemente de refugio a muchos invertebrados epigeos e higrófilos, que acuden a ella en busca de protección y condiciones más húmedas que las de superficie. Gran parte de esta fauna se extiende a la siguiente zona.

Ya en oscuridad total se extiende otra zona, transicional, desprovista de plantas verdes y caracterizada por variaciones climáticas importantes, formando parte de la región que hemos denominado A. Esta zona es muy dinámica y de límites ambiguos, está sujeta a oscilaciones en la humedad atmosférica (diarias o estacionales), asociadas a la variación de temperatura y al intercambio de aire con el exterior. La fauna troglóxena predomina en esta región. Según el grado de desarrollo y biología de los organismos, éstos adquieren mayor independencia con relación al medio físico; muchos troglóxenos regulares -tal como dípteros, araneidos, guácharos y quirópteros- pueden penetrar profundamente en las cuevas e instalarse en ellas durante parte de su ciclo de vida.

La región B es en cambio climáticamente muy poco variable, en total oscuridad y con humedad relativa igual o muy próxima a valores de saturación. En ella puede distinguirse: una zona bien aireada o ventilada, que comprende parte de la red de galerías visitables por el ser humano (macro cavernas), donde es frecuente la renovación del aire, y una zona de aire en calma o confinado, de más lenta renovación, pudiendo presentar altas concentraciones de CO₂ y otros gases (YARBOROUGH, 1978). Esta zona comprende las partes más profundas de macro cavernas, galerías terminadas en "cul de sac" y una red de mesocavernas y vacíos menores, más profundamente incluidos en la roca-caja. En parte esta zona está constituida por mesocavernas y espacios menores, no accesibles a la penetración humana.

La región B constituye el hábitat subterráneo propiamente dicho. En la zona oscura ventilada predominan los troglófilos; los cavernícolas estrictos o troglobios ingresan eventualmente en ella si las condiciones de humedad son adecuadas. La zona oscura de aire en calma, mesocavernas y espacios menores contiguos a éstas, son el hábitat característico de los troglobios; los troglófilos son accidentales en esta zona, ya que habitualmente no son aptos para mantenerse indefinidamente en ella. Esta zona -profunda- puede por tanto comprender vacíos en muy diversa posición topográfica, incluso en la proximidad de la entrada y sector de penumbra.

En nuestra opinión, la definición ecológica de troglófilos y troglobios, entendida ésta como la de aquellos seres que completan su ciclo vital en la caverna (sean facultativos o exclusivos) y están más o menos adaptados para la vida en ella, debe excluir la región A, ya que muchos troglóxenos (incluso accidentales) son capaces de reproducirse y completar su ciclo de vida en las zonas transicionales. Esto es particularmente cierto en cuevas tropicales, de grandes bocas e importante volumen, en las cuales la región A puede tener gran extensión.

En la red tridimensional de espacios que afecta al volumen de un macizo, HOWARTH (1983) distinguió tres clases de tamaño biológicamente significativas: macro cavernas (mayores de 20 cm), mesocavernas (0.1 a 20 cm) y micro cavernas (menores de 0.1 cm). La primera admite grandes vertebrados, la segunda es caracterizada por un microclima favorable a los artrópodos cavernícolas, mientras que la tercera es demasiado pequeña para la mayoría de los artrópodos cavernícolas. Lógicamente, estos límites son también aproximados, y dependen a su vez de las dimensiones de los organismos (incluyendo sus formas larvianas). Pero de modo general puede decirse que las micro cavernas, aunque son recorridas por el aire y el agua de infiltración, normalmente están desprovistas de macro invertebrados, aunque pueden contener diversos animales microscópicos, principalmente acuáticos, como ácaros, ostrácodos y copépodos.

Para la fauna acuática la zonación indicada es menos significativa, ya que el hábitat acuático subterráneo puede extenderse hasta la proximidad de la superficie, bien sea en la zona de infiltración o en la de surgencia, ya que en su definición no interviene la atmósfera subterránea. Así, en medio tropical son frecuentes los casos de peces y crustáceos cavernícolas cuya distribución acuática prácticamente llega hasta las entradas y zonas iluminadas, reduciéndose a su mínima expresión la región transicional.

En resumen, el medio terrestre del ecosistema subterráneo comprende un ambiente transicional y otro verdaderamente hipogeo, subdividido este último en una zona aireada y otra de aire en calma o menos ventilada. Proponemos denominar a éstos: Ambiente superficial (el conjunto de la región A), ambiente intermedio (la zona aireada), y ambiente profundo ("deep cave" ambiente = la zona de aire en calma). La posición topográfica y extensión de estos ambientes es dependiente de la morfología del macizo y sus cavidades y del régimen de intercambio de aire. Entre unos y otros ambientes existen gradientes y no límites estrictos.

4. Condiciones adversas del hábitat subterráneo.

En las cavernas, la severidad del medio se acrecienta al profundizar en él, desde la superficie hacia el interior de la roca. Para adaptarse al ambiente subterráneo los organismos tendrán que superar una serie de gradientes o barreras, físicas y ecológicas.

La primera barrera la constituye la oscuridad total. Algunos invertebrados troglóxenos dotados de quimiorreceptores o vertebrados dotados de ecolocación, podrán superar esta barrera y desplazarse en la zona oscura; pero la inmensa mayoría de los animales no está dotada de mecanismos de orientación que les permitan desenvolverse en oscuridad total. Los animales capaces de visión nocturna en realidad están adaptados a utilizar bajas intensidades luminosas, pero son incapaces de ver en oscuridad total.

La segunda barrera es trófica. Desde un punto de vista alimentario, los cavernícolas son detritívoros (o carnívoros que predan sobre éstos). Incluso los considerados carnívoros son omnívoros o parcialmente detritívoros, al menos durante parte de su ciclo de vida. Los cavernícolas se alimentan en realidad de fragmentos de materia orgánica, de origen vegetal y animal, que ingresan por gravedad y arrastre por las aguas de infiltración, especialmente coloides y solutos depositados por las aguas percolantes y depósitos de crecida. A diferencia de las cavernas, en el medio intersticial y en el edáfico normalmente está presente un cierto porcentaje de algas y vegetales, los cuales faltan en las cavernas. Por ello, muchos representantes del suelo o del intersticial, aparentemente capaces de desenvolverse en oscuridad, resultan excluidos de las cavernas por razones tróficas.

La tercera barrera, para los cavernícolas terrestres, la constituye la elevada humedad relativa, con valores de saturación o próximos. En invertebrados terrestres, la adaptación al ambiente húmedo de las cuevas requiere de intercambios gaseosos a través de la piel y de un incremento de la permeabilidad relacionada con el control del balance hídrico corporal, ya que la humedad relativa está por encima del valor de equilibrio de sus fluidos corporales. Los cavernícolas terrestres prácticamente viven en un ambiente acuático. Los cavernícolas acuáticos pueden desplazarse de unos a otros cuerpos de agua gracias a que la atmósfera subterránea permanece saturada de vapor de agua. Esta condición anfibia se presenta en general entre los cavernícolas estrictos. Adicionalmente, grandes extensiones de las redes subterráneas pueden resultar inundadas de modo rápido e impredecible; y los cavernícolas -terrestres y acuáticos- sobreviven a las inundaciones. Los movimientos de masas de aire en el interior de las cuevas son en cambio un factor desfavorable, ya que su acción desecante produce la deshidratación: mínimas cantidades de aridez son letales para los troglobios. La reducción de la cutícula y pérdida de estructuras tegumentarias (asociada al control del balance hídrico) afecta a ojos y pigmentación, y es en parte independiente de requerimientos energéticos (SEMENOVA, 1961; GALAN, 1993). Muchas de las reducciones de los cavernícolas están pleiotrópicamente relacionadas y son controladas por vía genética y hormonal. La elevada humedad de las cavernas juega así un importante papel en la adaptación de los organismos al ambiente hipogeo.

Barreras adicionales las constituyen las habilidades de los organismos para desenvolverse en el ambiente profundo, donde se acrecientan las condiciones adversas: recursos tróficos dispersos y escasos; red tridimensional y laberíntica de vacíos -a menudo con superficies rocosas húmedas y resbaladizas-; atmósfera saturada con mezcla de gases; elevada radioactividad natural; niveles subóptimos de CO₂ y oxígeno en el aire (HOWARTH, 1993), y bajo contenido de oxígeno en los cuerpos de agua. Los cavernícolas deben adaptarse a vivir en estas condiciones de severo stress. La reducida tasa metabólica de los cavernícolas probablemente es uno de los mecanismos involucrados para sobrevivir bajo tales condiciones. Pocos animales pueden explotar el bioma subterráneo, aún cuando -paradójicamente- los recursos tróficos puedan ser importantes.

El hábitat subterráneo es creado y ampliado progresivamente. Este proceso de creación de vacíos -llamado karstificación- va acompañado del hundimiento del drenaje y de la formación de galerías aéreas con atmósfera saturada de vapor de agua. Para los organismos epigeos de la vecindad inmediata y de medios transicionales se ofrece un nuevo hábitat, con cierta cantidad de recursos tróficos, que han sido sustraídos de los ambientes superficiales. Como toda área nueva, ésta se ofrece a la colonización de aquellos organismos que sean capaces de utilizar dichos recursos y posean la aptitud necesaria para desenvolverse en el nuevo medio. Este es comparativamente más adverso a medida que se profundiza en él. Pero a la vez es un medio estable climáticamente, capaz de excluir a predadores epigeos y parásitos, y que proporciona recursos que no están siendo utilizados por otros organismos (baja competencia). Estas ventajas pueden resultar atractivas para los potenciales colonizadores.

5. Ambientes transicionales

El ecosistema hipogeo no es un sistema cerrado ni aislado, sino que física y tróficamente está abierto a numerosos intercambios con los ecosistemas limítrofes. Desde un punto de vista energético es un sistema que está siendo alimentado por un flujo de materia orgánica procedente de superficie.

Entre la superficie del suelo y el ambiente profundo de las cuevas se sitúan zonas y ambientes transicionales. A nivel de los grandes conductos que forman las macrocavernas visitables por el ser humano ya hemos indicado que existe un ambiente superficial (región de entrada) y otro intermedio (con fluido intercambio atmosférico). A menor escala existe una continuidad entre la red de microcavernas y fisuras de la roca y otros ambientes creviculares e intersticiales cuyo tamaño de grano y posición espacial pueden ser muy variables. Estos ambientes transicionales - con respecto al cavernícola- y en continuidad física con el mismo, pueden contener distintos conjuntos faunísticos y las fronteras entre ellos son muy dinámicas. Con relación a ellos, el ambiente profundo de las cuevas constituye el caso más extremo.

5.1. Ambientes transicionales terrestres

El MSS -medio subterráneo superficial (JUBERTHIE et al., 1980)- comprende un conjunto de espacios entre bloques por debajo del suelo y en el contacto con la roca-caja disgregada (sea ésta caliza o de otra litología), pero en todo caso de tamaños mayores a 1 mm, por lo que el MSS suele faltar cuando los espacios entre los fragmentos gruesos están colmatados por materiales finos, arcillosos, lo que es común en terreno calcáreo. En el MSS ha sido encontrada una fauna característica, que comprende tanto formas epigeas y edáficas como algunos troglobios, principalmente coleópteros Bathysciinae y Trechinae. Hoy se conocen casos de especies de estos grupos que habitan en el MSS y en cavernas indistintamente; sólo en cuevas; o sólo en el MSS (RACOVITZA, 1983). Entre los Bathysciinae han sido estudiados casos en los montes Apuseni (Rumania) en los cuales hay una continuidad entre las cavernas del macizo calcáreo y el MSS; en invierno las poblaciones son muy abundantes en las cuevas y faltan en el MSS, mientras que en otoño aumentan los efectivos en el MSS y disminuyen en las cuevas (RACOVITZA, 1983). Un sistema de vacíos interconectados similar puede presentarse en áreas volcánicas (OROMI et al., 1986).

HOWARTH (1983) ha mostrado que formas troglomorfas como el ortóptero *Caconemobius* sp. o la araña *Lycosa howarti* colonizaron tubos de lava de menos de 6 años de edad en Kilauea (Hawaii), y que muy diversos cavernícolas pueden desplazarse y dispersarse a través de este hábitat fisurado en lava. Además recientemente ha encontrado especies cavernícolas en un ambiente húmedo existente en ripio y bloques de lava en taludes de carretera (HOWARTH, 1991). De modo similar LELEUP (1952, 1956) y GALAN (1993) han mostrado que existe un medio comparable en zonas de selva tropical de Africa y Sudamérica, constituido por espacios entre bloques o

coluviones recubiertos por un espeso colchón edáfico. Este medio es muy rico en materia orgánica y su microclima es muy húmedo y prácticamente isotérmico a partir de 1 m de profundidad. Estos medios transicionales, catalogados como creviculars, son húmedos y oscuros, con fluctuaciones de la temperatura a tenor de la profundidad y con mayor abundancia de recursos tróficos que las cuevas, ya que la fuente de vegetales verdes está muy próxima.

Para los cavernícolas terrestres, los suelos y su fauna constituyen un ecosistema próximo. Los suelos están formados por una mezcla de materiales de origen inorgánico y orgánico. Los primeros son producto de la meteorización de las rocas y de su transporte y depósito; los segundos provienen de la descomposición de la vegetación y restos animales. Las capas del suelo albergan una fauna edáfica característica. La fauna de los musgos -muscícola- (VANDEL, 1965), de la hojarasca del suelo y del humus -humícola o hemiedáfica- (DECU et al., 1987), y de los horizontes inferiores del suelo -endógea o edafobia- (COIFFAIT, 1959), ha dado origen también a cierto número de formas cavernícolas. Algunas de éstas habitan en las cuevas en biotopos similares a los de su lugar de procedencia, particularmente en la región A. Otras han diferenciado formas más modificadas, troglófilas y troglobias. Esto no debe extrañar ya que en última instancia, si nos remontamos lo suficiente en el tiempo, todos los cavernícolas han derivado de epigeos, y es lógico que la colonización de las cuevas proceda a través de medios transicionales próximos o paralelos al cavernícola. Diversos grupos de nemátodos, oligoquetos, moluscos, arácnidos, crustáceos terrestres, diplópodos, quilópodos, insectos apterygotos (colémbolos, dipluros, tisanuros) y pterygotos (principalmente coleópteros) proceden de alguno de los biotopos edáficos. El medio edáfico es oscuro, térmicamente fluctuante y de elevada humedad; los habitantes del suelo (endógeos) viven o cavan sus galerías en un medio intergranular, próximo a las fuentes de materia vegetal o a sus primeros estados de descomposición, y en este medio realizan migraciones verticales para escapar de las oscilaciones desfavorables a la vez que para aprovechar la diversidad de nutrientes disponible, que es considerablemente más elevada que en el ambiente profundo de las cuevas. Aun cuando las cuevas y el edáfico compartan algunos elementos comunes, los suelos y su fauna constituyen un ecosistema muy diferente al cavernícola. Es importante destacar que ningún investigador ha extendido el término troglobio para aplicarlo a la fauna edáfica.

5.2. Ambientes transicionales acuáticos

Las marcadas diferencias entre los ambientes transicionales terrestres y las cuevas han favorecido que ambos permanezcan como biotopos distintos. No ha ocurrido lo mismo con el medio acuático intersticial y de hecho hay toda una escuela de limnólogos que ha extendido el uso del término stygobio para aplicarlo a los habitantes de las aguas subterráneas continentales (sean éstas freáticas, intersticiales, kársticas, o litorales marinas), con lo cual se ha introducido una considerable confusión en el terreno bioespeleológico.

La fauna de las aguas freáticas contiene muy pequeños organismos que habitan los intersticios entre granos de arena y grava fina. Este medio ha sido denominado intersticial o hiporrheico (ORGHIDAN, 1959) y su fauna ha sido llamada intersticial o phreatobia (MOTAS, 1958). La fauna intersticial está estrechamente relacionada con el tamaño de los intersticios y de las partículas; en general son organismos muy pequeños (300 micras a 1 mm), elongados y a la vez aplanados; la microfauna predominante está constituida por Rotifera, Gastrotricha, Tardigrada, Nematoda, Ostracoda, y Copepoda; también suelen presentarse Syncarida, Isopoda, Amphipoda, Hidrachnella, Limnolhalacarida, Oligochaeta, Turbellaria, e incluso pequeños peces, en zonas endorreicas. La primera aproximación al estudio del conjunto de la fauna intersticial es debida a SASSUCHIN et al. (1927) quienes crean una extensa terminología del psammon (biocenosis de la arena). Las clasificaciones se han ido complicando progresivamente ya que existe una enorme diversidad de biotopos intersticiales. Autores rumanos (ORGHIDAN, 1955; MOTAS, 1962) y germanos (SCHWOERBEL, 1961; KRAUS, 1959) consideran que en el intersticial o hiporrheico

existen dos zonas distintas: una superior con predominio de Hydrachnella y una zona freática profunda con predominio de Limnohalacarida. PENNAK & WARD (1986) distinguen el hiporrheico (capa superior, de aprox. 15 cm, bajo el lecho de ríos), de las aguas subterráneas adyacentes (intersticial). DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1960) prefiere utilizar Terrenos permeables en pequeño, para diferenciar al intersticial de los Terrenos permeables en grande (acuíferos en fisuras y conductos). Hoy se acepta prácticamente como sinónimos a todos los términos anteriores, que referiremos como intersticial, aunque teniendo presente que hay una enorme diversidad de situaciones a tenor del tamaño de grano del sedimento, de su posición en el acuífero y de la velocidad de flujo del agua, cuyos cambios determinan migraciones verticales y laterales de fauna.

De modo general, en el intersticial la luz decrece rápidamente con la profundidad y a aproximadamente 10 cm de profundidad el medio es oscuro. No suele haber plantas verdes en la zona inferior, pero sí en la superior. La temperatura muestra -según el clima- una cierta amplitud diaria y estacional, decreciendo con la profundidad. Igualmente es variable y decreciente la concentración de oxígeno disuelto. Normalmente a 30 cm de profundidad hay muy poco oxígeno: 5-1 mlgr/lit dependiendo de la temperatura y época del año (WILLIAMS & HYNES, 1974; WHITTMANN & CLARK, 1982); ésto en parte es debido a la gran cantidad de materia orgánica en descomposición, la cual determina altos niveles de reducción, decreciendo el O₂ disuelto y limitando las posibilidades de vida.

La distribución y abundancia de la fauna intersticial son dependientes del biotopo. DANIELOPOL & ROUCH (1991) han encontrado en ostrácodos una correlación entre su tamaño y el tamaño de grano del sedimento, y entre la abundancia de animales y la concentración de oxígeno. En la distribución de meiofauna -especialmente copépodos Harpacticoida- ROUCH et al. (1989) han encontrado que ésta prefiere algunas situaciones topográficas, como bancos de grava, y evita zonas con reducido contenido de oxígeno disuelto y áreas de alta velocidad del agua. La fauna intersticial en su conjunto difiere de la cavernícola, aunque hay casos en que alguno de los biotopos intersticiales comparte elementos comunes, como p.ej. isópodos Stenasellus o anfípodos Niphargus en Europa. No obstante, generalmente se trata de especies distintas del mismo género, siendo más estenotermas y alcanzando mayor talla las cavernícolas. En ocasiones la misma especie stygobia habita simultáneamente en aguas kársticas e intersticiales, como es ejemplificado por algunas especies del género Pseudoniphargus (NOTENBOOM, 1986).

MATHIEU & TURQUIN (1992) han mostrado que en los grupos de stygobios con representación simultánea en cuevas y en el intersticial hay un proceso de adaptación diferencial, estrechamente dependiente de las condiciones ecológicas del biotopo. La estrategia de vida de las formas cavernícolas está relacionada con un medio en el que las variaciones del ciclo hidrológico son relativamente drásticas (con frecuentes sequías de verano), el espacio de vida es amplio, el suplemento de comida bajo, y se producen pocos cambios en factores ambientales tales como la temperatura. La estrategia de las formas intersticiales es diferente, debido a que es un medio que nunca se seca, el alimento es abundante, los cambios térmicos son mucho más importantes, y el espacio intergranular en el sedimento es reducido. Ello determina diferencias fisiológicas y anatómicas entre los representantes de ambos medios.

Del mismo modo, existe una completa transición que va desde la fauna marina litoral, a la dulceacuícola intersticial y a la cavernícola. Muchos cavernícolas acuáticos de origen marino han seguido esta vía para colonizar las cuevas. Diversos autores (YAGER, 1981, 1987; PALMER, 1986; ILIFFE, 1990) reportan la existencia de un medio crevicular que conecta ambientes marinos con el hábitat anchihalino de los blue-holes y cuevas litorales mixo-halinas (HOLTHUIS, 1973); en él la presencia de algas y fitoplancton puede también ser importante o, en todo caso, existe una fuente próxima de vegetales verdes. A tenor del tamaño de las fisuras y espacios, la fauna de estos ambientes puede ser muy afín a la cavernícola. Finalmente, otros grupos de organismos acuáticos

han colonizado a las cuevas a partir de las aguas epigeas directamente, como ha ocurrido con la mayoría de los peces cavernícolas (WILKENS, 1988; TRAJANO, 1989; ANDRIANI, 1990; PEREZ & VILORIA, 1994).

6. Diferencias entre zonas tropicales y templadas

Hasta 1970 eran sumamente escasos los troglobios conocidos en zonas tropicales y cuevas lávicas. Se pensaba que esta ausencia de cavernícolas estrictos en cuevas tropicales era debida a la falta de grandes oscilaciones climáticas durante el Pleistoceno en los trópicos (VANDEL, 1965; BARR, 1968; MITCHELL, 1969), mientras que en zonas templadas ocurrían las glaciaciones, las cuales eliminaban de la superficie las anteriores poblaciones de tipo subtropical y tropical. En esta visión, se consideraba necesario la eliminación de las poblaciones de superficie para producir el aislamiento de las poblaciones cavernícolas, las cuales podrían entonces especiarse alopátricamente y evolucionar como troglobios. En esta concepción, la fauna troglobia era considerada relictual: había podido sobrevivir a las fluctuaciones climáticas gracias a haber encontrado refugio en el estable ambiente de las cuevas, mientras que en superficie las condiciones de vida se tornaban desfavorables y provocaban o bien la migración a otras áreas o bien la extinción. Por ello se creía que los troglobios eran especies longevas y eran considerados relictos filogenéticos: los únicos supervivientes de antiguos linajes y auténticos "fósiles vivientes". Sus convergentes caracteres troglomorfos, más que una adaptación a las cuevas, eran considerados caracteres degenerativos propios de una etapa final -senescente- en la evolución de sus linajes respectivos.

En las tres últimas décadas ha sido descubierta una abundante y diversa fauna troglobia en cuevas tropicales, en islas de reciente origen y en jóvenes cuevas de lava, de América Latina, Africa, Sudeste Asiático e islas del Pacífico. En algunos casos ha podido demostrarse una escasa antigüedad de las cavernas en algunas de estas regiones y, por consiguiente, ha quedado firmemente establecido que la evolución troglobia no necesariamente requiere mucho tiempo. A la vez, y a diferencia de las zonas templadas, muchos cavernícolas especializados de los trópicos conviven parápátrica o simpátricamente con formas epigeas de sus mismos linajes, es decir, poseen parientes epigeos taxonómica y geográficamente muy próximos. La fauna de numerosas cuevas estudiadas en los trópicos muestra ejemplos tanto de formas relictas como otros no-relictuales (CHAPMAN, 1986; PECK, 1986; HOWARTH, 1983, 1986; GALAN, 1995; entre otros), de lo que se deduce que la evolución troglobia no sólo puede haber ocurrido en el pasado sino que también ocurre activamente en la actualidad.

Hoy la principal diferencia entre cavernícolas de zonas tropicales y templadas reside en sus proporciones en el conjunto de la fauna cavernícola de una región. En general, la biomasa y diversidad en las cuevas tropicales es mucho más alta que en zonas templadas, como también lo es en los ambientes de superficie. Pero la proporción en número de especies de las distintas categorías es en cambio, comparativamente, muy diferente. La proporción troglobios/troglófilos es considerablemente más elevada en zonas templadas. Aproximadamente esta proporción en cuevas de Europa es de 0.5 o mayor mientras que en los trópicos puede variar entre 0.1 y 0.05, o incluso menor. Un ejemplo numérico representativo: en cuevas de Gipuzkoa (Pirineos Vascos, entre España y Francia) hay 102 especies troglobias y 84 troglófilas ($pr=0.55$); en cuevas del norte de Venezuela hay 25 especies troglobias y 250 troglófilas ($pr=0.10$) (GALAN, 1993; 1995).

La menor abundancia relativa de troglobios en los trópicos podría ser debida a la mayor abundancia de recursos nutritivos en las cuevas tropicales (especialmente guano), lo cual tendría el efecto de inhibir la especialización troglobia (HAMILTON-SMITH, 1971; CULVER, 1982). En los trópicos muchas cuevas son eutróficas o mesotróficas, siendo más escasas las oligotróficas, mientras que en zona templada la gran mayoría de las cuevas son oligotróficas. Esta hipótesis considera que la adquisición de troglomorfismos es en parte un proceso compensador de economía

energética: en un ambiente donde el alimento es abundante los animales no necesitan reducir ojos o pigmentos u otras estructuras para desarrollar apéndices elongados y mayor número de elementos quimiorreceptores y táctiles, lo cual sería el caso en cuevas tropicales, mientras que en cuevas templadas, donde el alimento es escaso y la temperatura más baja, los animales deben economizar energía en unos procesos para destinarla a otros, y de ese modo surgirían las reducciones estructurales características de los troglobios (SKET, 1985; HÜPPPOP, 1986).

Sin embargo, detalladas investigaciones han mostrado que en los trópicos existen tanto cuevas eutróficas como mesotróficas y oligotróficas. Una misma cavidad puede contener secciones eutróficas junto a grandes extensiones oligotróficas. Generalmente los grandes rellenos de materia orgánica y guano presentes en cuevas tropicales se encuentran en secciones del ambiente superficial o del intermedio, mientras que el ambiente profundo es predominantemente oligotrófico, y comparativamente muy semejante al ambiente de cuevas templadas. Los troglobios tropicales han sido encontrados tanto en ambientes oligotróficos como eutróficos y no puede decirse que exista una regla clara que relacione la presencia de troglobios con la escasez de recursos nutritivos. También cabe señalar que muchas cavidades o secciones de éstas en cuevas tropicales son consideradas eutróficas por la presencia de grandes rellenos de guano de quirópteros o de guácharos; estas cuevas sostienen una abundante y diversa fauna guanobia característica, con hasta más de 100 especies distintas de invertebrados en el caso del guano de guácharos (DECÚ et al., 1987; HERRERA, 1995). Pero tales biocenosis, propias del guano más que de la caverna en sí, faltan en las cuevas no-guaníferas. Es decir, la existencia de guano, más que enriquecer de nutrientes al conjunto del ecosistema hipogeo, lo que hace es crear una biocenosis adicional en las cuevas que lo presentan. Los cavernícolas estrictos pueden o no beneficiarse, indirectamente, de la presencia de fauna guanobia.

Todo ello lleva a pensar que, aunque en los trópicos existe mayor diversidad y biomasa en los ecosistemas, la colonización y adaptación de los animales a la vida cavernícola es un fenómeno general, que ocurre en toda región y litología donde el hábitat cavernícola esté disponible.

La existencia en muchas cuevas tropicales de troglobios que poseen parientes epigeos cercanos hace pensar que el relictualismo en la fauna cavernícola es un fenómeno secundario. Más que relictos aislados en las cuevas por cambios climáticos, los troglobios parecen haberse transformado en formas altamente especializadas precisamente para poder explotar los recursos del ambiente profundo de las cuevas.

La frecuente recolección de troglobios en el ambiente profundo, mesocavernas y espacios menores, sugiere que éste es su hábitat preferente y que en él se da la especialización troglobia. La presencia -circunstancial- de troglobios en macrocavernas y galerías amplias indica que éstas son habitadas por los troglobios a partir del ambiente profundo y no son por tanto el biotopo en el cual ocurre la troglobización.

Una diferencia importante entre cuevas tropicales y templadas radica en la extensión relativa de los distintos ambientes subterráneos. Como regla general ocurre un fenómeno climático; en los trópicos la oscilación térmica diaria es mucho más importante que la oscilación estacional. Asociado al cambio térmico y barométrico diario, en las cuevas tropicales son frecuentes los desplazamientos de masas de aire y los efectos desecantes. A la vez, debido a su mayor temperatura, en las cuevas tropicales en caliza las tasas de disolución y evaporación de la calcita son más elevadas. Esto hace que sean excavadas galerías de gran volumen y que en ellas los depósitos de travertino y espeleotemas sean también grandes. En comparación con cuevas de zona templada, el diámetro promedio de galerías y conductos en las cuevas tropicales es varias veces mayor que en las templadas. Los movimientos de aire y el efecto desecante son mayores en cuevas de amplias bocas y galerías de gran volumen, y esto hace que el ambiente intermedio

posea gran extensión. Es este ambiente, propicio para los troglófilos y sólo temporal o parcialmente usado por los troglobios, el que predomina en zonas tropicales. En zona templada, en cambio, el ambiente profundo es predominante y de gran extensión, mientras que el ambiente intermedio suele ser reducido. Esta diferencia en la extensión de los distintos ambientes probablemente influya en las proporciones encontradas entre troglobios y troglófilos en cuevas tropicales y templadas.

CARACTERISTICAS DE LA FAUNA CAVERNICOLA

Lo más sorprendente de la fauna troglobia es el alto grado de convergencia de caracteres anatómicos, fisiológicos y comportamentales, que repetidamente presentan los cavernícolas estrictos de las más diversas regiones y de distintos grupos zoológicos, y que han recibido el nombre de troglomorfismos (CHRISTIANSEN, 1962).



1. Pre-adaptaciones y adaptaciones.

Anatómicamente, los caracteres más frecuentes en los organismos cavernícolas son: reducción y atrofia del aparato ocular, adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación, elongación del cuerpo y apéndices, reducción o atrofia de alas y otros apéndices con reducción de su capacidad de dispersión o de natación, multiplicación y optimización de la dotación sensorial no-óptica, como quimiorreceptores, higrorreceptores, termorreceptores y mecanorreceptores. Fisiológicamente es común una tasa metabólica reducida, bajo consumo de oxígeno por unidad de tiempo, hábitos alimentarios polípagos y resistencia al ayuno, menor número de huevos de mayor tamaño, etapas larvales contraídas, más lento desarrollo embrionario, mayor longevidad y sesgo de la estructura poblacional hacia los adultos. Etológicamente puede constatarse una pérdida de los ritmos internos más comunes (como el ritmo circadiano), vida más pausada con frecuentes períodos de letargo, menor agresividad y menores reacciones de escape. Como estrategia de vida desde un punto de vista reproductivo existe en los troglobios la tendencia a pasar de una estrategia de la r (oportunistas, con gran flujo de energía a través de su biomasa) a una estrategia de la K (especialistas, altamente eficientes, capaces de mantener su biomasa con un moderado flujo de energía) (MARGALEF, 1976), y más precisamente a una estrategia de la A (estrategia de adversidad, apta para desenvolverse en un medio severo y de escasos recursos) (GREENSLADE, 1983; ROUCH, 1986).

La posibilidad para los organismos epigeos de colonizar el hábitat hipogeo supone la adquisición previa o progresiva de nuevos caracteres, tanto anatómicos como principalmente fisiológicos. Los organismos que ya son muy higrofílicos o poseen ojos reducidos y mecanismos químicos de orientación podrán desenvolverse rápidamente en el ambiente húmedo y oscuro de las cavernas. El conjunto de caracteres que ya posee un grupo zoológico antes de su ingreso a las cavernas constituye un conjunto de pre-adaptaciones, en el sentido clásico (VANDEL, 1965). De acuerdo con HOBBS et al. (1977), ROUCH & DANIELOPOL (1987), HOCH & HOWARTH (1989), o NOTENBOOM (1991), estas preadaptaciones pueden ser vistas en parte como no-adaptaciones y principalmente como ex-adaptaciones sensu GOULD & VRBA (1982). Las primeras son caracteres sin uso especial antes del cambio de hábitat y los cuales resultan favorables en el nuevo medio colonizado. Las segundas son adaptaciones resultado de selección natural en el hábitat de procedencia los cuales también resultan ventajosos en el nuevo hábitat. Los hábitos alimentarios poco especializados o la reproducción béntica en anfípodos Hadzidioidea (un grupo con numerosos representantes stygobios) ya los poseen las formas de superficie marinas y resultan ventajosos en las cavernas. La anoftalmia y depigmentación cutánea, frecuente en colémbolos edáficos, hace de ellos un grupo con claras ventajas para colonizar el ambiente subterráneo. Hábitos detritívoros y carnívoros en coleópteros Catopidae y Carabidae, respectivamente, son caracteres ya presentes en sus respectivos linajes.

Nótese sin embargo que en organismos procedentes de medios transicionales, como el edáfico o el intersticial, diversos caracteres "troglomorfos" son en realidad pre-adaptaciones adquiridas en su ambiente de procedencia. En su evolución cavernícola posterior, los colémbolos edáficos p.ej.

desarrollan troglomórficamente la estructura del pié y uñas terminales o la elongación del cuerpo, mientras muchos representantes diminutos del medio intersticial dan origen a cavernícolas mucho más grandes y más estilizados (= gigantismo, común en anfípodos e isópodos stygobios); igualmente a nivel reproductivo se da un acentuado paso a estrategias de la K, en casi todos los grupos.

En otros casos, la depigmentación y anoftalmia, o la elongación del cuerpo y apéndices, resultan ser adaptaciones adquiridas progresivamente al colonizar el medio hipogeo. Este es particularmente el caso en macrofauna terrestre y acuática que no procede de medios intergranulares edáficos o intersticiales. Algunos ejemplos, entre los troglobios tropicales de Venezuela, pueden encontrarse en decápodos Pseudothelphusidae, amblypigios Charontidae y peces Trichomycteridae y Loricariidae (GALAN, 1995). En Sarawak (Malasia) y Nueva Guinea han sido señalados ejemplos similares en decápodos Sundathelphusidae y Potamidae, arañas Pholcidae, escorpiones Chaerilus, blatóideos Troglobattella y quilópodos Paradoxomatidae (CHAPMAN, 1986).

En consecuencia, los troglomorfismos no son caracteres absolutos, generalizables a todos los casos, sino que su definición como tales requiere una adecuada comparación con los ancestros de sus respectivos linajes y con sus epigeos relativos.

Obsérvese también que el proceso de adaptación cavernícola no es diferente al postulado para la adquisición de ex-adaptaciones en el hábitat de procedencia. En las formas pre-adaptadas la troglobización es una ultraespecialización posterior. A la vez, las pre-adaptaciones juegan un papel esencial en la colonización inicial y en la generación de formas troglófilas (primeras etapas de la colonización), pero no o mucho menos en la evolución troglobia (última etapa), como veremos más adelante.

El término "troglomorfismo" es introducido por CHRISTIANSEN (1962) para designar aquellos caracteres fenotípicos que caracterizan la evolución cavernícola y sirven para identificar a los organismos adaptados al ambiente de las cuevas. Básicamente son los mismos que VANDEL (1965) atribuye a los troglobios, pero la visión de Christiansen es crítica con la clasificación ecológica de RACOVITZA (1907) y considera que los términos troglobio y troglófilo son inadecuados porque no hacen referencia al grado de adaptación de los organismos a las cuevas. Él considera que la exclusividad o no de vivir sólo en cuevas, no es un criterio adecuado y, a la vez, encuentra también dificultades para que sea verificable si una especie completa o no la totalidad de su ciclo vital en cuevas. Por tanto, la única clasificación ecológica válida -en su opinión- debe basarse en la morfología de los cavernícolas. Los términos troglobio y troglófilo son sustituidos en la clasificación de CHRISTIANSEN (1962) por "troglomorfo" y "ambimorfo", diferenciándolos por su morfología y no por su exclusividad en el ambiente de las cuevas. Los caracteres troglomorfos muestran convergencia, pero no obstante pueden variar ampliamente de un grupo zoológico a otro. Subsecuentemente el término troglomorfismo fue extendido también a caracteres fisiológicos y comportamentales (SBORDONI, 1980; CULVER, 1982; HÜPPOP, 1985; PARZEFALL, 1986). Es importante destacar que los principales caracteres troglomorfos (mencionados al inicio del apartado) no son generalizables para todos los grupos zoológicos y que considerados aisladamente tampoco son exclusivos del ambiente cavernícola

Mucha confusión ha sido introducida por diversos autores en las últimas décadas al referir como troglomorfos a especies que sólo poseen algunos de estos rasgos (como depigmentación o atrofia ocular), sin efectuar una adecuada comparación de éstos con los de sus epigeos relativos. La depigmentación y anoftalmia es común en muchos grupos marcadamente edáficos o intersticiales, así como en parásitos y guanobios. También ha oscurecido la comprensión del tema la generalización o extensión abusiva del término stygobio a todos los habitantes de las aguas

freáticas continentales (CVETKOV & ANGELOV, 1980; PETROVA, 1983) o los intentos de resucitar viejos términos, como organismos cryptozoicos o stygícolas (CHAPMAN, 1986; PECK, 1990).

Hoy está claramente establecido que algunos troglobios habitan no sólo en cuevas sino también en algunos ambientes subterráneos transicionales, así como algunos troglófilos pueden habitar simultáneamente en cuevas y medios epigeos transicionales de elevada humedad o de características parecidas. El problema semántico puede ser solucionado al entender que muchos organismos cavernícolas pueden estar limitados a cuevas o muy similares hábitats, cualquiera que sea su origen y naturaleza geológica. Son estos organismos los que presentan tendencias paralelas y convergentes, tanto en su anatomía y fisiología como en su etología y estrategia de vida, lo que -en conjunto- ha sido denominado "troglomorfismo".

Las diferencias entre troglófilos y troglobios son una cuestión de grado y no un límite absoluto, siendo los troglobios aquellos organismos en los que el troglomorfismo ha alcanzado un grado de desarrollo mucho mayor que el de otros miembros no-troglobios de su taxocenosis (GALAN, 1993). Algunos caracteres troglomorfos, principalmente reducciones estructurales, son pre-adaptaciones y por tanto ya se presentan en el hábitat de procedencia, particularmente si éste es subterráneo, como el edáfico o el intersticial. No obstante, no debe confundirse el conjunto de características de los organismos edáficos e intersticiales con el troglomorfismo convergente de los cavernícolas; autores como HÜPPOP (1985), ROUCH (1986), DANIELOPOL & ROUCH (1991), MATHIEU & TURQUIN (1992), han aportado evidencia de que los organismos de estos hábitats responden evolutivamente de modo muy distinto a los cavernícolas. Los ahora clásicos trabajos de CHRISTIANSEN (1961, 1985) y CHRISTIANSEN & CULVER (1987) sobre los caracteres troglomorfos en colémbolos Entomobryidae muestran que las dos características principales tienen su mayor similitud entre los representantes de dos hábitats diferentes: la estructura del pié es similar a la que se presenta en colémbolos acuáticos, mientras que la elongación del cuerpo es más similar a la de formas (ampliamente tropicales) que viven en árboles. Es decir, son adaptaciones en concordancia con la elevada humedad de las cuevas y la aptitud para trepar sobre superficies verticales húmedas y resbaladizas. La depigmentación y anoftalmia, en cambio, es compartida con representantes edáficos.

El uso del término "adaptación" y "caracteres adaptativos" ha confundido dos acepciones, una ecológica y otra evolutiva. Ecológicamente, tanto las formas troglófilas como las troglobias están "adaptadas" al ambiente de las cuevas, sólo que de distinto modo y a distintos biotopos. Evolutivamente, las modificaciones fenotípicas en un linaje de organismos que incrementan sus posibilidades de supervivencia o competitividad y eficiencia, han sido llamadas adaptaciones. Los troglomorfismos son adaptaciones al ambiente profundo de las cuevas en este último sentido. Recientes trabajos que incluyen análisis genéticos y ecofisiológicos han aportado evidencia sustancial de que los troglomorfismos están sujetos a selección natural y son por tanto adaptativos (SBORDONI, 1980; POULSON, 1981; CULVER, 1982; ALLEGRUCCI et al., 1982; PECK, 1986; WILKENS, 1987; FONG, 1988; CULVER et al., 1990; KANE & CULVER, 1991). Estos trabajos comparten cuatro grandes conclusiones: primero, que muchas poblaciones troglomorfas están adaptadas a una escasez de recursos tróficos; segundo, que muchos troglófilos no son troglobios en preparación o en potencia, sino formas verdaderamente adaptadas a las cuevas (particularmente a los ambientes superficial e intermedio) y las cuales no mantienen flujo de genes con poblaciones de superficie; tercero, que muchas poblaciones han invadido independientemente sistemas de cuevas y, en cada caso, los caracteres troglomorfos han sido adquiridos independientemente a través de evolución paralela; y cuarto, que los troglomorfismos de las poblaciones cavernícolas, tanto caracteres hipertrofiados como reducidos, son influidos por la selección natural.

2. Paralelismo y convergencia evolutiva

Estudios efectuados sobre poblaciones de *Niphargus* (un género de anfípodos stygobio, con especies cavernícolas e intersticiales) han demostrado que las adaptaciones y estrategias de vida adoptadas por las poblaciones cavernícolas son distintas a las intersticiales y están estrechamente relacionadas con las condiciones ecológicas del hábitat; la larga vida y bajo metabolismo de los cavernícolas está asociada a la escasez de recursos y severidad del medio, y está integrada a un conjunto de adaptaciones fisiológicas, anatómicas y comportamentales; debido a que las diferentes especies se adaptan de distinto modo a los diferentes biotopos, las características de los biotopos actúan como la fuerza conductora de la variabilidad encontrada (MATHIEU & TURQUIN, 1992). Una visión similar emerge de la comparación de poblaciones hipogeas y epigeas de peces *Astyanax fasciatus* (HÜPPOP, 1985, 1986) y *Trichomycterus guianense* (ANDRIANI, 1990; GALAN, 1995). Las diferentes poblaciones muestran una "adaptación diferencial" en su ecología y biología, y el mayor troglomorfismo encontrado en las poblaciones y especies cavernícolas (con respecto al intersticial y al medio epigeo) es convergente. Dado que existe una estrecha correlación entre las adaptaciones y las características ecológicas del medio, la convergencia es explicada por la similitud de condiciones ambientales que presentan las cavernas entre sí. Para MATHIEU & TURQUIN (1992) los anfípodos intersticiales representan la transición entre las formas epigeas (que viven en un ambiente donde el alimento es abundante y las variaciones termales fuertes y que son capaces de adaptar su metabolismo inmediatamente) y las poblaciones del karst (las cuales viven en un ambiente de escaso alimento pero térmicamente estable y que son prácticamente incapaces de adaptarlo).

Diversas hipótesis no-seleccionistas han sido propuestas como alternativa para explicar la evolución de caracteres regresivos (CULVER, 1982) y en particular la teoría de las mutaciones neutras (KIMURA, 1983); aunque no son del todo contrapuestas, se han revelado como no-demostrables. Estas hipótesis sugieren que las mutaciones reductoras que afectan a ojos y pigmentación pueden ser selectivamente neutras y que pueden acumularse y fijarse en las poblaciones cavernícolas por deriva genética a lo largo del tiempo. Ello implicaría que los caracteres regresivos no son necesariamente selectivos y que no tienen un significado adaptativo para los cavernícolas. Pero, la ausencia de datos sobre el número de loci que controlan estos caracteres y sobre la tasa de mutación en estos loci, a la vez que la falta de datos precisos sobre el tamaño de las poblaciones o el tiempo de aislamiento, dificultan la corroboración de estas hipótesis.

Aunque los troglobios son los animales cavernícolas más troglomorfos, paradójicamente no resultan ser los más adecuados para estudiar la evolución troglomorfa. Ellos representan el extremo morfológico tanto de los caracteres hipertrofiados como de los reducidos. Las técnicas cladísticas de polarización de caracteres no permiten un adecuado análisis, ya que los caracteres perdidos durante su evolución regresiva no permiten distinguir las apomorfías (especializaciones adquiridas después de su ingreso en las cavernas) de las plesiomorfías (pre-adaptaciones o caracteres presentes en el ancestral epigeo), debido a que se desconocen las características de los ancestros de sus linajes y difícilmente se puede establecer el parentesco con sus más próximos relativos epigeos, si es que estos últimos existen. Una alternativa es el estudio ontogenético, basado en el exámen de los estados homólogos de un carácter a lo largo del desarrollo, pero sólo puede ser utilizado en especies que se reproduzcan fácilmente en laboratorio, lo que a menudo no es factible en el caso de troglobios.

En contraste, los troglófilos que muestran incipientes grados de troglomorfismo y poseen poblaciones en cuevas y hábitats de superficie, con una continuidad genética entre ambas, se revelan como los más adecuados para tales estudios. En estos casos hay buenos ejemplos en los cuales, aunque el troglomorfismo no es tan acentuado como en troglobios, las diferencias en el grado de troglomorfismo entre las poblaciones epigeas e hipogeas llegan a ser considerables. Este

es el caso en los estudios de POULSON (1963), CHRISTIANSEN (1961, 1985), WILKENS (1988), y KANE & CULVER (1991) sobre peces amblyópsidos, colémbolos, peces Astyanax, y anfípodos Gammarus minus, respectivamente. Particularmente ilustrativo es el estudio de G. minus (KANE & CULVER, 1991) ya que, utilizando técnicas de electroforesis de proteínas, demuestra que existe un escaso o nulo flujo de genes entre las poblaciones hipogeas y epigeas de la misma cuenca; los autores concluyen que ésto puede deberse a que se han desarrollado incompatibilidades de cópula como consecuencia de diferencias morfológicas, siendo estas últimas adaptaciones a los ambientes respectivos (cuevas y manantiales). Aunque los resultados obtenidos en algunos casos son contradictorios, principalmente en lo que respecta a la variabilidad genética, en general ha podido establecerse la existencia de un notable paralelismo y convergencia morfológica en los caracteres troglomorfos estudiados. Tales caracteres son adquiridos independientemente por evolución paralela, existe una marcada y general convergencia evolutiva, y los troglomorfismos se revelan como adaptaciones influidas por selección natural y estrechamente dependientes de las características del ambiente hipogeo.

Indirectamente estos estudios han demostrado que la acumulación al azar de mutaciones neutras difícilmente podrían producir correlaciones positivas entre los mismos caracteres en diferentes grupos zoológicos. También es importante destacar que estos estudios, junto a los de CULVER (1987), HOWARTH (1987) y CHRISTIANSEN & MOBERG (1988) permiten rechazar teorías evolutivas generales, como la de GOULD & ELDREDGE (1986) sobre el equilibrio puntuado. Esta teoría postula que el cambio adaptativo está limitado al tiempo durante el cual ocurre el proceso de especiación. Los estudios sobre el troglomorfismo cavernícola muestran por el contrario que aunque se producen cambios durante la especiación, muchos cambios significativos ocurren previamente dentro de los límites de una simple especie.

La visión que actualmente emerge en el estudio evolutivo de los cavernícolas muestra que en los primeros grados de troglomorfismo se producen modificaciones (anatómicas y fisiológicas, incluyendo metabólicas) por adaptación al ambiente hipogeo y que la divergencia entre subpoblaciones cavernícolas y epigeas o transicionales se inicia en presencia de flujo génico (mientras aún existe conexión genética). Al progresar la divergencia anatómica se generan incompatibilidades de cópula, o diferencias en las preferencias de cópula, las cuales terminan produciendo el aislamiento reproductivo y la especiación sin la existencia de barreras geográficas, es decir, mediante mecanismos intrínsecos (no-alopátricos). La divergencia iniciada en el seno de una especie, prosigue luego como divergencia entre especies. En el desarrollo ulterior podrán presentarse casos en que se generen barreras extrínsecas (por aislamiento geográfico, capturas de drenaje, derrumbes o colapso de parte de la red subterránea, eliminación de biotopos epigeos por cambios geomorfológicos o climáticos), pero ello no constituye un prerequisite para que la evolución cavernícola, en este caso simpátrica, ocurra. En el desarrollo posterior el troglomorfismo será acentuado a lo largo del tiempo y eventos vicariantes podrán producir la fragmentación y multiplicación de especies troglobias. No obstante, salvo cuando haya claros indicadores paleogeográficos, será difícil presumir la antigüedad relativa de las formas cavernícolas, ya que los procesos de diferenciación operan a diferente velocidad y de distinto modo en organismos de diferentes grupos zoológicos y en diferentes órganos. Lo que no deja de sorprender es el alto grado de paralelismo y convergencia mostrado por los troglobios y probablemente su más sencilla explicación reside en las similares presiones ambientales que operan en el ambiente profundo de las cuevas, a pesar de la aparente heterogeneidad existente.

3. Colonización del ambiente subterráneo

Como en otros procesos de colonización de áreas nuevas, islas de reciente formación y sustratos artificiales, normalmente ocurre un cambio gradual, o sucesión. En un primer momento ingresan al nuevo hábitat organismos oportunistas, estrategas de la r, de gran capacidad expansiva; pero en etapas avanzadas de la sucesión, éstos acaban siendo desplazados por especialistas,

estrategas de la K, capaces de utilizar los recursos que ofrece el medio más pausadamente pero con mayor eficiencia.

Si consideramos el medio hipogeo como un medio zonal, con adversidad creciente a medida que se profundiza en él, podemos ver la evolución troglobia como una continuación de la colonización inicial, como un proceso en etapas. En la zona superficial y transicional de la red de cavernas puede instalarse una población troglóxena heterogénea, procedente de ambientes próximos al cavernícola o transicionales; representantes muscícolas, humícolas o hemiedáficos y endógeos (procedentes de la hojarasca y suelo del bosque) y elementos del medio intersticial (para la fauna acuática), junto con numerosos invertebrados higrófilos y vertebrados dotados de ecolocación, podrán constituir importantes biocenosis troglóxenas. Al avanzar la colonización de la zona oscura, de elevada humedad relativa, los organismos tendrán que enfrentar condiciones físicas y tróficas, no ya transicionales, sino claramente diferentes de las epigeas. La adquisición adaptativa de mecanismos de regulación del balance corporal de agua y el éxito para completar la reproducción y obtención de alimento en la zona oscura, ocurrirá por cambios (anatómicos y fisiológicos) que iniciarán la divergencia de los ancestros epigeos. En tanto las formas troglófilas no pasen un segundo gradiente, su adaptación a la vida cavernícola no hará de ellos elementos muy modificados. Es necesaria una nueva presión de selección, alcanzable en el ambiente profundo, para que los organismos troglófilos pasen a ser troglobios. Como resultado de ello serán modificados en un grado mayor, ultraespecializados, pero tremendamente eficientes para sobrevivir indefinidamente en las cavernas a pesar del rigor de las condiciones ambientales y las vicisitudes históricas.

El proceso de ocupación de las cuevas puede describirse en tres etapas: (1) La capacidad de entrar y sobrevivir en las cuevas (básicamente en el ambiente superficial y en menor medida en el intermedio). (2) La capacidad de reproducirse y propagarse en algunas áreas del hábitat hipogeo (principalmente en el ambiente intermedio o en medios transicionales). (3) La capacidad de evolucionar linajes de incrementantes caracteres troglomorfos (básicamente en el ambiente profundo). Cada nivel presume al anterior como precursor, pero no al posterior como resultado. El paso del nivel 2 al 3 es lo que caracteriza la evolución troglobia y es un proceso distinto a los pasos anteriores. Generalmente las pre-adaptaciones son de importancia para alcanzar los dos primeros niveles, pero no el 3. Eso explica que muchos taxa en distintos grupos zoológicos sean troglófilos muy comunes en cuevas de casi todo el mundo; sin embargo, tales taxa permanecen como troglófilos, no generando formas troglobias en esos grupos (CULVER, 1982; BOTOSANEANU & HOLSINGER, 1991). Inversamente, a pesar que pocos taxa pasan del estado 2 al 3, la capacidad de adaptarse al medio profundo que presentan algunos taxa conlleva a que tengan un mayor número de especies en el nivel 3 que en el 2. Un ejemplo claro es proporcionado por los colémbolos; los representantes extremadamente edáficos de la familia Onychiuridae no muestran un claro troglomorfismo; los miembros de la familia Isotomidae y de la subfamilia Tullberginae se encuentran entre los más comunes troglófilos en todo el mundo y entre los primeros en ocupar nuevos sistemas de cuevas, pero no hay linajes troglobios en sus grupos; igualmente abundantes en cuevas son los Sminthuridae, pero sólo el género Arrhopalites ha dado origen a especies troglobias; por el contrario, la familia Entomobryidae posee numerosas formas troglobias y en ellas los caracteres troglomorfos están muy desarrollados (CHRISTIANSEN, 1985).

Los troglófilos que facultativamente invaden la zona profunda, podrán explotar recursos tróficos en ésta de modo temporal; la mayor dificultad para establecerse consistirá en su habilidad para localizar pareja y reproducirse. Mientras no consigan ésto o sólo lo logren algunas parejas aisladas, se verán en la circunstancia de tener que regresar al ambiente intermedio para completar su ciclo vital, o bien perecerán. Es de suponer que después de repetidos intentos, o cuando una subpoblación numéricamente mayor tenga éxito en sobrevivir y reproducirse en la zona profunda, se abrirá a ésta la posibilidad de ocupar un nuevo hábitat de gran extensión y, a

nivel poblacional, la subpoblación divergente podrá entonces expandirse rápidamente y desarrollarse en el nivel 3 como forma troglomorfa.

Cada una de estas fases o etapas es iniciada por poblaciones marginales con respecto al nuevo hábitat que están colonizando. Muchas estimaciones del tamaño de población en base a estudios de marcaje-recaptura muestran en troglobios valores menores que 104 individuos y en troglófilos menores que 105, lo cual es significativamente menor (al menos en 1 ó 2 órdenes de magnitud) que el de poblaciones epigeas próximas (CULVER, 1982; KANE & CULVER, 1991). No obstante, la ocurrencia de troglobios en otros hábitats transicionales como MSS o intersticial puede indicar una subvaloración de los datos censales (JUBERTHIE & BOUILLON, 1982). De todos modos, parece claro como norma general que las poblaciones troglobias son poco numerosas y sus densidades muy bajas, comparativamente.

En el caso de la colonización del medio subterráneo en los trópicos lo que puede ocurrir es que, la mayor abundancia de recursos tróficos en las cuevas y la mayor extensión del ambiente intermedio en éstas probablemente explica que predominen estrategias de la r entre la fauna preadaptada que ingresa a las cuevas. Bajo tales condiciones estos troglófilos tropicales (capaces de vivir en las cuevas y perfectamente adaptados a ellas) no obtienen ventajas ni resulta para ellos atractiva la colonización del ambiente profundo, de menores recursos desigualmente distribuidos. Como corolario, pocos se aventuran a pasar al nivel 3 y adoptar una estrategia de la A. Sólo un número reducido de especies, con tendencia a la ultraespecialización y la aptitud necesaria para ello, emprenderá ese camino. Eso podría explicar la escasez de troglobios estrategias de la A en medio tropical, o de estrategias de la K en general. En zonas templadas, en cambio, los reducidos recursos disponibles en la globalidad del ambiente subterráneo durante los episodios fríos glaciares, determinaron la eliminación de faunas pre-existentes, y sólo sobrevivieron especies capaces de explotar eficientemente estos escasos recursos, es decir, estrategias de la K, que evolucionarían como formas altamente troglomorfas. La antigüedad de éstas no es necesariamente mayor que la de muchos troglófilos no-troglomorfos tropicales, los cuales pueden ser antiguos. CHAPMAN (1986) ha expresado la opinión de que estos no-troglomorfos tropicales estrategias de la r podrían equipararse a los troglomorfos templados estrategias de la K, y que ambos serían troglobios o, por el contrario, habría que abandonar la clasificación ecológica de troglófilos y troglobios por ser inadecuada.

En nuestra opinión estas formas no-troglomorfas tropicales pueden ser definidas como troglófilos habitantes del ambiente intermedio y su existencia -perfectamente adaptada a este ambiente cavernícola- se asocia a la mayor disponibilidad de recursos y escaso rigor ambiental en esta zona de las cuevas tropicales. Lo que hace difícil considerarlos como troglobios es que no habitan en el ambiente profundo, no han adoptado una estrategia de la A que les permita resistir condiciones adversas y, como consecuencia de ello, no han sido modificados profundamente y son muy poco troglomorfos. Es en este sentido que creemos que la presencia o ausencia de troglomorfismos sí resulta indicadora de algo. Muchas de estas formas troglófilas pueden incluso estar diferenciadas de sus congéneres epigeos y hay diversos ejemplos de troglófilos tropicales que hasta el momento presente sólo son conocidos de cuevas, pero no de superficie.

Sin embargo, en medio tropical también hay formas verdaderamente troglomorfas. Estas muestran una clara preferencia de hábitat: invariablemente ellas son encontradas casi exclusivamente en pequeñas galerías, cul de sacs, y conductos sujetos a inundación justamente encima del nivel piezométrico, donde el lento drenaje de las aguas de crecida deposita alimentos aprovechables y donde la temperatura permanece constante y la humedad igual o próxima a la saturación. Esto ha sido señalado para cuevas de Papua Nueva Guinea y Sarawak, Borneo por HOLTHUIS (1979, 1980), CHAPMAN (1985), EMBERSON & MOORE (1982) y SCHULTZ (1982). Nosotros encontramos condiciones similares en cuevas tropicales de Venezuela, Brasil y Cuba

(GALAN, 1995, 1996). LELEUP (1965), PECK & KUKALOVA-PECK (1986), HOWARTH (1973), e ILIFFE et al. (1984) han encontrado fauna troglomorfa en cuevas lávicas de Galápagos, Hawaii y Canarias, incluyendo ejemplos de hábitats crípticos transicionales.

En relación a la gran diversidad de invertebrados epigeos en los trópicos, nótese que la existencia de numerosas formas especialistas o estrategias de la K está asociada a la multiplicidad de nichos ecológicos, muchos de ellos "construidos" por seres vivos, y que la especialización más común es alimentaria. Los cavernícolas, en cambio, son generalistas alimentarios ("detritívoros" polífagos) y el hábitat que ocupan es extenso pero muy uniforme; por ello, su estrategia de vida es mejor definida como una estrategia de la A, que incluye no tanto la especialización alimentaria y la limitación a un reducido nicho, sino la capacidad de utilizar variados recursos de escaso valor nutritivo bajo condiciones ecológicas severas en un hábitat extenso (GALAN, 1993). En muchos grupos zoológicos con numerosas formas troglófilas, los troglomorfismos suelen ser muy poco marcados o inconsistentes (CULVER, 1982); también faltan en biotopos específicos como los depósitos de guano, los cuales son extremadamente ricos en energía (SBORDONI, 1980); en opinión de PECK (1986) el troglomorfismo no debe ser esperado en tales casos, ya que éste ocurre o es propio de organismos que explotan grandes volúmenes terrestres o acuáticos, pero no biotopos o alimentos restringidos como los utilizados por especialistas y guanobios.

Cada fase, etapa o grado en la evolución cavernícola parte de poblaciones marginales necesariamente abundantes en su hábitat de procedencia, pero escasos en número en el nuevo ambiente. Este, como hemos visto, es de severidad creciente, pero a la vez de gran extensión. Las poblaciones iniciales, de bajo número de efectivos, que consiguen superar un gradiente y tener éxito en el establecimiento de una población reproductiva, divergirán marcadamente de sus predecesores, y la adaptación exitosa entrañará o desembocará en especiación.

ESPECIACION Y EVOLUCION

La variación en el marco de una simple especie tiene muchas implicaciones en casi todos los aspectos de la biología, especialmente en la interpretación de las especies y los procesos de especiación. Taxónomos, genetistas, evolucionistas y ecólogos han incrementado su interés por el estudio de la variación en mayor profundidad, ya que se piensa que la variación por debajo del nivel específico encierra la clave para entender el origen de las especies.



Normalmente es aceptado que el ambiente no afecta directamente a los individuos para producir caracteres morfológicos y fisiológicos adaptativos, sino que actúa a través de la selección natural sobre la composición genética global de la población como un todo. Cada población local está adaptada, a través de la selección natural, a un ambiente específico. Ya que debe haber, teóricamente al menos, un genotipo óptimo para cada población en un ambiente particular, teóricamente debería esperarse una uniformidad genética en cada población. Sin embargo, en la realidad, esto no ocurre y, por el contrario, la variación sigue existiendo como una propiedad fundamental de todos los sistemas biológicos. Todos los organismos contienen un gran almacén de variabilidad genética latente, la cual, incluso aunque no se manifieste en algunos fenotipos individuales, es un importante atributo de las poblaciones y, a su vez, de la especie como un todo.

El mantenimiento de la variabilidad genética es importante para la supervivencia de las especies y, en ocasiones, esto puede llevar a que algunos organismos (portadores de esta información genética) sean capaces de sobrevivir a drásticos cambios ambientales, los cuales producen condiciones adversas para el genotipo modal que está mejor adaptado a las condiciones originales. De modo similar la población puede contener genotipos que favorezcan la colonización de nuevos ambientes; permitiendo una mayor capacidad de supervivencia y expansión de su distribución.

Las principales fuentes de variabilidad genética son las mutaciones, el flujo de genes y las recombinaciones, mientras que los factores que reducen la variabilidad son esencialmente la selección natural y la deriva genética. La deriva genética ha sido definida por DOBZHANSKY (1951) como "fluctuaciones reales en la frecuencia de genes en poblaciones efectivamente pequeñas". En tales poblaciones pueden ser perdidos completamente genes particulares, dando así a la población rasgos característicos. La selección natural actúa favoreciendo sólo aquellos fenotipos mejor adaptados a las condiciones ambientales, capaces de sobrevivir y reproducirse, y así perpetuarse a través de sus descendientes. La variación responde por tanto a una variedad de fuerzas selectivas ambientales, dando lugar al predominio de ciertos genotipos en poblaciones de diferentes áreas o tipos de hábitat.

La variación juega un papel central en muchas discusiones sobre los mecanismos de especiación, especialmente en la controversia concerniente a los modelos alopátrico y simpátrico de especiación. La principal diferencia de opinión reside en si las poblaciones necesitan o no estar geográficamente separadas o aisladas antes de que la diferenciación ocurra.

Uno de los modelos clásicos de especiación es llamado especiación alopátrica. El carácter esencial de esta hipótesis es que las poblaciones que quedan separadas por algún tipo de barrera geográfica devienen genéticamente diferenciadas debido a la deriva genética o a la selección natural diferencial como producto del nuevo ambiente. Si las barreras son subsecuentemente removidas después de este período de desarrollo independiente hay varias posibilidades

posteriores: las dos poblaciones no han divergido suficientemente y se interreproducen libremente; la interreproducción ocurre pero con baja eficiencia de los híbridos; o la divergencia puede ser tal que las poblaciones no son capaces de copular o de producir descendientes viables. La última posibilidad es considerada especiación alopátrica, y ya se está en presencia de dos especies. Algunos biólogos sostienen que esta explicación es el único modo posible de especiación en organismos que se reproducen sexualmente (MAYR, 1970), pero otros (DOBZHANSKY, 1970; SCUDDER, 1974; WHITE, 1978) sostienen que éste es sólo uno entre varios posibles procesos de especiación. A pesar de que teóricamente la explicación alopátrica es muy plausible y lógica, este modo de especiación, como todos los otros, no ha sido observado en la actualidad.

Como veremos en los siguientes apartados, la Bioespeleología no escapa a la polémica actual sobre el concepto de especie y el de los modos en que la especiación ocurre o puede ocurrir. A menudo este tema determina la visión general que tienen diferentes autores sobre el proceso de especiación en cavernícolas, la evolución troglomorfa, y la clasificación ecológica y taxonómica de los organismos involucrados.

1. Concepto de especie

El desarrollo de la genética de poblaciones en los años 30 tiene por resultado un nuevo avance en la concepción de la sistemática y clasificación biológica de los organismos, desarrollada inicialmente por Linneo, e introduce una nueva aproximación al concepto de especie. Las especies pasan a ser definidas en términos de poblaciones, como sucintamente lo hace MAYR (1970): las especies son "grupos de poblaciones naturales interreproductoras, aisladas reproductivamente de otros grupos". Este "concepto biológico de especie" es hoy ampliamente aceptado, tanto por genetistas como por taxónomos, a pesar de haber sido criticado desde distintos puntos de vista. EHRlich & HOLM (1963), SOKAL & CROVELLO (1970) y LOVTRUP (1979) piensan que el evolucionista sólo necesita preocuparse con poblaciones y que para el taxónomo sería preferible abandonar el concepto biológico de especie y usar una aproximación estrictamente fenética (cladística). Esta visión ha sido discutida por WHITE (1978), y la controversia entre la aproximación a la taxonomía filogenética versus la fenética ha sido cubierta, entre otros, por HULL (1970); el volumen 24 de *Systematic Zoology* resume sus resultados. Es suficiente decir aquí que el concepto biológico de especie ha resistido, de lejos, a sus más fundamentales ataques, y hasta ahora es la única base conceptual válida para el trabajo de los biólogos.

El concepto biológico de especie puede resultar inadecuado cuando se trabaja con organismos en los cuales no ocurren poblaciones interreproductoras, es decir, asexuales o uniparentales. Dobzhansky excluye a los organismos uniparentales de su concepto de especie, denominándolos "pseudoespecies" (DOBZHANSKY, 1972). Los taxónomos han descrito especies tanto en organismos uniparentales como biparentales, y continúan haciéndolo; resulta claro que las primeras son distintas de las especies sexuales y han sido llamadas "agamopecies", pero ésto no resuelve el problema conceptual. No obstante, estos taxa asexuales no exhiben una caótica gama de variación, y pueden ser agrupados y denominados por sus caracteres de forma parecida a las especies sexuales, aunque se tenga en claro que la interreproducción es crucial para la delimitación de especies biológicas.

La más significativa limitación del concepto biológico de especie puede ser la ausencia de la dimensión temporal, ya que las especies son unidades esenciales de evolución. SIMPSON (1961) concibe sus especies evolutivas como "un linaje (una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones) que evoluciona separadamente de otros" y ve como problemático la delimitación de especies a lo largo del tiempo. Él sugiere que un linaje evolutivo tendría que ser dividido arbitrariamente en una sucesión de especies a lo largo del registro fósil, entre las cuales las diferencias morfológicas deben ser al menos tan importantes como las existentes entre especies vivientes del mismo grupo. Para otros filogenetistas, sin embargo, no existe un problema

conceptual en la delimitación de especies evolutivas; éstas se originan cuando un linaje se divide en dos, de modo que cada especie existe como un simple linaje que ocupa el intervalo de tiempo entre dos eventos de especiación. WILEY (1978) adopta una aproximación filogenética y modifica ligeramente el concepto de Simpson mostrando que, de hecho, las especies no evolucionan a una tasa constante, sino que "mantienen su identidad" con respecto a otras especies a través de períodos de relativa estabilidad. Esta visión del proceso evolutivo ha sido discutida entre otros por GOULD & ELDREDGE (1977).

El concepto biológico de especie y el concepto evolutivo de especie no son en modo alguno contradictorios; el primero es un caso especial del segundo, aplicado en un punto del tiempo a poblaciones contemporáneas de organismos bisexuales. En términos de genética de poblaciones, Dobzhansky p.ej. refiere las especies como arreglos de combinaciones de genes que forman "picos adaptativos", distinguibles porque los valles "no-adaptativos" de combinaciones desfavorables de genes permanecen ampliamente inhabitados. Las especies, en el caso de organismos asexuales y sexuales, pueden entonces ser visualizadas como poblaciones naturales, que evolucionan como una unidad en la actualidad, o que retienen la capacidad de evolucionar como una unidad (MEGLITSCH, 1954; WILEY, 1978). La población de una especie es la manifestación visible de un pool de genes los cuales retienen su carácter como pool unificado porque, en teoría, cualquier alelo presente puede eventualmente llegar a reemplazar a todos los factores alelomórficos del pool, bien sea como resultado de interreproducción o bien como consecuencia de la simple supervivencia diferencial en el caso de organismos asexuales. La especie es así una región independiente y distinta del espectro genético, sin importar el mecanismo envuelto en la distribución de estos genes, y es por tanto aplicable igualmente a organismos que se reproducen sexual o asexualmente.

Quizás la implicación más importante de estas ideas es, no tanto que permiten acomodar en el concepto de especie a organismos uniparentales y biparentales, sino que proveen a las especies del sentido de unidades funcionales. Esto enfatiza que las especies existen, no tanto porque estén reproductivamente separadas, sino porque poseen roles evolutivos y ocupan nichos evolutivos separados en la Naturaleza. El aislamiento reproductivo surge de la necesidad de los organismos biparentales de concentrar sus combinaciones genéticas en torno a picos adaptativos. En este sentido, el concepto biológico de especie probablemente ha sobreenfatizado el papel que juega el aislamiento reproductivo en la delimitación de especies sexuales y en el proceso de especiación.

2. Modos de especiación

En términos geográficos, clásicamente se distingue tres modos de especiación: simpátrica, parapátrica y alopátrica (ENDLER, 1977). En la especiación simpátrica no hay segregación espacial entre las poblaciones divergentes y los miembros de cada una permanecen en el área de cruce de la otra. En la especiación parapátrica las poblaciones son contiguas, y la segregación espacial (sin disyunción) y la diferenciación son seguidas por el alcance del aislamiento reproductivo. En la especiación alopátrica, el entero proceso ocurre en disyunción, debido a la presencia de alguna barrera geográfica.

Ninguna de las vías envueltas en la diferenciación incluye una garantía de que el completo aislamiento reproductivo será alcanzado, como tampoco las distribuciones finales de los organismos proveen indicaciones, en sí mismas, del modo de especiación que ha estado involucrado. La adquisición, no sólo de una distribución geográfica actual, sino de otras características, pueden ser fenómenos post-especiación. En este sentido, debe recordarse que las inferencias evolutivas nunca son hechos probados, al menos no del modo en que el parentesco evolutivo es interpretado contando con la evidencia del registro fósil. La especiación es un proceso que requiere tiempo, por lo que no es posible su observación directa; la evidencia de la especiación debe ser entonces indirecta, por lo cual es más conveniente tratar los modos de

especiación como modelos. Pero, su valor en este sentido, deja mucho que desear, ya que las predicciones derivadas de los mismos difícilmente son testables, por lo que se recurre a evaluar en qué grado son consistentes con las observaciones. MAYR (1979) reconoce que "el proceso de especiación tiene que ser reconstruido por inferencia". Por lo que el estudio de la especiación permanece en gran medida como una "ciencia ad hoc" (BUSH, 1975).

El clásico modelo alopátrico (MAYR, 1970; 1979) ha sido objeto de creciente crítica y una amplia gama de hipótesis y modelos alternativos, no-alopátricos, está ahora disponible. Discusiones sobre ellos han sido hechas por MURRAY (1972), BUSH (1975) y ENDLER (1977), entre otros. Una comprensiva revisión de la mayoría de los modelos existente es la de WHITE (1978).

Nuestra aproximación a la especiación parte, en primer lugar, del interés que reviste el tema para los taxónomos que trabajan con invertebrados en general y con los cavernícolas en particular. En insectos y otros numerosos grupos de invertebrados es claro que ha ocurrido una abundante especiación durante su exitosa radiación adaptativa. Considerando el elevado número de especies existentes (aproximadamente 1,2 millones de especies descritas y más de 10 millones de especies estimadas aún por describir) y lo que es conocido sobre su parentesco filético, es claro que muchos millones de eventos de especiación han tenido que ocurrir. Además, como los invertebrados son organismos primariamente de reproducción sexual y biparentales, cabe preguntar si estos millones de eventos han sido producidos por una interrupción del flujo de genes del tipo postulado por el modelo alopátrico (creación de barreras geográficas), o bien, si otros modelos pueden proveer explicaciones más reales y plausibles y en tal caso, qué datos pueden ofrecer éstos en términos de probar cada modelo. En segundo lugar, debido a que el karst o los sistemas de cuevas (en otras litologías) ocupan un volumen, la consideración puramente geográfica de si las distribuciones son contiguas o yuxtapuestas puede ser irrelevante, ya que la yuxtaposición horizontal puede resultar contigua verticalmente. Más bien lo que interesa discernir es si la especiación en cavernícolas puede ocurrir por la existencia de más de un modo de especiación, ya que de ello emergen visiones diferentes sobre cómo procede la adaptación y la evolución cavernícolas. En tercer lugar, puede resultar más útil mirar la especiación en término de flujo de genes (y no de distribuciones geográficas) y analizar qué puede causar su interrupción. La creciente evidencia aportada por investigaciones de campo, análisis filogenéticos, genéticos y ecológicos, experimentos de laboratorio y modelos teóricos, sugieren que el establecimiento de barreras reproductivas pre-cópula resulta crucial en el proceso de especiación y que éste ocurre frecuentemente por modos no-alopátricos.

Con la introducción de nuevas técnicas se ha hecho visible que existe una alta variabilidad genética y altos niveles de polimorfismo genético y de heterocigosis en poblaciones naturales. Una revisión de LEWONTIN (1974) concluye que la preponderancia de diferencias genéticas entre especies cercanamente relacionadas está latente en el polimorfismo existente dentro de las especies. Esta variabilidad difiere marcadamente de un grupo zoológico a otro y es mucho mayor en invertebrados que en vertebrados (WHITE, 1978).

También se ha establecido que las frecuencias génicas son heterogéneas a lo largo del área de distribución de una simple especie. Tal variación espacial es un carácter tanto de poblaciones contiguas como disyuntas. ENDLER (1977) establece que la interrupción o reducción del flujo de genes puede acelerar la diferenciación, pero no es necesaria para alcanzar la especiación. En este sentido cabe considerar dos aspectos: qué grado de extensión alcanza el flujo de genes en poblaciones naturales y qué grado de influencia tiene el flujo de genes como fuerza cohesiva.

Un ejemplo interesante lo suministran los experimentos de laboratorio efectuados sobre clinas de *Drosophila* (ENDLER, 1974; 1977): 15 demes de *Drosophila* fueron dispuestos para estudio; las clinas resultantes de la frecuencia génica de un gen marcador fueron seguidas a lo largo de 35

generaciones. Fue hallado que no existían diferencias significativas entre las clinas con hasta 40% de flujo de genes y aquéllas sin flujo génico. Todo ello sugiere que bajo fuerte presión de selección en cada deme, la diferenciación es posible, incluso cuando existe un flujo de genes tan alto como del 40%. Los resultados experimentales y los modelos teóricos muestran que es posible por diferenciación local evolucionar parapátrica o simpátricamente, a pesar de existir un considerable flujo de genes, si los gradientes de selección entre poblaciones contiguas son uniformes o si la presión selectiva es fuerte.

Si una marcada diferenciación puede originarse tanto en poblaciones continuas como disyuntas, ¿cuál de estos dos sets de situaciones tiene mayor significado?. HAMMOND (1981) ha hallado en insectos que la disyunción que no va acompañada por una diferenciación observable es, sorprendentemente, bastante común, mientras que el monomorfismo en poblaciones continuas de amplia distribución es relativamente raro. Por lo que concluye que tanto la distancia como la disyunción pueden ser responsables de la diferenciación observada en poblaciones naturales.

MAYNARD SMITH (1966) y otros autores han explorado -por medio de modelos matemáticos- las condiciones bajo las cuales la selección natural en un ambiente heterogéneo puede conducir al polimorfismo genético. El tipo de polimorfismo multi-nicho (o multi-hábitat) que la investigación de Maynard Smith sugiere que puede formarse en simpatría ha sido hallado en poblaciones naturales, como p.ej. en las poblaciones de insectos estudiadas por HALKKA (1978) y WILSON (1989). La selección frecuencia-dependiente es responsable de tal polimorfismo y la correlación entre los morfos y los distintos tipos de nicho (o de hábitat) resulta naturalmente en el establecimiento de muy diferentes frecuencias de alelos en las distintas subpoblaciones, a pesar de que los morfos se han formado en simpatría.

Otro tipo de divergencia, para la cual hay buena evidencia de su origen simpátrico, es la exhibida por las razas-hospedador (u otras razas biológicas) que ocurren en la naturaleza simpátricamente. Las razas-hospedador, las cuales se han formado rápidamente en tiempos históricos recientes, son conocidas en diversos grupos de insectos. Particularmente han sido estudiadas por BUSH (1975) en moscas Tephritidae que son plagas de variedades de árboles de manzanas introducidas en USA a partir de 1860. Sobre las variedades de plantas se han diferenciado en menos de 100 años nuevas formas de moscas de las frutas. Bush destaca que el proceso ocurre en simpatría, por simple deriva de hospedador, y que la variación genética necesaria para establecer una nueva raza-hospedador está presente en la población parental, incluso antes de que aparezca en escena un nuevo hospedador. A la vez, muestra clara evidencia de que tanto el hospedador como el sitio de cópula están ligados estrechamente y están controlados genéticamente, teniendo lugar la cópula en los frutos de la planta-hospedador. En aquellas instancias en que la cópula no está tan estrechamente ligada al hospedador, Bush concluye que una diferencia de tiempo en el momento de cópula, asociada a un cambio de hospedador, pueden generar también la divergencia simpátrica.

Una importante característica del modelo simpátrico de razas-hospedador es que sólo son requeridos unos pocos cambios en los loci claves de algún gen para permitir el contacto con el nuevo hospedador. El proceso no es iniciado por una "revolución genética" y la diferenciación asociada a un nuevo nicho ecológico no es más que su continuación (HUETTEL & BUSH, 1972). Las diferencias genéticas entre razas-hospedador pueden ser vistas como la formación -in statu nascendi- de nuevas especies. La deriva simpátrica de este tipo puede también darse por cambio de hábitat y casos similares de formación de razas-hábitats (por deriva a hábitats de reciente formación) han sido documentados para diversos invertebrados (DIEHL & BUSH, 1989); BUSH (1994) presenta un resumen de los resultados obtenidos en este sentido por los estudios de Stanhoppe et al. (1993), Carroll & Boyd (1992) y Vouidibio et al. (1989). Este origen simpátrico de nuevas especies por cambio de hábitat o de nicho ecológico es probablemente uno de los

principales factores involucrado en la alta diversidad que presentan los ecosistemas tropicales y en la co-evolución entre insectos y plantas, por lo que la divergencia y especiación simpátrica -vía una deriva de hábitat- puede ser muy común. En la especiación de los cavernícolas muy probablemente operan derivas de este tipo, pudiendo ser iniciada la divergencia por diferencias en la elección del biotopo de cópula o del momento de cópula, ya que este último suele estar correlacionado positivamente con la disponibilidad de alimento y condiciones ecológicas favorables, las cuales son distintas en los ambientes epigeos e hipogeos.

La partenogénesis y la poliploidía pueden intervenir dando origen a tipos especiales de especiación. La partenogénesis ocurre en muchos grupos animales y plantea diversas dificultades filosóficas al biólogo. Los sistemas sexuales no son universales. BLACKMAN (1981) ha colocado al sexo en su verdadero contexto, el de ser un poderoso facilitador de la evolución, discutiendo luego las implicaciones de un sistema de vida asexual. Cuando la partenogénesis es combinada con los procesos sexuales, en aquellos organismos que poseen una alternancia de generaciones uniparental y biparental, las implicaciones evolutivas son algo diferentes

La especiación por poliploidía (GIBBY, 1981), ampliamente predominante entre plantas pero también presente en animales (sobre todo en insectos), es particularmente interesante e informativa, ya que involucra la aparición repentina de nuevas especies -inambiguamente- en el área de distribución de las existentes (simpatria). La exitosa formación de una especie poliploide casi siempre involucra la hibridización entre dos especies parentales, por lo que la nueva forma se inicia con un único, altamente heterocigótico (y por implicación, altamente adaptativo) genoma.

WHITE (1978) también ha destacado el papel que juegan los rearrreglos cromosómicos en iniciar la divergencia. Su modelo "estasiopátrico" provee una convincente explicación de cómo surgen razas parapátricamente distribuidas en insectos ortópteros de la familia Morabinae. Este modelo fue desarrollado a partir de estudios citológicos y taxonómicos y parece que puede ser aplicable a grupos de organismos de baja vagilidad y estructura genética poblacional similar a la de los Morabinae, tal como saurios y roedores. El modelo estasiopátrico de White involucra la generación de rearrreglos cromosómicos (en su mayoría fusiones y fisiones de segmentos cromosómicos), dando homocigotos adaptativamente superiores y heterocigotos inferiores. Las poblaciones en las cuales se establece el rearrreglo adoptan una distribución parapátrica con respecto a la población parental.

La idea de que el aislamiento reproductivo puede ser desarrollado gradualmente e impulsado por la selección natural es tan antigua que se remonta a A.R.Wallace. La premisa esencial es muy simple. Si hay más de un fenotipo favorecido por la selección, los intermedios tendrán más baja eficiencia, y entonces la selección natural tenderá a eliminar a los "híbridos". Cualquier desventaja post-cópula de los híbridos deberá así favorecer el desarrollo de barreras a la cópula heterogamética. Más específicamente, si los heterocigotos tienen una desventaja comparados con los homocigotos, entonces cualquier gen que cause una reducción de la frecuencia de los heterocigotos será favorecido sobre otros genes que no tengan efecto en la preferencia de cópula. El desarrollo de barreras reproductivas de este modo, ha sido llamado "Efecto Wallace". Un importante punto a destacar es que una selección de este tipo no es una selección para el desarrollo del aislamiento reproductivo como tal, sino una selección contra las cópulas heterogaméticas.

Varios estudios experimentales (listados por ENDLER, 1977) han empleado exitosamente selección artificial para producir cópulas electivas. Bajo intensa selección, pueden ser producidas muy rápidamente barreras pre-cópula. Sin importar lo equívocos que puedan considerarse los resultados de tales experimentos (en comparación con lo que ocurre en la Naturaleza), ellos permiten una clara conclusión: existen recursos genéticos para explicar el Efecto Wallace. Basados

en la desventaja post-cópula de los híbridos, los modelos de ENDLER (1977) demuestran cómo en determinadas circunstancias un gen puede propagarse hasta su fijación.

Otros modelos matemáticos han explicado también el importante efecto que la heterogeneidad ambiental tiene sobre la estructura genética de las poblaciones y como ésta puede generar polimorfismo. DICKINSON & ANTONOVICS (1973) han mostrado que para un simple gen A (no dominante) controlando un carácter bajo selección disruptiva, con presiones de selección sobre los genotipos AA, Aa y aa = 0,8, con flujo de genes 0,3 y con grado de cópulas electivas 0,9, el completo aislamiento reproductivo es logrado en tan poco como 18 generaciones. A pesar de los admitidos supuestos que el modelo contiene, los autores concluyen que éste provee una inequívoca demostración de que la especiación simpátrica es posible.

La selección que favorece cópulas electivas no es el único modo en que pueden generarse barreras reproductivas pre-cópula en poblaciones continuas. En discusiones teóricas sobre la divergencia y la especiación simpátricas MAYNARD SMITH (1966) ha mostrado que los cambios en la frecuencia de cópula, resultantes de la "selección de hábitat", son también posibles modos por medio de los cuales puede desarrollarse el aislamiento reproductivo. La selección de hábitat, en este contexto, es la ocurrencia preferencial de un genotipo en el hábitat o nicho para el cual es más eficiente. Cuanto más discretos son los nichos de los genotipos (espacial o temporalmente), mayor será la tendencia a que se desarrolle una separación reproductiva pre-cópula. Este proceso tiene mucho en común con el modelo de BUSH (1975, 1994) de razas-hospedador (o razas-hábitat). Pero aquí el énfasis es puesto en el desarrollo gradual de barreras reproductivas pre-cópula, como corolario de una progresiva selección de hábitat (no necesariamente un diferente hospedador o un diferente biotopo). El papel jugado por el alto stress ambiental del hábitat subterráneo sobre los organismos cavernícolas (HOWARTH, 1993) sería un proceso similar al descrito; la selección y divergencia se producen al invadir un nuevo hábitat en el cual las presiones de selección son muy fuertes, debido a la adversidad del medio.

Una distinción ha sido hecha entre las instancias donde la especiación es completada en aislamiento del flujo de genes y otras donde al menos persiste una cierta cantidad de contacto genético hasta el momento en que la especiación es completada. Considerando la especiación en



términos de flujo de genes (y no de distribuciones geográficas) puede decirse que existen tres modos posibles de especiación: (1) Siguiendo un período de diferenciación, el aislamiento reproductivo es alcanzado por el perfeccionamiento de barreras reproductivas en presencia de flujo de genes. (2) Siguiendo un período de diferenciación, el aislamiento reproductivo es alcanzado en inmunidad ante el flujo de genes. (3) La ruptura irreversible del flujo de genes produce un aislamiento reproductivo "instantáneo", como en el cambio

de ploidía. Este es -teóricamente- sinónimo de especiación, pero las nuevas especies sólo serán reconocidas como tales si ellas sobreviven lo suficiente como para exhibir un cierto grado de diferenciación.

La mayoría de los modelos de especiación simpátrica y parapátrica claramente conforman el Modo 1, al igual que los modelos que involucran selección de hospedador o de hábitat. Mientras que la especiación alopátrica en su estricto sentido conforma el Modo 2. El cambio de ploidía conforma el Modo 3. Nótese que la subdivisión de un pool de genes por disyunción geográfica -alopátrica- aunque es completa, siempre es potencialmente reversible. Los arreglos cromosómicos implican

una subdivisión parcial pero generalmente irreversible, mientras que la distancia (como en una clina) siempre es parcial y potencialmente reversible. Por ello, las poblaciones en las cuales la diferenciación está ocurriendo tienen un futuro incierto; la reversión de barreras parciales o temporales al flujo de genes puede reunir de nuevo muchos segregados divergentes a su población parental, por lo que la diferenciación en sí misma no es necesariamente divisiva. Para que se complete el proceso de especiación es necesario que se alcance el aislamiento reproductivo, el cual comprende el estado final en todos los casos, es decir, la ruptura completa e irreversible de la continuidad genética.

Podemos concluir que la percepción actual entre numerosos investigadores es la de que los modos de especiación simpátrico y parapátrico (además del alopátrico) son un significativo modo en que la especiación ocurre en la Naturaleza, particularmente entre ciertos grupos de organismos muy ricos en especies, como insectos, arácnidos y nemátodos (SCUDDER, 1974; BUSH, 1975, 1994; WHITE, 1978; KONDRASHOV & MINA, 1986; TAUBER & TAUBER, 1989; OTTE & ENDLER, 1989). La ocurrencia e importancia de la especiación simpátrica es reforzada por la distribución taxonómica de los casos propuestos. Entre los animales, una muy alta proporción se origina en los insectos (BUSH, 1975; KONDRASHOV & MINA, 1986; OTTE & ENDLER, 1989) y entre peces y moluscos (MC KAYE, 1980; DAVIS, 1982; ECHELLE & KORNFIELD, 1984; GITTENBERGER, 1988; MEYER, 1989; WILSON, 1989). Pocos ejemplos vienen de aves o mamíferos y éstos frecuentemente están asociados a rearrreglos cromosómicos; una notable excepción son los pinzones de cactus de la Isla Genovesa, en Galápagos (THORPE, 1945; GRANT & GRANT, 1979). Esta disparidad explica en parte los distintos puntos de vista de biólogos que trabajan con distintos grupos zoológicos. En la actualidad, existe sustancial información tanto de que la especiación simpátrica tiene un papel predominante en insectos (el grupo más numeroso de organismos) como de que el aislamiento por barreras geográficas no es un prerequisite para la especiación (BUSH, 1975, 1994; ENDLER, 1977, 1989; TEMPLETON, 1980; BARTON & CHARLESWORTH, 1984; BUSH & HOWARD, 1986; KONDRASHOV & MINA, 1986; FEDER et al., 1988; MC PHERON et al., 1988;).

3. Especiación en cavernícolas

En los apartados anteriores hemos visto que los modos de especiación simpátrico y parapátrico no sólo son posibles sino que alcanzan una gran significación en los grupos de organismos más numerosos en especies (invertebrados). También ha sido destacado que la diferenciación y especiación son posibles en presencia de flujo génico, y que bajo fuerte presión de selección puede ocurrir incluso cuando el flujo de genes es considerable.

En el caso de los cavernícolas, que en su mayoría son invertebrados, los procesos no-alopátricos seguramente están ampliamente extendidos. Los factores involucrados en su adaptación y especiación pueden ser múltiples. La selección natural en un ambiente heterogéneo conduce al polimorfismo genético de tipo multi-nicho o multi-hábitat. En estudios con cavernícolas (sobre todo anfípodos, colémbolos y peces) ha sido demostrado que las poblaciones hipogeas y epigeas se adaptan de distinto modo a los distintos hábitats y biotopos, y que esta adaptación es diferencial y promueve la divergencia y la evolución troglomorfa (CHRISTIANSEN, 1985; HÜPPOP, 1985; HOWARTH, 1987; KANE & CULVER, 1991; MATHIEU & TURQUIN, 1992). El paso del medio epigeo al hipogeo a través de ambientes transicionales puede proceder más o menos rápidamente, pero siempre involucrando fases, pasos graduales o etapas, en las cuales la adaptación al ambiente profundo de las cuevas representa el punto extremo de la evolución troglomorfa. Cambios rápidos pueden ser promovidos por factores como: paedomorfosis, neotenia, alto stress determinado por la severidad de las condiciones ambientales, etc. En todo caso, el ambiente hipogeo debe ser visto como un medio con gran potencial para favorecer los cambios genéticos.

Cabe destacar que la paedomorfosis y neotenia son fenómenos frecuentes en cavernícolas y han sido señalados desde fechas tempranas, particularmente en urodelos, peces, crustáceos e insectos (POULSON, 1963; VANDEL, 1965; BRANDON, 1971; BESHARSHE & HOLSINGER, 1977; MATSUDA, 1982; HOWARTH, 1986). En estos casos los organismos modificados mantienen caracteres juveniles de las formas ancestrales en el estado adulto. El proceso, que puede afectar a órganos aislados o a la totalidad del organismo, involucra una divergencia rápida y global de la nueva forma cavernícola. Cambios paedomórficos ocurren inambiguamente en simpatria, como ha sido documentado particularmente para fauna intersticial (SCHMINKE, 1981; NEWMAN, 1983; WESTHEIDE, 1987; DANIELOPOL & BONADUCE, 1990). Posteriormente puede ocurrir especiación alopátrica por aislamiento pasivo, debido a la fragmentación del hábitat p.ej. por regresiones marinas (STOCK, 1980; BOUTIN & COINEAU, 1990), lo que ha dado lugar a numerosos ejemplos de vicarianza. Sin embargo, obsérvese que el resultado vicariante es posterior al momento en que ocurre la especiación que da origen a la forma intersticial, y que este evento primario ocurre a través de una activa colonización del medio subterráneo por los organismos, sin intervención de barreras geográficas, es decir, por modos de especiación no-alopátricos.

La evolución troglomorfa puede implicar no sólo un único evento de especiación, sino más bien un proceso múltiple y progresivo, en el cual pueden ocurrir varios eventos de diferenciación y especiación (asociados a los cambios de biotopo) tanto en el paso de una forma epigea a troglófila, como en el de una forma troglófila o transicional a troglobia; la evolución filética posterior puede incluir episodios de fragmentación del hábitat y multiplicación de especies, asociados al progreso de la karstificación o a cambios geomorfológicos y climáticos. Eventos vicariantes pueden ocurrir varias veces en sucesivas épocas de la entera historia de un linaje. En nuestra opinión, la evolución cavernícola está comandada por una activa colonización del medio subterráneo, siendo el aislamiento pasivo (alopátrico) un factor eventual y posterior en el tiempo; aunque sin descartar que en algunos casos pueda actuar simultáneamente o de modo combinado a lo largo de la entera historia evolutiva.



Entre los principales procesos que operan en la especiación de cavernícolas, la deriva simpátrica es fundamental. La idea de que el aislamiento reproductivo se puede desarrollar gradualmente por selección ("Efecto Wallace") ha sido probada por estudios experimentales y por modelos como los de ENDLER (1977) y DICKINSON & ANTONOVICS (1973), y es muy similar a la idea de la deriva de hábitat de HOWARTH (1986). Aunque sin explicitar los mecanismos involucrados, CHAPMAN (1986) y GALAN (1982; 1995) también han sugerido una idea de este tipo.

ENDLER (1977) y BUSH (1975; 1994) han enfatizado que el aislamiento reproductivo (especiación) puede ser alcanzado por el perfeccionamiento progresivo de barreras reproductivas, bien sea a través de selección que favorece cópulas electivas o bien a través de otros mecanismos intrínsecos pre-cópula, y que éstas pueden ser formadas durante el proceso de adaptación a un nuevo hábitat. Bajo intensa selección la especiación simpátrica puede ocurrir rápidamente y el inicio de la especiación a través de una deriva de hábitat requiere pocos cambios genéticos (BUSH, 1994). La adversidad del ambiente profundo de las cuevas y el alto stress ambiental ejercido sobre los organismos cavernícolas (GALAN, 1993; HOWARTH, 1993) proveen suficiente potencial selectivo para que la especiación en cavernícolas ocurra de este modo (simpátrica y/o parapátricamente), preferentemente o en la mayoría de las ocasiones.

Estos mecanismos pueden comprender factores de evitación de cópula que impliquen separación espacial o temporal, como diferencias de lugar o tiempo de cópula. La asincronía que evita la copulación entre las poblaciones que están diferenciándose puede desarrollarse como corolario de la especificidad de sitio para realizar otras actividades (alimentación o pupación p.ej., frecuente en insectos). Los factores temporales pueden involucrar diferencias cíclicas, estacionales o diarias; la pérdida de los ciclos más comunes en los cavernícolas o su mayor sincronización con el ciclo hidrológico del karst p.ej. pueden operar de este modo, con el resultado simple de favorecer la cópula homogamética o evitar la heterogamética. La divergencia de nicho tenderá a producir un comportamiento divergente que irá siendo acompañado por diferencias de lugar o tiempo de cópula. Esto ha sido sugerido p.ej. por ANDRIANI (1990) y GALAN (1995) para la diferenciación de poblaciones hipogeas y epigeas de peces *Trichomycterus* y *Symbranchus* en cuevas de Venezuela.

También pueden estar involucrados factores de rechazo o evitación de cópula, particularmente los que envuelven diferencias en SMRS (sistemas de reconocimiento de cópula específicos), como diferencias en atractivos químicos, feromonas y señales de cortejo. En muchos casos, el mecanismo primario de aislamiento entre poblaciones simpátricas es alguna clase de específico "sex appeal". El desarrollo de señales y respuestas (o falta de respuesta) específicas en el proceso de cortejo o de atracción de copuladores potenciales actúa de este modo. Los comportamientos especie-específicos son muy frecuentes en diversas clases de animales inmediatamente antes o durante el cortejo. Particularmente significativas entre cavernícolas serán las señales táctiles intercambiadas en proximidad. SMRS que involucran discriminación táctil poseen gran especificidad y diferencias marcadas de este tipo son desarrolladas en simpatría. La idea de que las estructuras sexuales secundarias de los machos en insectos pueden estar involucradas directamente en barreras reproductivas pre-cópula son muy antiguas y datan de la época de Dufour, en 1844. El reconocido bioespeleólogo JEANNEL (1955) efectuó una elucidadora investigación en coleópteros sobre este tipo de variación en las características sexuales secundarias de los machos y llegó a la conclusión de que muchos de estos caracteres debían estar envueltos en la separación pre-cópula de las especies. Lo más significativo de las diferencias en los caracteres de reconocimiento táctil entre poblaciones simpátricas es que éstas son de un tipo muy simple en su diseño y de fácil discriminación. Los caracteres de reconocimiento táctil están situados frecuentemente en el apex abdominal, la genitalia o las patas; son característicos las prominencias, ganchos, lóbulos divididos, proyecciones o incisiones en ángulo, combas, agrupamientos de pelos y sedas, y manchas texturales, en diversas combinaciones, que pueden ser rápida y fácilmente detectadas por sensores mecánicos simples. La investigación entomológica ha aportado numerosa información para sustentar que las diferencias en SMRS suelen ser completamente efectivas para asegurar la separación reproductiva pre-cópula de especies simpátricas cercanamente relacionadas (HAMMOND, 1972; ENDLER, 1977).

Esto también ha sido mostrado para anfibios y otros grupos (BLAIR, 1964; ENDLER, 1977). Otros mecanismos de separación reproductiva pueden incluir factores de incompatibilidad de cópula, es decir, todo tipo de impedimentos a la fertilización no-comportamentales ni de evitación. En invertebrados puede ocurrir una variada gama de incompatibilidades estructurales. La apropiada deposición de esperma puede ser impedida por la forma del endofalo del macho o de la bolsa copulatriz de la hembra, por la longitud y forma de las estructuras flagelares del macho, por la posición y estructura de la espermateca de la hembra, o por la estructura del espermatóforo. La divergente adaptación a distintos biotopos, particularmente en simpatría, normalmente desemboca en diferencias morfológicas que entrañan diferencias estructurales de este tipo. Ha sido sugerido que algunos factores de este tipo pueden ser productos incidentales de la diferenciación que acompaña y sigue a la especiación (y no un desarrollo previo para construir el aislamiento reproductivo); sin embargo, desarrollos divergentes inusuales son encontrados, precisamente, en pares de especies simpátricas; si éstos son el resultado de selección contra cópulas heterogaméticas o no, es algo que queda por resolver; por lo que ambas posibilidades

quedan abiertas: pueden ser caracteres adquiridos antes de la especiación o bien pueden ocurrir en pools de genes ya separados por una efectiva barrera post-cigótica. El punto crucial para demostrar que el desarrollo de una barrera pre-cigótica no es un fenómeno post-especiación es que ella no siempre está suplementada por barreras post-cópula totalmente efectivas (HAMMOND, 1981). En anuros e insectos ha sido encontrado que los casos de pares de especies simpátricas que se hibridizan en la Naturaleza son raros, mientras que son comunes los casos en que pueden ser cruzadas exitosamente cuando las barreras pre-cigóticas se rompen bajo condiciones de laboratorio; así las barreras post-cópula entre especies simpátricas del mismo grupo son más frecuentemente inefectivas que efectivas (MECHAM, 1961).

La evidencia disponible actualmente sugiere que factores como los anteriormente comentados juegan un papel en la construcción de barreras intrínsecas pre-cópula. Muchas de ellas exhiben señales de específica adaptabilidad y, por tanto, pueden ser frecuentemente responsables de la separación reproductiva y especiación simpátrica-parapátrica en cavernícolas. BUSH (1994) agrega la opinión de que, en subpoblaciones que se están adaptando a diferentes hábitats, la deriva de hábitat en respuesta a selección divergente puede ser improvisada de este modo, y la adquisición de diferencias genéticas puede ser comandada por factores ligados a la preferencia de hábitat o a cualesquiera otros que incrementen la eficiencia en el nuevo ambiente. A través de modelos teóricos y simulaciones de computador Bush demuestra la existencia de una respuesta correlacionada entre selección de hábitat y mecanismos pre-cópula de aislamiento en simpatria. Estos modelos indican que la formación de razas y especies simpátricas puede ocurrir cuando los individuos con fuerte dependencia de hábitat y específicos comportamientos de cópula experimentan superior fitness sobre los genotipos de menor o intermedia fitness, en el nuevo hábitat. Tal conclusión, que es válida para la especiación simpátrica en general, es particularmente aplicable a cavernícolas, ya que la deriva de hábitat y la adaptación al medio hipogeo se desarrollan bajo fuerzas ambientales selectivas particularmente fuertes, tal como ha sido comentado al describir la adversidad del medio y las condiciones de alto stress que frecuentemente se presentan en el ambiente profundo de las cuevas.

Un aspecto adicional sobre la factibilidad y predominio del desarrollo de barreras reproductivas de cara al flujo de genes es aportado -inversamente- por la dificultad de concebir una explicación general en términos alopátricos. Las inferencias basadas en presumir la existencia de un pasado evento vicariante, que pudo no haber ocurrido nunca, deberían ser examinadas críticamente. Además, ya ha sido comentado que la existencia de claros ejemplos de vicarianza en cavernícolas no constituye materia probatoria para sustentar el modelo alopátrico, ya que frecuentemente son eventos post-especiación. Los casos en los que realmente existe evidencia paleogeográfica consistente con el momento de especiación son muy escasos y siempre tienen el carácter de hechos inferidos pero no probados.

Concebida la evolución de los organismos cavernícolas como un proceso multietapas, es lógico suponer que a lo largo de su desarrollo histórico pueden haber ocurrido varios eventos de especiación y -si existe evidencia- pueden también estar intercalados eventos vicariantes. El proceso global es progresivo, y su etapa final es el acentuado troglomorfo existente entre los cavernícolas, en los más diversos grupos zoológicos. El inicio del proceso puede tener muy diversa antigüedad, variable en cada caso; mientras que la relictualidad como resultado es muy frecuente en las zonas templadas y más bien rara en la zona tropical. Recientemente ha sido propuesta una hipótesis estrictamente alopátrica que postula que las fluctuaciones paleoclimáticas en los trópicos serían responsables de la especiación y evolución de los cavernícolas tropicales (TRAJANO, 1995). Aparte de los numerosos supuestos que contiene el modelo, nosotros hemos discutido con ejemplos de fauna cavernícola de Brasil y Venezuela la inconsistencia de las predicciones derivadas del mismo (GALAN, 1995; 1996).

Durante el Pleistoceno hay evidencias de la ocurrencia de fluctuaciones paleoclimáticas en los trópicos y en particular en el norte de Sudamérica y el Caribe; ésta ha sido revisada por SCHUBERT (1988), quien indica una escasa oscilación térmica en las zonas bajas tropicales (2-3°C) y descensos en la cantidad de lluvia del orden de 700 mm o más en algunas zonas, generando una alternancia irregular de condiciones áridas y húmedas, no sincrónicas. Es decir, mientras en algunas localidades hay períodos de aridez, simultáneamente hubo climas más húmedos en otras localidades. Las fluctuaciones asociadas al glaciario Cuaternario en los trópicos fueron complejas en sus detalles y a menudo faltan dataciones adecuadas de los eventos registrados, por lo que no se trata de una simple alternancia de fases secas y húmedas, glaciares e interglaciares. Por otra parte, la teoría de los "refugios" en Sudamérica, propuesta inicialmente por HAFFER (1970, 1974) para explicar en términos de especiación alopátrica la distribución de algunos grupos de aves, se ha mostrado inconsistente y especulativa, ya que ha sido derrumbada con ejemplos de otros grupos zoológicos, particularmente herpetofauna (un grupo con mayor sensibilidad ecológica y mayores restricciones para sus desplazamientos) (Ver p.ej. GORZULA, 1992; DUELLMAN & HOOGLMOED, 1992). Hoy es claro que muchas zonas postuladas o no como refugios experimentaron fluctuaciones (RULL, 1991), pero la información disponible es puntual y difícilmente correlacionable, a la vez que ninguna de las clasificaciones sucesivamente propuestas ha podido dar cuenta simultáneamente de las distribuciones faunísticas encontradas.

La aplicación de la teoría de los refugios de Haffer y la presunción de que la especiación sólo puede proceder en cavernícolas alopátricamente están implícitas en el modelo de TRAJANO (1995). En nuestra opinión, las variaciones de humedad en zonas tropicales sí debieron producir diversos cambios (moderados) en la vegetación y el régimen hidrológico, lo que puede haber producido cambios graduales en el aporte de nutrientes al medio hipogeo, generando durante las fases secas condiciones oligotróficas más acentuadas (tróficamente más adversas) que las existentes en la actualidad, en algunos casos. Bajo condiciones más fluctuantes y oligotróficas en las cuevas, las presiones de selección serían más fuertes, y pueden haber propiciado mayores grados de troglomorfismo en las poblaciones cavernícolas. La especiación de los cavernícolas fundamentalmente debe haber ocurrido por modos no-alopátricos, pero sin descartar la alopatria en particulares ocasiones. Por ejemplo, el avance de la karstificación en un macizo puede producir eventos rápidos de aislamiento, tanto para la fauna acuática (captura de ríos, hundimiento del drenaje) como para la terrestre (colapso de galerías, colmatación local por espeleotemas o sedimentos), pudiendo generar el aislamiento de poblaciones locales ya adaptadas al ambiente hipogeo. La fragmentación del hábitat puede entonces permitir la evolución filética, acentuando la divergencia en alopatria, pero nótese que no necesariamente implica especiación. Lo que desde luego no parece factible (ni existe evidencia) es de que las fluctuaciones climáticas hayan comandado la especiación y evolución de los cavernícolas tropicales, ni que éstas se hayan producido pasivamente.

Un aspecto clave también en hipótesis y modelos estrictamente alopátricos es que la evolución cavernícola es concebida y conceptualizada de manera simple, en dos fases: en la primera, una población epigea extiende su distribución colonizando las cuevas; así genera una población genéticamente continua, troglófila, porque en parte habita en cuevas y en parte en superficie. En la segunda, un evento vicariante (formación de una barrera geográfica), como p.ej. período seco en superficie, aísla la parte hipogea de la población de la porción epigea; esta fragmentación interrumpe instantáneamente el flujo de genes entre las dos partes y es sinónimo de especiación (ya que en el modelo alopátrico éste es el único modo posible de especiación). La parte hipogea se transforma en troglobia (exclusiva de las cuevas), mientras que la parte epigea prosigue su divergencia como epigea.

Si posteriormente la barrera geográfica es eliminada (p.ej. un nuevo período húmedo), la población epigea se extiende de nuevo hasta estar en contacto con la hipogea, pero como ambas

han divergido genéticamente aisladas, han acumulado diferencias genéticas que hacen imposible la interreproducción: se han formado dos especies donde antes sólo había una. Así pues, en la evolución cavernícola según el modelo alopatrico sólo habría dos fases: la colonización de las cuevas (origen de los troglófilos) y el aislamiento alopatrico y especiación (origen de los troglobios). Los conceptos utilizados son simples y lógicos; y los alopatristas rechazarán toda crítica argumentando que ésta es la explicación más parsimoniosa. Sin embargo, no deja de ser una construcción teórica, y quizás una sobre-simplificación. Las predicciones que pueden derivarse del modelo tampoco lo hacen más demostrable, dado que las predicciones de modelos alternativos (no-alopatricos) incluyen la posibilidad de ocurrencia de eventos vicariantes, por un lado, y por otro, la divergencia y especiación en simpatria producen el mismo resultado. Por lo cual, un simple análisis del resultado no permite confirmar o rechazar ninguno de los modelos. Es en este preciso sentido que la formulación de este tipo de modelos debe ser críticamente examinada.

La creciente información aportada por estudios sobre procesos de especiación no-alopatricos (KONDRASHOV & MINA, 1986; WILSON, 1989; TAUBER & TAUBER, 1989; GALIANA et al., 1993; BUSH, 1994; entre otros) y sobre la adaptación y evolución de cavernícolas (HÜPPOP, 1986; DANIELOPOL & ROUCH, 1991; KANE & CULVER, 1991; MATHIEU & TURQUIN, 1992; HOWARTH, 1986, 1993; GALAN, 1993, 1995; entre otros), suministran suficiente evidencia para concebir procesos más reales y complejos, en los cuales la deriva de hábitat, la adaptación a los ambientes subterráneos y la especiación con flujo de genes están presentes, estando la evolución troglomorfa comandada por una activa colonización de los organismos. El troglomorfismo resultante se revela como un proceso convergente y paralelo, influido por selección natural y estrechamente dependiente de las severas condiciones ecológicas en el ambiente profundo de las cuevas.

4. El sistema Schiner-Racovitza re-defindo

La clasificación ecológica de los organismos cavernícolas requiere, en primer lugar, considerar el ecosistema hipogeo como un sistema abierto, en continuidad física con otros ambientes transicionales y, en segundo lugar, con una zonación progresiva entre la superficie y la región subterránea más profundamente incluida en la roca-caja y en el subsuelo. Los sistemas de cavernas (el karst típico en rocas solubles y las cavernas en otras litologías) constituyen la región más profunda de la corteza terrestre con sistemas de vacíos habitables por seres vivos. También existen vacíos intergranulares en sedimentos inconsolidados (que pueden llegar a tener gran espesor), pero éstos suprayacen geomorfológicamente a los terrenos de roca compacta.

La zonación más sencilla de las cavernas comprende tres ambientes: el ambiente superficial (zona de entrada y zona transicional), el ambiente intermedio (zona aireada) y el ambiente profundo ("deep cave" o zona de aire en calma). Algunos medios transicionales (como MSS, crevicular-edáfico, e intersticial hyporheico) pueden desempeñar -para algunos organismos- un papel ecológico equivalente al del ambiente intermedio; mientras que otros medios transicionales (edáficos, creviculares muy superficiales, biotopos crípticos húmedos y oscuros epigeos) pueden jugar un papel similar al del ambiente superficial.

Considerando esta zonación, las tres categorías clásicas del sistema Schiner-Racovitza pueden ser redefinidas del siguiente modo:

1. Troglobios.

Especies que completan su ciclo de vida y están adaptados al ambiente profundo de las cuevas. Algunas especies en algunas ocasiones pueden también habitar en medios transicionales (como MSS, intersticial o ambiente intermedio). Morfológicamente pueden ser reconocidos por presentar un alto grado de troglomorfismo, significativamente mayor que el de otros miembros no-

troglobios de sus respectivos grupos taxonómicos. Por ello requieren una adecuada comparación de caracteres con sus más próximos relativos.

2. Troglófilos.

Especies que completan su ciclo de vida y están adaptados al ambiente intermedio de las cuevas, pero también pueden frecuentar hábitats transicionales próximos (como la zona de entrada y ambientes crípticos epigeos). Eventualmente pueden ingresar al ambiente profundo, pero normalmente no completan su ciclo de vida en él. Pueden ser reconocidos por presentar menores modificaciones anatómicas; su grado de troglomorfismo es menor que el de los troglobios (muchos son microftalmos, ligeramente depigmentados y de morfología robusta, mientras que los troglobios de sus grupos son anoftalmos, depigmentados y muy estilizados), pero mayor que el de sus epigeos relativos. En ocasiones mantienen poblaciones hipogeas y epigeas, pero pueden también estar restringidos al medio hipogeo. Con frecuencia, existen poblaciones hipogeas de la especie en unas regiones, mientras que en otras son conocidas poblaciones epigeas en hábitats crípticos o transicionales.

3. Troglóxenos.

Frecuentan las cuevas y generalmente sólo completan en ellas una parte de su ciclo de vida. Normalmente habitan en el ambiente superficial, pero pueden también ingresar en el intermedio (de modo temporal o cíclico). Suelen habitar también en biotopos epigeos húmedos y oscuros (abrigos y grutas superficiales, bloques de roca y lugares sombríos, troncos huecos de árboles, edificaciones en ruinas, etc.). No presentan troglomorfismo, pero en algunos grupos zoológicos están dotados de mecanismos de orientación para desenvolverse en oscuridad (ecolocación en quirópteros y guácharos, órganos táctiles y químicos en arácnidos, quilópodos y peces, etc.). Algunos grupos pueden mantener poblaciones en el ambiente superficial de las cuevas de modo regular, si el alimento es suficiente. Esta categoría incluye también muchas formas accidentales, de los más diversos grupos zoológicos.

Las grandes colonias de vertebrados troglóxenos (quirópteros, vencejos y guácharos) pueden dar origen a ingentes depósitos de guano. Los cavernícolas troglófilos y troglobios pueden en parte beneficiarse de esta situación, bien sea aprovechando directamente detritos orgánicos o bien predando sobre la fauna que habita en los mismos. Pero estos depósitos, en general, lo que hacen es crear (en este caso dentro de las cuevas) una biocenosis adicional. La fauna cuyo ciclo de vida depende del guano es denominada "guanobia", y dado que su hábitat es el guano y no la caverna, no puede ser considerada propiamente cavernícola (ya que el guano puede ser depositado en cuevas o en otros medios). Algunos habitantes del guano, lo mismo que parásitos, presentan reducciones estructurales y depigmentación, pero estos caracteres no pueden ser considerados troglomorfismos. Aunque han sido propuestas clasificaciones en relación a la fauna del guano y las cavernas, las mismas carecen de sentido, ya que confunden dos medios distintos; lo mismo es aplicable a endo y ecto-parásitos. La esgrimida capacidad de algunos guanobios para desenvolverse en el hábitat subterráneo sólo hace referencia a una parte de su ciclo de vida (generalmente sin alimentación) y la capacidad de colonizar nuevos depósitos de guano normalmente depende de forosis (transporte de adultos o alguna fase larvaria de guanobios o parásitos por su hospedador o generador de alimento); pero es obvio que una población guanobia nunca está adaptada a las cavernas, ya que no puede vivir en ellas si el guano falta, por lo que su presencia debe ser considerada accidental o especial, aunque en algunos casos pueda mantener cierta duración en el tiempo.

El uso del sistema Schiner-Racovitza implica algunas restricciones:

(1) El término "troglomorfo" debe aplicarse a un conjunto de caracteres (anatómicos, fisiológicos y comportamentales) tras adecuada comparación con formas epigeas o transicionales del mismo grupo zoológico, y no a caracteres aislados como la depigmentación o anoftalmia.

(2) El término "troglomio", o "stygobio" para los acuáticos, debe restringirse a cavernícolas. En ocasiones algunos troglobios pueden presentarse o habitar en otros hábitats transicionales, pero no debe aplicarse el término al conjunto de la fauna de esos medios (como p.ej. a todos los habitantes del MSS o del intersticial), ya que se trata de ecosistemas o hábitats distintos. Para evitar confusiones es preferible referir a un organismo según el hábitat en que ha sido hallado, como p.ej. "stygobio" sólo, "stygobio-intersticial", o "intersticial" sólo; lo mismo puede hacerse para "troglomio" sólo, "troglomio-MSS", o "MSS" sólo.

Con un criterio como el expuesto se evita la confusión y se eliminan los agrupamientos absurdos. Valga como ejemplo el ostrácodo *Danielocandona lieshoutae* o diversos hydrachnellos, del intersticial de aluviones de regiones sin afloramientos kársticos, los cuales son incluidos en la "Encyclopaedia Biospeologica" entre la fauna cavernícola de Venezuela. Existen diversos ejemplos de este tipo y, en nuestra opinión, carecen de sentido, ya que con ese criterio podría incluirse a toda la fauna intersticial y edáfica. Ello sólo prueba que los representantes de ese grupo zoológico poseen el potencial biológico para colonizar y diferenciar especies en una serie de hábitats (no sólo cavernas).

5. Implicaciones taxonómicas

La clasificación ecológica de los cavernícolas y el concepto de especie y de modos de especiación entre los cavernícolas, tiene también algunas implicaciones taxonómicas, a las que a continuación haremos referencia.

Una acepción del concepto evolutivo de especie considera que cada especie existe como tal durante el intervalo de tiempo entre dos eventos de especiación, por lo que -a diferencia del concepto biológico de especie- no otorga importancia a la diferenciación morfológica para su definición. Existe una marcada tendencia entre los adherentes al modelo alopatrico de considerar a las especies según esta acepción. Como en su visión cada evento de formación de una especie troglobia se da por aislamiento alopatrico e implica especiación, los troglobios de separados sistemas de cuevas son considerados especies (evolutivas) distintas, ya que cada evento de especiación es un evento evolutivo único. Así, cuando sobre una base taxonómica se encuentra la misma especie en distintas localidades, los alopatristas considerarán que se trata de especies distintas (aunque morfológicamente sean indistinguibles) y no de distintas poblaciones de una única especie. Si el mismo criterio es aplicado no ya a aislados sistemas de cuevas, sino a la distribución discontinua de cualquier organismo, los partidarios de la citada acepción del concepto evolutivo verán a cada segregado como una especie distinta, es decir, adaptarán la realidad a su concepto teórico. Los taxónomos no podrán distinguir tal multiplicación de "especies evolutivas", y la existencia de poblaciones, razas y subespecies de una única especie -según el concepto biológico de especie- carecerá de valor para los primeros. Esta utilización del concepto evolutivo de especie ha sido cuestionada por los biólogos y taxónomos que trabajan en la práctica con organismos concretos, ya que si las especies no son entidades taxonómicamente distinguibles, todo intento de clasificación resulta inútil. En realidad, en la Naturaleza existen individuos, poblaciones, razas y subespecies, es decir, diferencias por debajo del nivel específico, porque la variación (aunque existe en y entre especies) no es una gama continua, y es precisamente la función de la sistemática y de la taxonomía el distinguir tales discontinuidades y el poner unos límites -si se quiere arbitrarios- para clasificar a los organismos.

En el caso de los cavernícolas, lo que a menudo ocurre en la práctica es el hallazgo de cierto número de individuos de una especie troglobia en diversas cuevas. Si estas cuevas forman sistemas aislados unos de otros, para los que trabajan con el concepto biológico de especie serán distintas poblaciones de una única especie troglobia y ello no plantea dificultades. Aunque se entiende que entre las poblaciones separadas no hay actualmente interreproducción, también se considera que la divergencia entre tales poblaciones no ha crecido hasta el punto de hacerlas genética y morfológicamente diferentes, por lo que son tratadas como una simple especie. Si la segregación espacial desapareciera, y las poblaciones entraran en contacto, se tendría la ocasión de testar si algo impide la interreproducción, y en tal caso se podría hablar de especiación (es el caso de las "sibling" especies o especies gemelas, que es posible distinguir por el bandeo cromosómico u otras técnicas especiales no utilizadas ordinariamente en taxonomía); pero si el test no es posible, no hay por qué suponer especiación en tanto ésta no se traduzca en diferencias discernibles.

Para los alopatriotas se plantean algunas dificultades. Si se reconoce que son poblaciones distintas de una especie, rápidamente tendrán que decir que ésta no es troglobia, ya que la unidad de la especie -en su concepción- sólo puede ser mantenida por el flujo de genes y ello implica que las poblaciones de diferentes sistemas de cuevas están conectadas a través de poblaciones epigeas "ocultas", que hasta el momento no han sido descubiertas, y que la existencia de tales poblaciones epigeas hacen que la especie, por definición, sea una forma troglófila (y no troglobia). Como alternativa, si no se hace la suposición anterior, los alopatriotas verán a cada población como una especie distinta, pero morfológicamente indistinguible, y por lo tanto indescribible. Al no poderse describir taxonómicamente tales supuestas especies, el recurso más frecuentemente utilizado es referirse a ellas como sp-1, sp-2, sp-3, etc., como frecuente y crecientemente se aprecia en algunos trabajos publicados. Simultánea o alternativamente se afirma que cuando tales especies, aparentemente iguales, se estudien más detalladamente, se encontrará diferencias entre ellas; lo que no deja de ser una suposición. El normal proceder en biología es precisamente el encontrar las diferencias y, si las hay, describir taxonómicamente las especies. Por ello, no creemos válido el suponer diferencias cuando no han sido reconocidas ni descritas, ya que ésto no es más que invertir los términos para forzar la realidad y tratar de encajarla en un marco teórico que, en última instancia, no es más que una hipótesis no demostrada.

CONCLUSIONES

La información obtenida sobre cavernícolas tropicales hace emerger una nueva visión sobre la adaptación y evolución de la fauna cavernícola. La visión clásica, basada en ejemplos de zonas templadas, condujo a la concepción de las cavernas como "refugio pasivo" y a la teoría ortogenética de VANDEL (1965). Varias piezas encajaban en esa visión: la ausencia de troglobios en los trópicos, los efectos del glaciario y la escasez de recursos tróficos en cuevas templadas, el carácter relicto de los troglobios templados, y las ideas predominantes del modelo alopátrico de especiación.



La visión clásica fue cambiando y derrumbándose ante la nueva evidencia. Varios puntos quedaron firmemente establecidos: la existencia de troglobios en los trópicos, en cuevas de diversa litología y en medios transicionales; la existencia de formas troglomorfas tanto relictas como no-relictas en cuevas tropicales con variables cantidades de recursos tróficos; la escasa antigüedad del hábitat en algunos casos (sobre todo cuevas lávicas y cuevas anchihalinas), la cual probaba que la evolución troglomorfa podía desarrollarse en poco tiempo; la inexistencia de grandes cambios climáticos en los trópicos, lo cual probaba que ésta no era la fuerza conductora del proceso y que la adaptación de los organismos a las cuevas ocurría activamente. Se polemizó sobre el valor adaptativo (o no) de los caracteres troglomorfos (tanto constructivos como regresivos) y surgieron múltiples hipótesis para tratar de explicar cómo podía proceder la evolución cavernícola y qué podía causar el troglomorfismo en las más diversas regiones y grupos zoológicos. Pero dos ideas -subyacentes- seguían tiñendo la interpretación y confundiendo los hechos: la idea del hábitat hipogeo como entidad única y la idea alopátrica de que era necesario el aislamiento por barreras geográficas para permitir la divergencia y producir la especiación y posterior evolución troglobia.

En el presente trabajo hemos indicado que la evolución de los cavernícolas no es distinta a la que opera de modo general en la Naturaleza. Los organismos colonizan los ambientes disponibles y se adaptan a ellos, y en la medida en que lo hacen van siendo modificados por las fuerzas selectivas del ambiente.

La investigación moderna en el campo evolutivo ha establecido que los modos de especiación simpátrico-parapátrico no sólo son posibles, sino que están ampliamente extendidos en la Naturaleza, particularmente entre los invertebrados, que son los grupos de organismos más numerosos en especies. Existen suficientes recursos genéticos en las especies para explicar el Efecto Wallace, la especialización creciente por selección de hábitat, y la deriva adaptativa sensu HOWARTH (1986) y BUSH (1975). La especiación en cavernícolas puede lograrse fácilmente como corolario de selección divergente durante el proceso de adaptación de una población al hábitat hipogeo. A través de mecanismos intrínsecos de aislamiento pre-cópula puede completarse la especiación de cara al flujo de genes. Así, no son necesarios grandes cambios climáticos, regresiones marinas, o extinciones de poblaciones epigeas, para permitir la especiación y evolución troglobias.

Hemos indicado que en la entera historia evolutiva de un linaje pueden ocurrir varios episodios de especiación, a la vez que pueden estar intercalados eventos vicariantes. La investigación bioespeleológica ha probado que la especiación simpátrica también puede actuar en la diferenciación troglófila de su ancestral epigeo. Una gran cantidad de variación y cambio adaptativo se puede producir antes de la especiación, y puede proseguir luego como evolución filética, por lo que el cambio no se restringe sólo al momento en que la especiación ocurre.

También ha sido demostrado que la especialización troglófila no es necesariamente una fase intermedia de la evolución troglobia; puede ser un proceso propio, distinto a la especialización troglobia. Tanto los troglófilos como los troglobios son formas adaptadas a la vida en las cavernas, sólo que tienen distintas estrategias de vida y están adaptados a diferentes condiciones y a distintos biotopos. Esta apreciación nos ha llevado a cuestionar la unidad del hábitat hipogeo como entidad única.

Es posible y conveniente establecer una distinción entre diferentes ambientes en el hábitat hipogeo, ya que las cavernas muestran una fuerte zonación. Y también debe establecerse diferencias entre el hábitat hipogeo cavernícola y otros hábitats transicionales (como MSS, edáfico, crevicular e intersticial)

De modo simple hemos postulado y definido tres ambientes en las cavernas, de adversidad creciente a medida que se profundiza; en cada uno de ellos predomina un tipo de organismos cavernícolas: los troglóxenos en el ambiente superficial, los troglófilos en el intermedio, y los troglobios en el ambiente profundo. Nuestras propias observaciones sobre un gran número de cavidades en diversos países y litologías son consistentes con esta visión; particularmente, la mayor abundancia de troglófilos en los trópicos es coincidente con la mayor extensión del ambiente intermedio y con una gran riqueza de recursos tróficos en este último. Invariablemente los troglobios terrestres son hallados en el ambiente profundo, que generalmente es oligotrófico. Para los troglobios acuáticos carece de sentido la zonación anterior pero, en muchas ocasiones, el papel ecológico del ambiente intermedio es desempeñado por hábitats transicionales.

Lo peculiar del ambiente profundo de las cuevas ("deep cave" ambiente) es que ocupa una posición extrema: es el ambiente más profundamente incluido en el subsuelo de la corteza terrestre y por tanto está muy alejado de las fuentes de producción primaria de superficie. Su paralelo en el mar lo constituye el hábitat abisal de las grandes profundidades marinas. Por su carácter de hábitat extremo, la severidad de las condiciones ambientales es máxima. El elevado grado de troglomorfo de los seres que habitan en el ambiente profundo probablemente tenga su más sencilla explicación en las similares y fuertes presiones selectivas que reinan en este hábitat extenso y adverso, y relativamente homogéneo sin importar la latitud.

Dado que son muy diversos los grupos zoológicos que colonizan las cuevas, que esta activa invasión ha ocurrido en distintas épocas (y sigue ocurriendo actualmente), y que están involucradas variables condiciones locales (abióticas y bióticas), es imposible llegar a una generalización válida para dar cuenta de todos los casos y situaciones presentadas por los cavernícolas. Los estudios locales sobre casos específicos seguirán aportando nueva luz sobre los múltiples factores involucrados. Pero, es posible reconocer unas grandes líneas o tendencias generales.

A lo largo de la zonación propuesta se incrementa la escasez de recursos y la estabilidad climática. En el ambiente profundo las condiciones adversas alcanzan valores máximos: perpetua oscuridad y elevada humedad relativa, altas concentraciones de CO₂ y otros gases, alta radioactividad natural, limitaciones al desplazamiento en una red espacial laberíntica, condiciones ecológicas severas, con fuerte variabilidad en el suministro de nutrientes y escasez periódica de los mismos. Todo ello determina unas condiciones de alto stress para los organismos y, por tanto, un gran potencial para el cambio.

El troglomorfo (variable de un grupo zoológico a otro) es una cuestión de grados. El más alto grado de modificación troglomorfa está asociado a las más severas condiciones del ambiente profundo, pero nótese que tales condiciones pueden mostrar una amplia gama de variabilidad

(espacial y temporal, a lo largo de la historia geomorfológica de una región), por lo que no es posible hacer una generalización simple.

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto, la redefinición de las categorías clásicas del sistema Schiner-Racovitza no se basa en términos de si los organismos completan o no su ciclo de vida en las cuevas, sino en qué ambiente y de qué modo lo hacen. Por tanto, no se establece que sea en base a una exclusividad absoluta o estrecha restricción a un biotopo, sino de un modo más amplio, admitiendo que no hay límites estrictos sino gradientes. Los cavernícolas pueden completar su ciclo vital en un biotopo y habitar preferentemente en él, pero también algunos pueden utilizar temporalmente biotopos próximos o transicionales, si las condiciones son adecuadas. El troglomorfo resultante está en relación con la adversidad del medio y con el potencial interno del organismo. Hemos evitado polemizar sobre el factor "tiempo de residencia en las cuevas" ya que, aunque es probable que con más tiempo se acumule un grado mayor de modificaciones, también es posible que intervengan procesos rápidos de modificación, como en casos de recombinación genética, paedomorfosis o neotenia, los cuales a menudo están pleiotrópicamente relacionados y morfogenéticamente integrados. Por otro lado, también interviene el grado de preadaptación alcanzado por las formas ancestrales. Adicionalmente, dado que la reducida tasa metabólica y la adopción de una estrategia de la A parecen mostrar una estrecha correlación con condiciones oligotróficas, y dado que este factor puede variar espacial y temporalmente, es difícil inferir las velocidades a las que operan los procesos y, por consiguiente, el tiempo involucrado en alcanzar un alto grado de troglomorfo. En todo caso, ejemplos de cavernícolas tropicales y cavernícolas en jóvenes cuevas lávicas prueban que las modificaciones pueden ser rápidas.

El sistema Schiner-Racovitza redefinido es consistente con las observaciones y datos actuales. El troglomorfo, en distintos grados, se correlaciona con las características de los distintos ambientes cavernícolas. Su reconocimiento morfológico (tras adecuada comparación con sus relativos epigeos) es una indicación sustancial de la progresiva adaptación y especialización de los organismos de un linaje que activamente han colonizado un hábitat extremo.



A lo largo del texto ha sido señalada la inadecuación de algunos conceptos y la inexactitud o inestabilidad de diversas hipótesis. Así mismo han sido indicadas las limitaciones de la visión estrictamente alopátrica. Todos estos aspectos han introducido confusión y "ruido" en la interpretación de los hechos. La evolución de los cavernícolas, adecuadamente re-examinada (con una visión amplia), se presenta como un proceso normal, caracterizado por la progresiva adaptación de los seres vivos a un hábitat de adversidad creciente. Su valor extremo es alcanzado en el ambiente profundo de las cuevas.

BIBLIOGRAFÍA

AHLSTRAND, G. 1980. Alpha radiation levels in two caves related to external air temperature and atmospheric pressure. *NSS Bull.*, 42: 39-41.

ALLEGRUCCI, G.; C. CACCONE; D. CESARONI; M. SBORDONI; E. MATTAEIS & V. SBORDONI. 1982. Natural and experimental interspecific hybridization between populations of Dolichopoda cave crickets. *Experientia*, 38: 96-98.

ANDRIANI, L. 1990. Estudio comparativo de dos poblaciones, una hipógea y otra epígea, de *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Trichomycteridae) (incluye un análisis de sus dietas). *Bol.SVE*, 24: 7-14.

AULER, A. 1995. Evidências de dissolução por ácido sulfúrico na espeleogenese no Grupo Una, Bahía. *Anais de 8º Simpósio de Geología de Minas Gerais - SBG Núcleo MG*, Bol.13: 93-94.

BARR, T. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology*, 2: 35-102.

BARTON, N. & B. CHARLESWORTH. 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annu.Rev.Ecol. System.*, 15: 133-164.

BESHARSHE, J. & J. HOLSINGER. 1977. *Gyrinophilus subterraneus*, a new troglobitic salamander from Southern West Virginia. *Copeia*: 624-634.

BLACKMAN, R. 1981. Species, sex and parthenogenesis in aphids. In: GREENWOOD, P. (Ed.). *The Evolving Biosphere*. British Mus.Nat.Hist., Cambridge Univ.Press. pp: 75-85.

BLAIR, W. 1964. Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. *Quarterly Review of Biology*, 39: 334-344.

BOTOSANEANU, L. & J. HOLSINGER. 1991. Some aspects concerning colonization of the subterranean realm - especially subterranean waters: a response to Rouch & Danielopol, 1987. *Stygologia*, 6: 11-39.

BOUTIN, C. & N. COINEAU. 1990. Regression model, modèle biphasé d'évolution et origine des micro-organismes stygobies interstitiels continentaux. *Rev.Micropaléont.*, 33: 303-322.

BRANDON, R. 1971. North American troglobitic salamanders: some aspects of modification in cave habitats, with special reference to *Gyrinophilus palleucus*. *NSS Bull.*, 33: 1-22.

BUSH, G. 1975. Modes of animal speciation. *Annu.Rev.Ecol.System.*, 6: 339-364.

BUSH, G. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(8): 285-288.

BUSH, G. & D.J. HOWARD. 1986. Allopatric and non-allopatric speciation; assumptions and evidence. In: KARIN & NEVO (Eds.). *Evolutionary Processes and Theory*. Academic Press, Orlando, FL., pp: 411-438.

CARROLL, S.P. & C. BOYD. 1992. Host race radiation in the soap berry bug: Natural-History with the history. *Evolution*, 46(4): 1052-1064.

CHAPMAN, Ph. 1985. Some biological results of the British New Guinea Speleological Expedition, 1975. *Cave Science*, 12: 45-48.

- CHAPMAN, Ph. 1986. Non-relictual cavernicolous invertebrates in tropical Asian and Australasian Caves. Com. 9º Congr.Internac.Espeleol., Barcelona, 9: 155-158.
- CHRISTIANSEN, K. 1961. Convergence and paralelism in cave Entomobryinae. *Evolution*, 15: 281-301.
- CHRISTIANSEN, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 76-78.
- CHRISTIANSEN, K. 1985. Regressive evolution in Collembola. *NSS Bull.*, 47: 89-100.
- CHRISTIANSEN, K. & D. CULVER. 1987. Biogeography and distribution of cave Collembola. *Jour.Biogeograph.*, 14: 459-477.
- CHRISTIANSEN, K. & T. MOBERG. 1988. Pseudosinella revisited. *Int.Jour.Speleol.*, 17: 1-20.
- COIFFAIT, H. 1959. Contribution á la connaissance des Coléoptères du sol. *Vie et Milieu, Suppl.* 7.
- CULVER, D. 1982. Cave life. Evolution and ecology. Harvard Univ.Press. Cambridge.190 pp.
- CULVER, D. 1987. The role of gradualism and punctuation in cave adaptation. *Inter.Jour.Speleol.*, 16: 17-31.
- CULVER, D.; T. KANE; D. FONG; R. JONES; M. TAYLOR & S. SAUEREISEN. 1990. Morphology of cave organisms - it is adaptive? *Mém.Biospéol.*, 17: 13-26.
- CVETKOV, L. & L. ANGELOV, 1980. Formation, essence and problems of stygobiology. *Hydrobiology*, 11: 141-179.
- DAVIS, G. 1982. Historical and ecological factors in the evolution, adaptative radiation, and biogeography of freshwater mollusks. *Am.Zool.*, 22: 375-395.
- DANIELOPOL, D. & G. BONADUCE. 1990. The colonization of subsurface habitats by Loxoconchidae Sars and Psammocytheridae Klie. *Ostracoda and Global events, 10th Int.Symp.Ostracoda*, 1-22.
- DANIELOPOL, D. & R. ROUCH. 1991. L´adaptation des organismes au milieu aquatique souterrain. Réflexions sur l´apport de recherches écologiques récentes. *Stygologia*, 6(3): 129-142.
- DECU, V.; C. BORDON & O. LINARES. 1987. Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst.Spel.E.Racovitza & Soc.Venezol.Espeleol.*, Bucarest, 219 pp.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann Ed., Paris, 740 pp.
- DICKINSON, H. & J. ANTONOVICS. 1973. Theoretical considerations of sympatric divergence. *American Naturalist*, 107: 256-274.
- DIEHL, S. & G. BUSH. 1989. The role of habitat preference in adaptation and speciation. In: OTTE & ENDLER (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinaver Assoc.Inc.Publish., pp: 345-365.
- DOBZHANSKY, Th. 1951. *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ.Press. New York. 364 pp.
- DOBZHANSKY, Th. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia Univ.Press. New York. 505 pp.

- DOBZHANSKY, Th. 1972. Species of *Drosophila*. New excitement in an old field. *Science*, 117: 664-669.
- DUELLMAN, W. & M. HOOGMOED, 1992. Some hylid frogs from the Guiana Highlands, northeastern South America: new species, distributional records, and a generic reallocation. *Occas.Pap.Mus.Nat.Hist.Univ. Kansas*, 147: 1-21.
- EHELLE, A. & I. KORNFIELD. 1984. *Evolution of Fish Species Flocks*. University of Maine at Orono Press.
- EHRlich, P. & R. HOLM. 1963. *The process of evolution*. McGraw-Hill. New York. 347 pp.
- EMBERSON, R. & B. MOORE. 1982. An annotated list of the Carabidae (Coleoptera) recorded from caves in New Guinea. *Aust.Entomol.Mag.*, 8: 89-91.
- ENDLER, J. 1974. Gene flow and population differentiation. *Science*, 179: 243-250.
- ENDLER, J. 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton Univ.Press. Princeton. 246 pp.
- ENDLER, J. 1989. Conceptual and other problems in speciation. In: OTTE & ENDLER (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Assoc.Inc.Publish., pp: 625-648.
- FEDER, J.; C. CHILCOTE & G. BUSH. 1988. Genetic differentiation between sympatric host races of the apple maggot fly *Rhagoletis pomonella*. *Nature*, 336: 61-64.
- FISCHER, E. 1959. Wyniki analizy bakteriologicznej drobnych zbiornikow wodnych groty Zimnej i Krasprowej. *Speleologia*, 3: 1-30.
- FONG, D. 1988. Morphological evolution of the amphipod *Gammarus minus* in caves: quantitative genetic analysis. *Am.Midl.Nat.*, 121: 361-378.
- GADOROS, M. 1986. Cave radioactivity - theory and data. *Proc. 9º Congr.Internat.Speleol.*, Barcelona, 2: 88-90.
- GADOROS, M. 1989. On the ionization of cave air. *Proc.10º Congr.Internat.Speleol.*, Budapest, 3: 776-777.
- GALAN, C. 1982. Notas sobre una anguila blanca (*Synbranchus marmoratus*) colectada en un río subterráneo del NE de Venezuela. *Bol.SVE*, 10(19): 129-131.
- GALAN, C. 1986. Cavidades de la República Argentina: Un resumen. *Bol.SVE*, 22: 21-29. GALAN, C. 1991. El karst de la Fila de las Cuevas (zona kárstica de Mata de Mango, Edo Monagas, Venezuela). *Bol.SVE*, 25: 13-24.
- GALAN, C. 1991. Disolución y génesis del karst en rocas silíceas y rocas carbonáticas: un estudio comparado. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, 43: 43-72.
- GALAN, C. 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, 45: 1-163.
- GALAN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol.SVE*, 29: 2-38.

- GALAN, C. 1996. Notas sobre la fauna cavernícola del norte de Bahía, Brasil. *Bol.SVE*, 30: 14-20.
- GALAN, C. & J. LAGARDE. 1987. La sima Coycoy de Acurigua, Sierra de San Luis, Estado Falcón. *Rev.Ambito*, Caracas, 2-3: 96-100.
- GALAN, C. & F. URBANI. 1987. El desarrollo de la Espeleología y aspectos generales de las áreas cársicas venezolanas. En: DECU, V. et al. *Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. ISE.Racovitza, Rumania & SVE, Venezuela. pp: 15-22.
- GALIANA, A.; A. MOYA & F. AYALA. 1993. Assortative mating and sympatric speciation. *Evolution*, 47: 432-444.
- GIBBY, M. 1981. Polyploidy and its evolutionary significance. In: GREENWOOD, P. (Ed.). *The Evolving Biosphere*. British Mus.Nat.Hist., Cambridge Univ.Press. pp: 87-95.
- GRANT, B. & P. GRANT. 1979. Darwin's finches: population variation and sympatric speciation. *Proc.Nat.Acad. Sci. USA*, 76: 2359-2363.
- GITTENBERGER, E. 1988. Sympatric speciation in snails: A largely neglected model. *Evolution*, 42: 826-828.
- GORZULA, S. 1992. La herpetofauna del macizo de Chimantá. In: HUBER, O. (Ed.). *El macizo del Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela: un ensayo ecológico tepuyano*. Todtmann Ed., Caracas, pp: 267-280.
- GOULD, S. & N. ELDREDGE. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3: 115-151.
- GOULD, S. & N. ELDREDGE. 1986. Punctuated equilibrium at the 3rd stage. *Syst.Zool.*, 35: 143-148.
- GOULD, S. & E. VRBA. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- GOUNOT, A. 1960. Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son role nutritif pour les Niphargus (Amphipodes, Gammarides). *Ann.Spéléol.*, 15: 501-526. GOUNOT, A. 1967. La microflore des limons argileux souterrains. *Ann.Spéléol.*, 22: 23-146.
- GREENSLADE, P. 1983. Adversity selection and the habitat templet. *Amer.Natur.*, 122: 352-365.
- HAFFER, J. 1970. Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. *Jour.Ornithologie*, 111: 285-331.
- HAFFER, J. 1974. *Avian speciation in tropical South America*. Nuttall Ornithol.Club, Cambridge. 390 pp.
- HALKKA, O. 1978. Influence of spatial and host-plant isolation on polymorphism in *Philaenus spumarius*. In: MOUND & WALOFF (Eds.). *Diversity of insect faunas*. *Symp.Roy.Entomol.Soc.London*, 9: 41-55.
- HAMILTON-SMITH, E. 1971. The classification of cavernicoles. *NSS Bull.*, 33(1): 63-66.
- HAMMOND, P. 1972. The micro-structure, distribution and posible function of peg-like setae in male Coleoptera. *Entomologica Scandinavica*, 3: 40-54.

- HAMMOND, P. 1981. Speciation in the face of gene flow: sympatric-parapatric speciation. In: GREENWOOD, P. (Ed.). *The Evolving Biosphere*. British Mus.Nat.Hist., Cambridge Univ.Press. pp: 37-48.
- HERRERA, F. 1995. Las comunidades de artrópodos del guano de guácharos en la cueva del Guácharo, Venezuela. *Bol.SVE*, 29: 39-46.
- HILL, C. 1987. Geology of Carlsbad Cavern and other caves in the Guadalupe Mountains, New Mexico and Texas. *New Mexico Bur.Mines & Mine.Resources, Bull.117*, 150 pp.
- HOBBS, H.; H.H. HOBBS & M. DANIEL. 1977. A review of the troglobitic decapod crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contrib.Zool.*, 244: 1-183.
- HOCH, H. & F. HOWARTH. 1989. The evolution of cave-adapted cixiid planthoppers in volcanic and limestone caves in North Queensland, Australia (Homoptera: Fulgoroidea). *Mém.Biospéol.*, 16: 17-24.
- HOLTHUIS, L. 1973. Caridean shrimp found in land locked saltwater pools at four Indo-West Pacific localities (Sinai Peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one new genus and four new species. *Zool.Verh.*, 128: 1-48.
- HOLTHUIS, L. 1979. Cavernicolous and terrestrial Decapod Crustacea from Northern Sarawak, Borneo. *Zool. Verh.Leiden*, 171: 3-47.
- HOLTHUIS, L. 1980. A new cavernicolous freshwater crab from New Guinea (Crustacea: Decapoda). *Zool. Meded.Leiden*, 55: 313-320.
- HOWARTH, F. 1973. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes, 1. Introduction. *Pacific Insects*, 15: 139-151.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann.Rev.Entomol.*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F. 1986. The tropical cave environment and the evolution of troglobites. 9^o *Congres.Internat.Espeleol., Comunicaciones*. Barcelona, pp: 153-155.
- HOWARTH, F. 1987. The evolution of non-relictual tropical troglobites. *Internat.Jour.Speol.*, 16: 1-16.
- HOWARTH, F. 1991. Hawaiian cave faunas: macroevolution on young islands. In: DUDLEY Ed. *The unity of evolutionary biology. Vol1. Dioscorides, Portland*, pp: 285-295.
- HOWARTH, F. 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *American Naturalist*, 142: S65-S77.
- HOWARTH, F. & F. STONE. 1990. Elevated carbon dioxide levels in Bayliss Cave, Australia: implications for the evolution of obligate cave species. *Pacific Science*, 44: 207-218.
- HUETTEL, M. & G. BUSH. 1972. The genetics of host selection and its bearing on sympatric speciation in *Procedidochares* (Diptera: Tephritidae). *Entomol.Exper.Applic.*, 15: 465-480.
- HULL, D. 1970. Contemporary systematic philosophies. *Ann.Rev.Ecol.System.*, 1: 19-54.
- HÜPPOP, K. 1985. The role of metabolism in the evolution of cave animals. *NSS Bull.*, 47: 71-77.

- HÜPPOP, K. 1986. Oxygen consumption of *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): a comparison of epigeal and hypogean populations. *Environ.Biol.Fishes*, 17(4): 200-308.
- ICRP - International Commission on Radiological Protection. 1987. Lung cancer risk from environmental exposure to radon daughters. *Ann.of ICRP, Publ.* 50 & 60.
- ILIFFE, T. 1990. Crevicular dispersal of marine cave fauna. *Mém.Biospéol.*, 17: 93-96.
- ILIFFE, T.; H. WILKENS; J. PARZEFALL & D. WILLIAMS. 1984. Marine lava cave fauna: composition, biogeography, and origins. *Science*, 225: 309-311.
- JEANNEL, R. 1955. L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères. *Publ. Mus.Nat. Hist.Natur.*, Paris. 16: 1-155.
- JUBERTHIE, C. 1983. Le milieu souterrain: étendue et composition. *Mém.Biospéol.*, 10: 17-65.
- JUBERTHIE, C.; B. DELAY & M. BOUILLON. 1980. Extension du milieu souterrain en zone non calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coléoptères troglobies. *Mém.Biospéol.*, 7: 19-52.
- JUBERTHIE, C. & M. BOUILLON. 1982. Présence de *Aphaenops* (Coléoptères, Trechinae) dans le milieu souterrain superficiel des Pyrénées françaises. *Mém.Biospéol.*, 10: 91-98.
- KANE, T. & D. CULVER. 1991. The evolution of troglobites: *Gammarus minus* (Amphipoda: Gammaridae) as a case study. *Mém.Biospéol.*, 18: 3-14.
- KANE, T. & D. CULVER. 1992. Biological processes in space and time: Analysis of adaptation. In: CAMACHO, A. (Ed.). *The Natural History of Biospeleology. Monograf. Mus.Nac.Cienc.Nat.*, Madrid, pp: 377-399.
- KIMURA, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution.* Cambridge Univ.Press, New York.
- KLIMCHOUK, A. & V. NASEDKIN, 1992. Radon in the caves of the Commonwealth of Independent States. *The Light, News of Kiev Karst & Speol.Center*, 4(6): 21-35.
- KLIMCHOUK, A.; V. NASEDKIN & K. CUNNINGHAM. 1995. Speleothems of aerosol origin. *NSS Bull.*, 57: 31-42.
- KONDRASHOV, A. & M. MINA. 1986. Sympatric speciation: When it is possible?. *Biol.J.Linnean Soc.*, 27: 201-223.
- KRAUS, E. 1959. *Die entwicklungsgeschichte der kontinente und ozeane.* Akademie-Verlag, Berlin.
- LELEUP, N. 1952. Réflexions sur l'origine probable de certains Arthropodes troglobies. *Rev.Zool.Bot.Afric.*, 45.
- LELEUP, N. 1956. La faune cavernicole du Congo belge et considerations sur les Coléoptères reliques d'Afrique intertropicale. *Ann.Mus.R.Congo belge*, 46.
- LELEUP, N. 1965. Existence d'une faune cryptique relictuelle aux illes Galápagos. *Notic.Galápagos*, 5/6: 4-16.
- LEWONTIN, R. 1974. *The genetic basis of evolutionary change.* Columbia Univ.Press. New York. 346 pp.

- LOVTRUP, S. 1979. The evolutionary species: fact or fiction. *Systematic Zoology*, 28: 386-392.
- MARGALEF, R. 1976. Paralelismo entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Bol.Soc.Hist.Nat.Balear*, 21: 10-20.
- MATHIEU, J. & M. TURQUIN. 1992. Biological processes at the population level. II. Aquatic populations *Niphargus* (stygobiont amphipod) case. In: CAMACHO, A. (Ed.). *The Natural History of Biospeleology*. Monograf. Mus.Nac.Cienc.Nat., Madrid, pp: 263-293.
- MATSUDA, R. 1982. The evolutionary process in talitrid amphipods and salamanders in changing environments, with a discussion of "genetic assimilation" and some other evolutionary concepts. *Canadian Jour.Zool.*, 60: 733-749.
- MAYNARD SMITH, J. 1966. Sympatric speciation. *American Naturalist*, 100: 637-650.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press. Cambridge. 797 pp.
- MAYR, E. 1970. *Populations, species and evolution*. Belknap Press. Cambridge. 453 pp.
- MAYR, E. 1979. Reviews. Modes of speciation. M.J.D. White. 1978. *Systematic Zoology*, 27: 478-482.
- MAYR, E. 1983. Towards a new philosophy of biology observations of an evolutionist. *Harvard Univ.Press*, 12 pp.
- MC KAYE, K. 1980. Seasonality in habitat selection by the gold color morph of *Cichlasoma citrinellum* and its relevance to sympatric speciation in the family Cichlidae. *Environ.Biol.Fish*, 5: 75-78.
- MC PHERON, B.; D. SMITH & S. BERLOCHER. 1988. Genetic differences between host races of *Rhagoletis pomonella*. *Nature*, 336: 64-66.
- MECHAM, J. 1961. Isolating mechanisms in anuran amphibians. In: BLAIR Ed. *Vertebrate speciation*. Univ.Texas Press, Austin. pp: 24-61.
- MEGLITSCH, P. 1954. On the nature of the species. *Systematic Zoology*, 3: 49-65.
- MEYER, A. 1989. Trophic polymorphisms in cichlid fishes: Do they represent intermediate steps during sympatric speciation and explain their rapid adaptive radiation?. In: J.H. SCHRODER (Ed.) *New Trends in Ichthyology*, Paul Parey, Berlin.
- MITCHELL, R. 1969. A comparison of temperate and tropical cave communities. *Southwest.Naturalist*, 14: 73-88.
- MOTAS, C. 1958. Freatobiologia, o nova ramura a Limnologiei. *Natura*, 10: 21-28.
- MOTAS, C. 1962. Procédé des sondages phréatiques. Division du domaine souterrains; classification écologique des animaux souterrains; le psammon. *Act.Mus.Macéd.Sc.Nat.*, 8(7-75): 135-173.
- MURRAY, J. 1972. *Genetic diversity and natural selection*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 128 pp.
- NEWMAN, W. 1983. Origin of the Maxillopoda; urmalacostracan ontogeny and progenesis. In: *Crustacean. Issues 1. Crustacean phylogeny*, 105-119.

- NOTENBOOM, J. 1986. Biogeographical observations on iberian stygobiont amphipods with emphasis on the genus *Pseudoniphargus*. 9º Congr.Inter.Espeleol., 3: 94-98.
- NOTENBOOM, J. 1991. Marine regressions and the evolution of groundwaters dwelling amphipods (Crustacea). Jour. Biogeogr., 18: 437-454.
- ORGHIDAN, T. 1955. Un nouveau domaine de vie soterraine aquatique: le biotope hyporhéique. Bull. Biol.Acad. R.P.Romania, 7(3): 657-676.
- ORGHIDAN, T. 1959. Ein neues Lebensraum des unterirdischen Wasswe: der hyporheische Biotop. Arch.Hydrobiol., 55(3): 392-414.
- OROMI, P.; A. MEDINA & M. TEJEDOR. 1986. On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. 9º Congr.Inter.Espeol., Barcelona, 2: 147-151.
- OROMI, P.; J. MARTIN; A. MEDINA & I. IZQUIERDO. 1991. The evolution of the hypogean fauna in the Canary Islands. In: DUDLEY Ed. The unity of evolutionary biology. Vol.1. Dioscorides, Portland. pp: 380-395.
- OTTE, E. & J.A. ENDLER (Eds.). 1989. Speciation and its consequences. Sinauer Assoc.Inc. Publish., Sunder.
- PALMER, R. 1986. The Blue Holes of South Andros. Cave Science, 13: 3-6.
- PARSONS, P. 1987. Evolutionary rates under environmental stress. Evol.Biol., 21: 311-347.
- PARSONS, P. 1991. Evolutionary rates: stress and species boundaries. Ann.Rev.Ecol.& System., 22: 1-18.
- PARZEFALL, J. 1986. On the heredity of behaviour patterns in cave animals and their epigean relatives. NSS Bull., 47: 128-135.
- PECK, S. 1986. Evolution of adult morphology and life-history characters in cavernicolous Ptomophagus beetles. Evol., 40(5): 1021-1030.
- PECK, S. 1990. Eyeless arthropods of the Galápagos Islands, Ecuador: composition and origin of the cryptozoic fauna of a young, tropical, oceanic archipelago. Biotropica, 22: 366-381.
- PECK, S. & J. KUKALOVA-PECK. 1986. Preliminary Summary of the Subterranean Fauna of the Galápagos Islands, Ecuador. Part I-II. Com. 9º Congr.Internac.Espeleol., Barcelona, 9: 164-169.
- PENNAK, R. & J. WARD. 1986. Interstitial faunal communities of the hyporheic and adjacent groundwater biotopes of a Colorado Mountain range. Arch.Hydrobiol. Suppl., 74(3): 356-396.
- PEREZ, A. & A. VILORIA. 1994. *Ancistrus galani* n.sp. (Siluriformes: Loricariidae), with comments on biospeological explorations in western Venezuela. Mém.Biospéol., 21: 103-107.
- PETROVA, A. 1983. Catégories écologiques chez les hydracariens souterrains. Hydrobiology, 19: 49-54.
- POULSON, T. 1963. Cave adaptation in amblyopsid fishes. Am.Mid.Nat., 70: 257-290.
- POULSON, T. 1981. Variation in life history of Linyphiid cave spiders. Proc. 7º Int.Congr.Speol., 60-62.

- RACOVITZA, E. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. Arch.Zool.exp.et gen. (Biospeologica I), 4e série, 6: 371-488.
- RACOVITZA, G. 1983. Sur les relations dynamiques entre le milieu souterrain superficiel et le milieu cavernicole. Mém.Biospéol., 10: 85-90.
- RODRIGUEZ, G. & C. BOSQUE. 1990. A stygobiont crab, *Chaceus caecus* n.sp., and its related stygophile species, *Chaceus motiloni* Rodríguez 1980 (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae) from a cave in the Cordillera de Perijá, Venezuela. Mém.Biospéol., 17: 127-134.
- ROUCH, R. 1986. Sur l'écologie des eaux souterraines dans le karst. Stygologia, 2(4): 352-398.
- ROUCH, R. & D. DANIELOPOL. 1987. L'origine de la faune aquatique souterraine, entre le paradigme du refuge et le modèle de la colonisation active. Stygologia, 3: 345-372.
- ROUCH, R.; M. BAKALOWICZ; A. MANGIN & D. D'HULST. 1989. Sur les caractéristiques chimiques du sous-écoulement d'un ruisseau des Pyrénées. Ann.Limnol., 25: 3-16.
- RULL, V. 1991. Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana Venezolana): clima, biogeografía, ecología. Scientia Guianae, 2: 133 pp.
- SAJO-BOHUS, L.; E. GREAVES; J. PALFALVI; G. MERLO & F. URBANI. 1995. Primeras mediciones de las concentraciones de radón en cuevas venezolanas. Bol.SVE, 29: 17-19.
- SARBU, S. 1990. The unusual fauna of a cave with thermomineral waters containing H₂S from Southern Dobrogea, Romania. Mém.Biospéol., 17: 191-195.
- SASSUCHIN, D.; M. KABANOV & K. NEISWESTNOVA. 1927. Ueber die mikroskopische pflanzen- und Tierwelt der Sandfläsche der Okaufers bei Murom. Russ.Hydrob.Zeitsch.Saratov., 6(3/5): 135-173.
- SBORDONI, V. 1980. Strategie adattative negli animali cavernicoli: uno studio di genetica ed ecologia di popolazione. Proc.Acad.Nat.Lincei, 51: 61-100.
- SCHMINKE, H. 1981. Adaptation of Bathynellacea to life in the interstitial (Zoea theory). Int.Rev.ges.Hydrobiol., 66(4): 575-637.
- SCHUBERT, C. 1988. Climatic changes during the Last Glacial Maximun in northern South America and the Caribbean: A review. Interciencia, 13(3): 128-137.
- SCHULTZ, D. 1982. Terrestrial isopod crustaceans (Oniscoidea) from Mulu Caves, Sarawak, Borneo. Jour.Nat.Hist., 16: 101-117.
- SCHWOERBEL, J. 1961. Über die Lebensbedingungen und die Besiedelung des Hypodheischen Lebensraums. Arch. Hydrobiol., Suppl., 25: 2-3.
- SCUDDER, G. 1974. Species concepts and speciation. Canadian Jour.Zool., 52: 1121-1134.
- SEMENOVA, L. 1961. Relation of cuticle structure in chilopods to the condition of existence. Zool.Journ., 40.
- SIMPSON, G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia Univ.Press. New York. 247 pp.

- SKET, B. 1985. Why all cave animals do not alike: A discussion on adaptive value of reduction processes. *NNSS Bull.*, 47(2): 78-85.
- SOKAL, R. & T. CROVELLO. 1970. The biological species concept: a critical evaluation. *American Naturalist*, 104: 127-153.
- STANHOPE, M.J., B. HARTWICK & D. BAILLIE. 1993. Molecular phylogeographic evidence for multiple shifts in habitat preference in the diversification of an amphipod species. *Molecular Ecology*, 2(2): 99-112.
- STOCK, J. 1980. Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda). *Bijdr.Dierkd.*, 50: 105-144.
- TAUBER, C. & M. TAUBER. 1989. Sympatric speciation in insects: Perception and perspective. In: OTTE & ENDLER (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Assoc.Inc.Publish., pp: 307-345.
- TEIXEIRA, N.; M. FAISCA & J. CRISPIM. 1991. Preliminary data on radon concentration in some Portuguese show caves. 5^o Int.Conf. Natur.Radiat.Envirnom., Salzburg, 22-28 Sept. 1991.
- TEMPLETON, A. 1980. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution*, 34: 719-729.
- THORPE, W. 1945. The evolutionary significance of habitat selection. *J.Anim.Ecol.*, 14: 67-70.
- TRAJANO, E. 1989. Estudo do comportamento espontâneo e alimentar e da dieta do bagre cavernícola, *Pimelodella kronei*, e seu provável ancestral epígeo, *Pimelodella transitoria* (Siluriformes, Pimelodidae). *Rvta. Bras. Biol.*, 49(3): 757-769.
- TRAJANO, E. 1995. Evolution of tropical troglobites: applicability of the model of Quaternary climatic fluctuations. *Mém.Biospeol.*, 22.
- UENO, S. 1987. The derivation of terrestrial cave animals. *Zool.Science*, 4: 593-606.
- URBANI, F. 1977. Nuevos comentarios sobre estudios realizados en las formas cársicas de las cuarcitas del Grupo Roraima. *Bol.SVE*, 8(15): 71-77.
- URBANI, F. 1996. Venezuelan cave minerals: a review. *Bol.SVE*, 30: 1-13.
- VANDEL, A. 1965. *Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals*. Pergamon Press, Oxford, 524 p.
- VOUIDIBIO, J., P. CAPY, D. DEFAYE, E. PLA, J. SANDRIN, A. CSINK & J.R. DAVID. 1989. Short-range genetic-structure of *Drosophila-melanogaster* populations in an afro-tropical urban area and its significance. *Proc.Nat.Acad.Scienc., USA*, 86(21): 8442-8446.
- WESTHEIDE, W. 1987. Progenesis as a principle in meiofauna evolution. *Jour.Nat.Hist., London*, 21: 843-854.
- WHITE, M. 1978. *Modes of speciation*. W.H.Freeman & Co., San Francisco. 455 pp.
- WHITTMAN, R. & W. CLARK. 1982. Availability of dissolved oxygen in interstitial waters of a sandy creek. *Hydrobiologia*, 92: 651-658.
- WILEY, E. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27: 17-26.

- WILKENS, H. 1987. Genetic analysis of evolutionary processes. *Int.Jour.Speol.*, 16(1-2): 33-57.
- WILKENS, H. 1988. Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). *Evol.Biol.*, 23: 271-367.
- WILKENS, H.; J. PARZEFALL & T. ILIFFE. 1986. Origin and age of the marine stygofauna of Lanzarote, Canary Islands. *Mitt.Hamb. Zool.Mus.Inst.*, 83: 223-230.
- WILLIAMS, D. & H. HYNES. 1974. The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshw.Biol.*, 4: 233-256.
- WILSON, D. 1989. The diversification of single gene pools by density and frequency-dependent selection. In: OTTE & ENDLER (Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Assoc.Inc. Publish., pp: 366-385.
- YAGER, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Jour.Crustacean Biol.*, 1: 328-33.
- YAGER, J. 1987. *Cryptocorynetes haptodiscus*, new genus, new species, and *Speleonectes benjamini*, new species, of remipede crustaceans from anchialine caves in the Bahamas, with remarks on distribution and ecology. *Proceed. Biol. Soc. Washington*, 100: 302-320.
- YARBOROUGH, K. 1978. Airborne alpha radiation in natural caves administered by the National Park Service. *Nat.Cave Managem.Proceed.*, Big Sky, 1977, pp: 125-132.