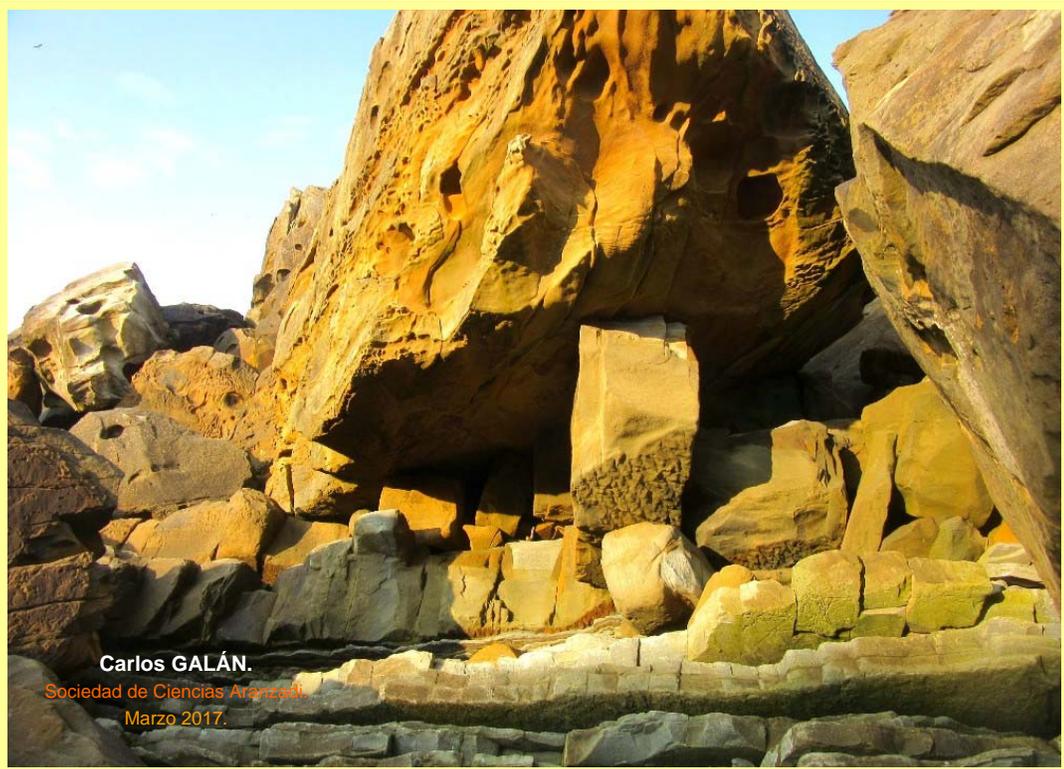


FAUNA CAVERNÍCOLA EN ZONA LITORAL EN LA ARENISCA DE ULÍA (FORMACIÓN JAIZKIBEL).

Cave Fauna in littoral zone in the sandstone of Ulía (Jaizkibel Formation).



Carlos GALÁN.

Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Marzo 2017.

FAUNA CAVERNÍCOLA EN ZONA LITORAL EN LA ARENISCA DE ULÍA (FORMACIÓN JAIZKIBEL).

Cave Fauna in littoral zone in the sandstone of Ulía (Jaizkibel Formation).

Carlos GALÁN.

Con la colaboración de: Marian Nieto & Juliane Forstner.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

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

E-mail: cegalham@yahoo.es

Marzo 2017.

RESUMEN

En la zona litoral del monte Ulía (San Sebastián, País Vasco) existen enclaves con numerosas cuevas de recubrimiento, entre y bajo grandes bloques de arenisca de edad Eoceno (Formación Jaizkibel). Algunas de ellas están en continuidad con galerías interstratos y mesocavernas, con zonas en oscuridad o acentuada penumbra. Este hábitat es extenso y constituye un ecotono o zona transicional por partida doble, ya que se sitúa entre el medio marino y el terrestre, y entre los hábitats de superficie y los hipógeos. Aunque poco conocido, posee un interés ecológico y evolutivo considerable, ya que constituye una de las vías seguidas para la colonización del medio hipógeo y diferenciación de especies cavernícolas troglobias acuáticas y terrestres. Exploraciones en el sector de Bajo Aundi nos han permitido estudiar poblaciones de invertebrados cavernícolas terrestres, asociadas a especies marinas, las cuales incluyen isópodos, arácnidos, tisanuros (Machiloidea y Zygentoma), colémbolos y otros grupos. Se describen los principales rasgos de esta fauna y su curiosa ecología.

Palabras clave: Biología subterránea, Ecología, Espeleología física, Karst, Geomorfología, Cuevas en arenisca.

ABSTRACT

In the coastal zone of Mount Ulía (San Sebastian, Basque Country) there are enclaves with numerous coating caves, between and under big blocks of sandstone of Eocene age (Jaizkibel Formation). Some of them are in continuity with interstate galleries and mesocaverns, with zones in darkness or accentuated penumbra. This habitat is extensive and constitutes an ecotone or transitional zone by double entry, since it is located between the marine and terrestrial environment, and between surface habitats and hypogeums. Although little known, it has a considerable ecological and evolutionary interest, since it constitutes one of the paths followed for the colonization of the subterranean environment and differentiation of cave troglobitic species, aquatic and terrestrial. Explorations in the Bajo Aundi sector have allowed us to study terrestrial cave invertebrate populations, associated with marine species, which include isopods, arachnids, tisanura (Machiloidea and Zygentoma), collembolans and other groups. It describes the main features of this fauna and its curious ecology.

Keywords: Subterranean Biology, Ecology, Physical speleology, Karst, Geomorphology, Sandstone caves.

INTRODUCCION

El medio hipógeo comprende cuevas y espacios subterráneos en distintas litologías y posiciones fisiográficas. En zonas litorales son conocidas cuevas marinas en muy distintos tipos de rocas duras, generalmente pobladas por fauna marina. El hábitat al que se ha prestado mayor atención lo constituyen las cuevas anquihalinas, cavidades con agua salobre a marina, a menudo estratificada, pero sin conexión directa con el mar abierto. Ejemplos de ello son los cenotes de Yucatán, diversos blue-holes en el Caribe y Oceanía, en terrenos volcánicos en las islas Galápagos y Canarias, o incluso en caliza en el Mediterráneo. Estos hábitats son oscuros y oligotróficos, y en ellos habita una fauna stygobia depigmentada y anoftalma que mantiene paralelismos con la fauna abisal de las grandes profundidades marinas. Muchos stygobios de medios anquihalinos son especies de antiguo origen, con rasgos primitivos en sus grupos respectivos, y parecen haber derivado de una fauna marina termófila de origen Téthycó. Salvo estas excepciones, se puede decir que las cuevas en zonas litorales son poco conocidas. O se les ha prestado escasa atención, debido tanto a su localización restringida, en litologías a menudo no-calizas, como a sus pequeñas o modestas dimensiones. De modo parecido su fauna, variablemente cavernícola, ha sido poco investigada, y a menudo presenta una mezcla de componentes de distinta naturaleza, ya que se trata de un medio hipógeo transicional.

La costa de Gipuzkoa (País Vasco), entre Hondarribia y Orío, está ocupada a lo largo de 32 km por una cadena montañosa litoral compuesta por una espesa secuencia de turbiditas abisales, de facies flysch, que alterna estratos gruesos de arenisca con intercalaciones delgadas de lutitas y margas, denominada Formación Jaizkibel (Campos, 1979; Kruit et al, 1972; Mutti, 1985). Estas rocas son de edad Eoceno inferior a medio. El dispositivo estructural es monoclinal, con buzamiento generalizado hacia el Norte y deformaciones locales. Gran parte de esta costa presenta abruptos acantilados, donde son frecuentes procesos locales de karstificación de las areniscas, con interesantes ejemplos de cuevas, espeleotemas y geoformas, a menudo con rasgos remarcables, extravagantes y/o de gran belleza estética (Galán et al., 2009, 2011, 2013; Galán, 2013; Galán & Forstner, 2017). El proceso básico o primario que comanda la formación de cavidades en esta litología es la disolución intergranular, que afecta principalmente al cemento carbonático y en menor proporción a los granos de cuarzo y a otros componentes minoritarios de estas areniscas. El entero proceso de formación de cavidades y creación de vacíos y geoformas puede ir acompañado de otros procesos y fenómenos de naturaleza compleja, que incluyen piping, reactividad química, difusión y convección en el interior del acuífero intergranular (Galán, 2010, 2013). Hasta la fecha conocemos algo más de 200 simas y cuevas en roca compacta, con cavidades individuales que superan los 250 m de desarrollo y -70 m de desnivel.

Pero además son frecuentes en esta litología procesos erosivos normales y marinos los cuales, junto al progreso de la disolución intergranular, producen con frecuencia colapsos, por descompresión mecánica y fractura de los estratos individuales de arenisca. Estos forman escarpes verticales y acantilados en progresivo retroceso, al pie de los cuales se forman acumulaciones de bloques y estratos enteros de arenisca desprendidos. Entre estas acumulaciones de grandes bloques se forman numerosas cuevas de recubrimiento. Estas pueden corresponder a simples espacios entre y bajo los rellenos de bloques, pero en su parte basal o al pie de las paredes pueden también estar en continuidad con galerías inter-estratos y mesocavernas excavadas en la roca-caja. La remoción de las intercalaciones delgadas de lutitas y de concreciones planares de arenisca contribuye también a ello. Tales cuevas de recubrimiento e inter-estratos pueden alcanzar desde algunas decenas a más de un centenar de metros de desarrollo, con zonas en penumbra, en penumbra acentuada y en oscuridad total. Sus galerías pueden extenderse desde la zona intermareal hasta la supralitoral, fuera del alcance de la acción del oleaje y penetrando en el medio terrestre continental. También pueden poseer pequeñas circulaciones hídricas de agua dulce, pozas y estanques mixohalinos y anquihalinos, y zonas bajas que inunda periódicamente el agua de mar. En los litorales de Ulía e Igueldo hemos explorado más de 200 cavidades de estos tipos, constatando que se trata de un medio o hábitat extenso, con abundantes recursos tróficos, y susceptible de ser poblado por muy diversos organismos.

En este trabajo nos referiremos especialmente a la fauna de invertebrados terrestres hallada en zona oscura en este tipo de cuevas de recubrimiento en la zona supralitoral y parte de la zona aérea litoral emergida en marea baja.

MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo es el resultado de prospecciones efectuadas en cuevas de recubrimiento en el litoral del monte Ulía. El enclave de Bajo Aundi W, localizado al pie de un acantilado vertical de difícil acceso, requiere el empleo de cuerdas y técnicas de escalada. En su exploración se utilizaron 120 m de cuerda estática, varias cintas para anclajes naturales, frontales con iluminación de Leds y material topográfico Suunto. Se realizaron observaciones in situ y se colectaron muestras biológicas, las cuales fueron fijadas en alcohol de 70º, y estudiadas en laboratorio bajo microscopio binocular Nikon. Se tomaron fotografías (con una cámara digital Canon) a fin de ilustrar los principales rasgos de las cavidades y su contexto geomorfológico.

RESULTADOS

Los primeros trabajos que aportaron el hallazgo de fauna cavernícola en estos ambientes se realizaron en el litoral de Igueldo (Galán, 2001). En galerías subterráneas en zona oscura, por encima del nivel de marea alta, se encontraron especies litorales de moluscos prosobranquios, poliquetos Terebellidae y Nereidae, isópodos terrestres Sphaeromatidae y Ligiidae; en las zonas más profundas se hallaron representantes terrestres de isópodos Oniscidae, pseudoescorpiones *Neobisium maritimum* (Neobisidae), y colémbolos *Anurida maritima* (Neanurinae), entre otros taxa.

A lo largo de dos décadas hemos realizado múltiples prospecciones en busca de cavidades en arenisca, a lo largo de los litorales de Jaizkibel, Ulía e Igueldo, con sorprendentes y sucesivos hallazgos de interesantes cavidades, espeleotemas, geoformas, paramoudras y concreciones diversas, muchas de ellas con rasgos inusuales o desconocidos previamente para la Ciencia. Aunque los trabajos se centraron sobre todo en aspectos geológicos y en entender los factores que controlan la karstificación y génesis de cavidades en arenisca, se fueron obteniendo así mismo datos de interés para la biología subterránea, con el aporte de sucesivos hallazgos de especies variablemente cavernícolas, en este hábitat subterráneo en arenisca. Las prospecciones mostraban la ocurrencia de cuevas en roca compacta y una enorme profusión de cuevas de recubrimiento, con solapamientos entre ambas, y constituyendo un tipo de hábitat hipógeo transicional, singular y extenso.

Las exploraciones y toma de datos geológicos en parajes abruptos, a menudo de difícil acceso, dejaban poco tiempo para el trabajo biológico, que se circunscribió en la mayoría de los casos al muestreo puntual de ejemplares aislados. En años recientes hemos podido muestrear con mayor detalle diversos enclaves con cavidades en los litorales de Ulía e Igueldo, ampliando el espectro faunístico conocido. En este trabajo nos referiremos a los datos recientes obtenidos en el sector de Bajo Aundi W y Central (Ulía) y enclaves próximos, en cuevas de recubrimiento e interestratos. No se trata en consecuencia de una síntesis exhaustiva, sino de un simple intento de sistematizar y ofrecer una visión más amplia sobre la fauna de invertebrados terrestres (hasta ahora identificada) que puebla este medio hipógeo transicional.

CONTEXTO GEOGRAFICO Y GEOLOGICO

La localización de muchas cavidades en acantilados del litoral, las mareas y el fuerte oleaje del mar Cantábrico, dificultan considerablemente la prospección de enclaves con este tipo de hábitat hipógeo, que por consiguiente permanecen inexplorados. Sin embargo, cada sucesiva exploración de parajes abruptos o de difícil acceso aporta nuevos datos, y con frecuencia se presentan en ellos cuevas y geoformas que nos sorprenden por sus rasgos inusuales y por la fauna que albergan. Se trata de un medio hipógeo de reciente formación y acentuado dinamismo, con cuevas en arenisca que el ser humano explora por primera vez.

Los acantilados en Ulía están sometidos a una fuerte acción erosiva, normal y marina, con frentes subverticales y en activo retroceso. La karstificación de las areniscas del flysch Eoceno, por disolución intergranular, va acompañada de la remoción de las intercalaciones de lutitas, y propicia procesos de deslizamiento, descompresión mecánica y colapso. Al pie de los escarpes y acantilados se acumulan rellenos de grandes bloques, procedentes de los estratos desprendidos, los cuales van siendo rebajados y removidos por la erosión marina, que desmantela el relieve dejando sólo en ocasiones una pequeña rasa mareal, con numerosos estratos en punta. Los bloques son erosionados en la línea de costa, donde a menudo se amplían también diaclasas y planos de estratificación. Pero fuera del alcance de las pleamares y de la acción de las olas los rellenos de bloques sólo se ven afectados por la disolución intergranular y la erosión normal de las aguas de lluvia y escorrentía superficiales. Estos ambientes, más alejados de la acción marina, poseen cuevas de recubrimientos con rasgos kársticos en parte heredados por su karstificación previa, antes del colapso de los estratos. A menudo existe una continuidad y gradación entre los ambientes hipógeos terrestres y litorales, con cuevas que en sus partes bajas pueden ser invadidas por el agua de mar durante las pleamares y fuertes temporales. Por ello, para la exploración de estos enclaves y cavidades, hay que buscar días de mar en calma y sin lluvia (poco frecuentes en el Cantábrico), con mareas bajas, y especialmente durante mareas vivas, momentos en los que resulta más fácil la prospección de estos parajes.

El sector de Bajo Aundi se localiza en la parte central de Ulía, entre Punta Atalaya y Cala Murguita. Consta de tres puntas, dos de ellas exploradas en detalle previamente (central y E), y otra sólo conocida parcialmente (la punta W) que fue revisada en detalle durante las últimas salidas, en 2017. El enclave basal de la punta W se localiza al pie de un acantilado cuyo acceso requiere el empleo de cuerda. Tanto el enclave W como el central poseen un área basal extensa, de grandes bloques de colapso, con cuevas de recubrimiento. Los datos faunísticos que presentamos se refieren a estos dos enclaves, explorados durante la marea baja en días con el mar en relativa calma.

El acceso a la punta central se hace caminando a través de un sendero abrupto, pero que no requiere emplear cuerda. En cambio, el acceso a la punta W es más vertical, y se efectúa con ayuda de cuerdas a lo largo de una empinada rampa, con pequeños escarpes y tramos resbaladizos de lutitas. Debido a la falta de puntos de anclaje, nosotros recurrimos a instalar como ayuda un tren de cuerda estática de 120 m (30 m para el amarre a los árboles más cercanos al borde y 70 m para la rampa, más algunos metros para anclajes secundarios y lazadas de nudos para superar pequeños escalones verticales) (Figuras 1 a 4). Al pie del escarpe se presenta un talud de bloques de colapso. La punta central presenta rellenos de bloques similares, con un pequeño promontorio de grandes bloques en su extremo N (Figuras 5 a 7).

Las cavidades de recubrimiento se localizan preferentemente bajo y entre grandes bloques, al pie de los acantilados, faltando cuando los bloques son de pequeñas dimensiones o han sido removidos en la rasa mareal (Figuras 8 a 11). No obstante hay excepciones y algunas cavidades se prolongan desde el talud hasta el mar, resultando sus partes más bajas invadidas por agua de mar (Figuras 12 a 18). Algunas cuevas de recubrimiento están en continuidad con galerías formadas a expensas de diaclasas y planos de estratificación en la roca-caja y con mesocavernas menores. La cavidad de mayores dimensiones se localiza en el promontorio de la punta central y alcanza 80 m de desarrollo (Figura 12). Otras cavidades se localizan bajo paredes en activo proceso de colapso (Figuras 6, 14, 15 y 19). En total fueron exploradas 28 cavidades de recubrimiento e inter-estratos, con un total acumulado de 580 m de desarrollo de galerías (accesibles al ser humano). Aproximadamente el 20% de esta trama subterránea está en penumbra, el 50% en acentuada penumbra, y el 30% restante en oscuridad total. Por lo que se trata de un hábitat subterráneo de innegable extensión (y que se presenta en muchos otros enclaves del litoral). La fauna cavernícola fue colectada en zona oscura (o de acentuada penumbra), preferentemente o en su mayoría en la zona supralitoral, en galerías comparativamente secas y aireadas, alejadas de la acción directa del mar. En adición, muchas cuevas, bloques y paredes de arenisca (arenizadas por disolución intergranular) presentan geoformas de distintos tipos (Figuras 19 a 22), así como espeleotemas y concreciones de interés, que no serán tratadas en de esta nota.



Figura 1. Enclave de Bajo Aundi W. Vista general desde el borde superior del acantilado y rampa de descenso, con una pequeña rasa mareal y taludes con rellenos de grandes bloques de colapso.



Figura 2. Ruta de descenso al enclave de Bajo Aundi W, con una sucesión de pequeños escalones verticales y tramos en rampa, que pueden resultar resbaladizos y aseguramos con cuerda y algunas lazadas.



Figura 3. Estratos subverticales de arenisca con intercalaciones delgadas de lutitas a lo largo de la rampa de descenso al enclave de Bajo Aundi W. Nótese los estratos fracturados que generan el colapso de bloques.

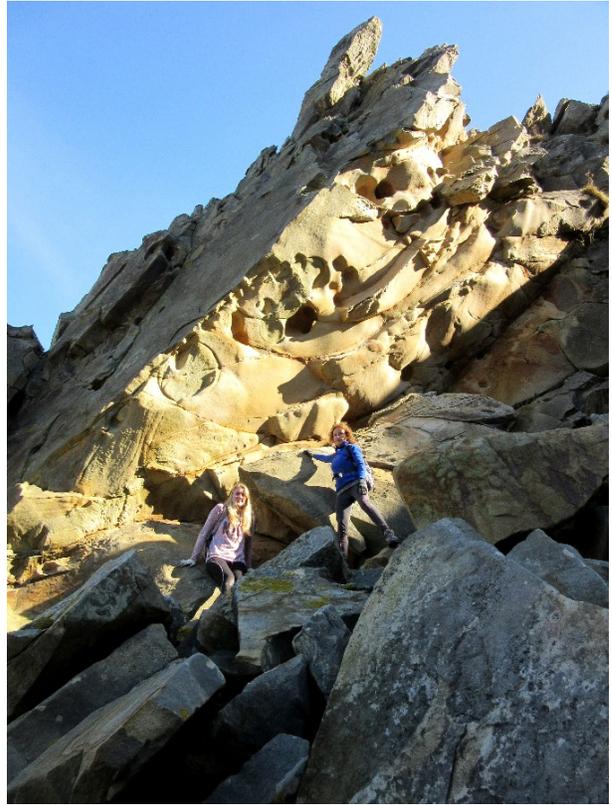


Figura 4. Rellenos de bloques de colapso en la base de Bajo Aundi W. Arriba: vista hacia la punta Norte. Debajo: vista hacia la pared del acantilado Sur. Se aprecian las bocas de aliviaderos del colector submarino de Ulía. El área próxima a estas bocas está fuertemente contaminada por emanaciones de fluidos y gases tóxicos.



Figura 5. Punta Central de Bajo Aundi, vista en picado, con acantilados y rellenos de grandes bloques de colapso.

En la imagen inferior, en el extremo más alejado del acantilado, se encuentra la punta de Bajo Aundi W.



Figura 6. Estratos de arenisca recortados y en activo proceso de colapso en los acantilados del enclave central de Bajo Aundi. Nótese la existencia de cavidades inter-estratos y los taludes con bloques de colapso y cuevas de recubrimiento. La pared del fondo tiene algo más de 50 m de desnivel.



Figura 7. El enclave de Bajo Aundi Central, con un promontorio de grandes bloques en su extremo N, bajo el cual se forma una cueva de recubrimiento de 80 m, con varias bocas. Puede apreciarse también estratos intercalados de lutitas, rebajados por erosión normal. Los bloques cúbicos pueden tener 6-8 m de lado.



Figura 8. Punta N del enclave de Bajo Aundi W. Talud de bloques de colapso de distintos tamaños con geofomas.



Figura 9. Enclave basal de Bajo Aundi W. Pequeña rasa con estratos en punta en la zona intermareal, con las rocas cubiertas de *fouling*, con predominio de cirrípedos, algas rojas y moluscos *Patella*.

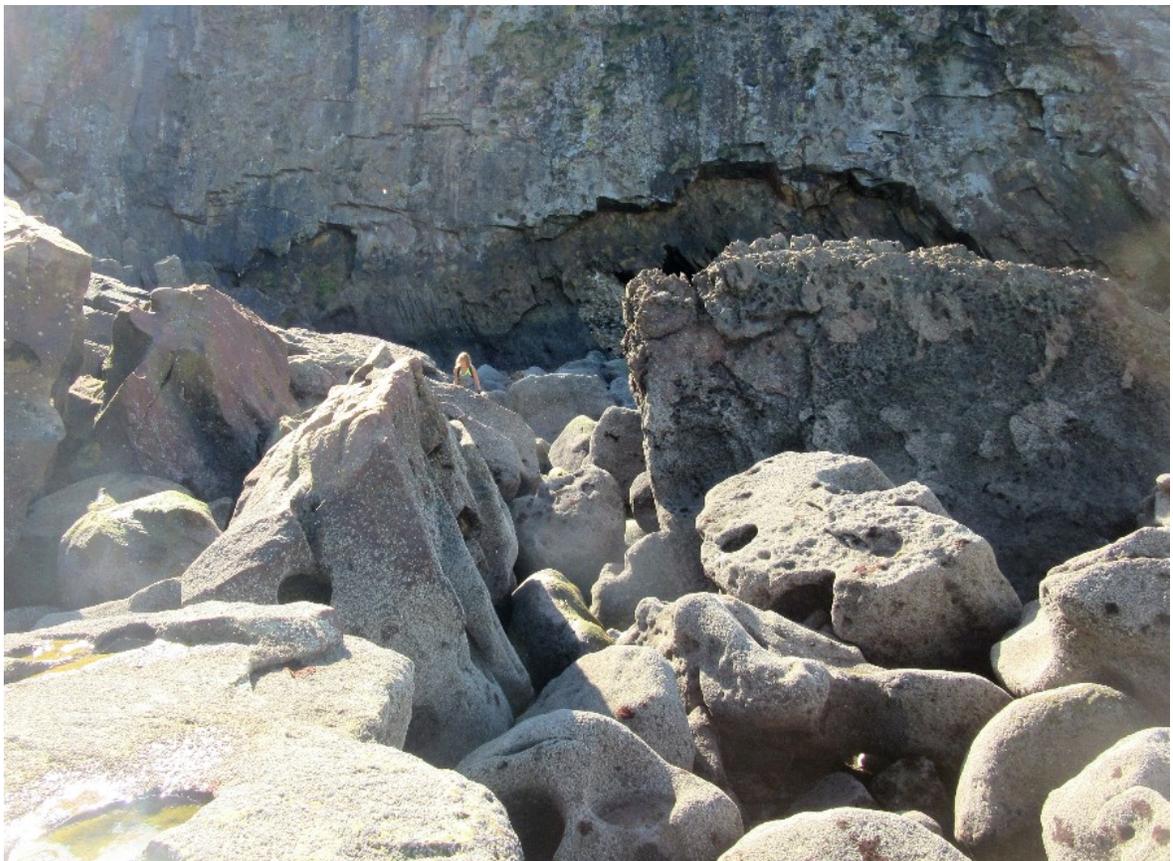


Figura 10. Bajo Aundi W. Bloques en la zona intermareal y parte baja de la supralitoral, con algunas cuevas en continuidad con mesocavernas de recubrimiento, las cuales conforman un extenso hábitat hipógeo que se extiende sobre el talud y base de los acantilados.

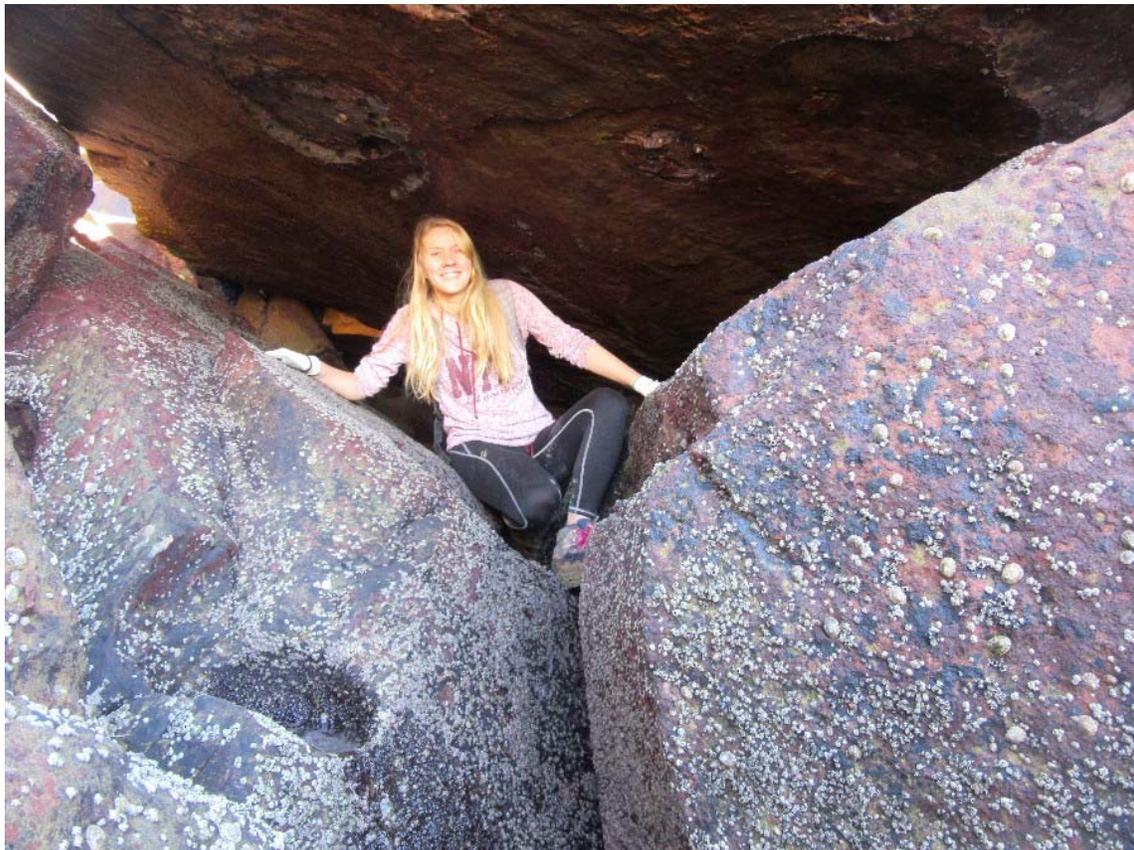


Figura 11. Cuevas de recubrimiento bajo y entre grandes bloques de colapso. Bajo Aundi W. Algunas veces los techos son grandes tramos de los estratos de arenisca desprendidos, que incluyen cavidades previas formadas por procesos de disolución intergranular.



Figura 12. Galerías y amplios espacios subterráneos en una cavidad de 80 m de desarrollo, en Bajo Aundi Central, con bocas a distintos niveles.

ECOLOGIA

Las cuevas objeto de esta nota constituyen un hábitat subterráneo, extenso y transicional, por lo que sirven de soporte a comunidades animales diversas y poblaciones en evolución. Los bloques de colapso llegan a tener varios metros de lado, dejando entre ellos amplios espacios, en continuidad con una red de macro y mesocavernas formadas a expensas de diaclasas abiertas, planos de estratificación y conductos de piping en la roca-caja. El medio es progresivamente más oscuro e isotérmico a medida que se profundiza. Los organismos que habitan estas cuevas quedan protegidos de la radiación solar directa y de los extremos de sequía y bruscos cambios de temperatura experimentados en la superficie en la zona supralitoral. El ambiente subterráneo mantiene una atmósfera húmeda, tanto por su localización en la zona N y sombreada de los acantilados, como por la importante pluviometría local y su cercanía al mar, con frecuentes rociaduras llevadas por el viento y el oleaje.

Ecológicamente estas cavidades constituyen ecotonos entre comunidades adyacentes, hipógeas y no-hipógeas, desplegando características de ambas. Hay zonas donde el ambiente físico y la biota cambian rápidamente a lo largo de gradientes acentuados. El carácter transicional exhibido por estas cuevas en la zona litoral es más variado y complejo que el de las cuevas tierra adentro, en el medio continental. Además de los usuales gradientes y umbrales en factores abióticos en cuevas continentales (gradientes de luz, temperatura y humedad), se presenta una zonación marcada y una variedad de biotopos (litorales, supralitorales y cerca de la costa), con patrones diversos (Moseley, 2010). La acción de las olas (bajo distintas condiciones y épocas del año) introduce a su vez cambios, con frecuencia bruscos, entre las condiciones ambientales desde las bocas a las partes más profundas de las galerías. Estos ecotonos pueden así contener comunidades de organismos terrestres y acuáticos, marinos y no-marinos, viviendo en estrecha proximidad. Un rasgo de importancia mayor, en nuestra opinión, es la ausencia de briofitas y helechos (comunes en las bocas de cuevas en el karst clásico) y su reemplazo por líquenes incrustantes y algas marítimas.

La acción irregular del fuerte oleaje, hace que muchas galerías en la zona supralitoral puedan contener acumulaciones de algas marinas en descomposición y otros detritos aportados por las mareas, tales como restos de madera, vegetales y despojos de animales marinos depositados durante temporales o tormentas de fuerte intensidad. Estos proveen una rica fuente de alimento para las comunidades de invertebrados, y no son proclives a la desecación como en la franja costera. Esto constituye un significativo aporte de biomasa alóctona hacia el ecotono terrestre costero. Las redes tróficas basadas en este ingreso pueden sostener inusuales altas densidades de artrópodos y otros invertebrados, incluyendo formas detritívoras, algívoras, carroñeras y predadores. Los ingresos de recursos marinos contribuyen de este modo a un inusual suplemento de nutrientes en un hábitat normalmente pobre en recursos.

Las pozas, estanques y pequeñas circulaciones de aguas subterráneas encontradas en algunas de estas cuevas pueden ser dulces, salobres, marinas y anquihalinas. Parte de la presencia de aguas salobres y mixohalinas resulta de la intermitente inundación de algunas galerías durante las pleamares y tormentas. Los cuerpos de agua pueden ser colonizados y contener una fauna cavernícola acuática de rasgos singulares, capaz de lidiar con fuertes variaciones de salinidad y contenidos de oxígeno disuelto. Como lo prueba la presencia de especies cavernícolas de anfípodos, copépodos, y el reciente hallazgo de *Derocheilocaris remanei biscayensis*, del raro grupo de crustáceos Mystacocarida (grupo primitivo, emparentado con el taxón Cámbrico *Skara*), en cuevas cercanas del litoral de Ulía (Galán & Nieto, 2016).

La fauna terrestre en zona oscura, como veremos a continuación, contiene muchas especies troglófilas, capaces de completar su ciclo de vida en el hábitat hipógeo, incluyendo formas microftalmas y con diversos grados de depigmentación (como ocurre en pseudoescorpiones *Neobisium* y colémbolos *Anurida* y *Tomocerus*). No obstante, la mayoría de los invertebrados cavernícolas terrestres no parecen presentar troglomorfismo, aunque sí adaptaciones especiales para lidiar con las variables condiciones de este dinámico hábitat transicional. Cabe no obstante destacar que la fauna de este tipo de cuevas es aún en gran parte desconocida.

FAUNA CAVERNICOLA

La fauna estudiada ha sido hallada en macro y mesocavernas, en zona oscura, por encima del nivel de pleamar y en cuevas hasta más de 20 m de altitud sobre el nivel marino, pero muchas especies se desplazan a la zona intertidal durante las bajamares o pueden encontrarse también en fisuras profundas y bajo bloques en áreas húmedas sombreadas. La mayor concentración de especies se da en el límite inferior de la zona supralitoral, particularmente si contiene rellenos arenosos y despojos de algas y madera depositados por el oleaje y los temporales.

El primer grupo bien representado lo constituyen los crustáceos terrestres del orden Isopoda. Estos incluyen a *Ligia oceanica* (Ligiidae), *Porcellio scaber* (Porcellionidae) y *Oniscus asellus* (Oniscidae). La primera especie es de hábitos más marinos y las otras más terrestres, encontrándose *O.asellus* a mayores altitudes y más lejos de la línea de costa. Generalmente se los encuentra sobre superficies rocosas, próximas a depósitos de detritus. *L.oceanica* puede considerarse una especie litoral y con frecuencia penetra en la zona intermareal, sobre sustratos húmedos con algas marinas, muy cerca del agua de mar. Entre los restos de algas y bajo piedras también se encuentra el anfípodo terrestre *Orchestia gammarellus* (Talitridae), siempre en el nivel inferior de las cuevas.

Los arácnidos incluyen al citado pseudoescorpión *Neobisium maritimum* (Neobisiidae) y a múltiples especies de araneidos, entre ellas: *Meta menardi* y *Metellina merianae* (Argiopidae), *Tegenaria inermis* (Agelenidae), y *Nesticus cellulanus* (Nesticidae). Las dos primeras más frecuentes en la zona supralitoral y las dos últimas más raras y a mayores altitudes. Este conjunto de araneidos también es común en la asociación parietal de cuevas en caliza en el interior del territorio. Las arañas predan preferentemente sobre numerosas especies de dípteros troglógenos que frecuentan o se refugian en este tipo de cuevas, sobre todo varias especies fungívoras de Mycetophilidae que acuden a los detritos, más otras especies de Culicidae y Tipulidae.

Los Thysanura, que se diferencian de todos los demás Apterygota (colémbolos, proturos y dipluros) por poseer las piezas bucales visibles externamente (ectognatos), de tipo masticador, son actualmente separados en dos órdenes distintos: Machilloidea (o Microcoryphia) y Zygentoma (Brues et al, 1954; Bach, 1976; Bellés, 1987; Molero-Baltanás et al, 2004). Ambos grupos son morfológicamente muy parecidos, con cuerpo alargado, fusiforme o deprimido, dos largas antenas y el abdomen terminado en tres filamentos caudales (dos cercos laterales y uno central más largo o paracercos). Los Machilloidea tienen el cuerpo cubierto de escamas, ojos compuestos y ocelos, 7 artejos en el palpo maxilar, y suelen saltar mediante un mecanismo de flexión del cuerpo. Los Zygentoma son corredores, con o sin escamas, con o sin ojos compuestos pero sin ocelos, y tienen 5 ó 6 artejos en el palpo maxilar. La presencia de escamas forma dibujos o presenta reflejos metálicos en el cuerpo de ambos. En las cavidades estudiadas encontramos dos especies (una de cada uno de los grupos). *Petrobius maritimus* (Machilloidea: Machilidae) y una especie afín a *Lepisma saccharina* (Zygentoma: Lepismatidae).

Petrobius maritimus es un habitante frecuente de las costas rocosas marinas, donde se refugia en grietas y bajo piedras. Es abundante en las cuevas de recubrimiento, generalmente en las zonas bajas próximas al agua de mar, moviéndose sobre las paredes (en la cercanía de isópodos y araneidos de la asociación parietal), y se lo encuentra también en grandes números en los detritos húmedos de algas arrojados por la marea. *Lepisma saccharina* prefiere galerías más secas y alejadas de la costa, a mayor altitud, y es también frecuente en ambientes peridomésticos, hojarasca seca y bajo cortezas de árboles en todo el monte Ulía. No obstante, las distribuciones de ambas especies pueden solaparse.

Los artrópodos terrestres más típicamente marinos de estas cuevas están representados por *Petrobius maritimus*, el isópodo *Ligia oceanica* y el anfípodo *Orchestia gammarellus*.

Los colémbolos están representados por varias especies, entre las que hemos identificado a la antes citada *Anurida maritima* (Neanuridae) y a *Tomocerus minor* (Tomoceridae), esta última es un troglófilo frecuente en cuevas en caliza del interior del territorio (p.ej. cavidades en las Sierras de Aralar y Urbasa). Pero hay además otras especies de colémbolos, que no hemos tenido ocasión de estudiar, probablemente pertenecientes a las familias Isotomidae y Onychiuridae. No obstante, la abundancia de colémbolos en estas cuevas litorales es comparativamente baja.

Otros artrópodos que han sido registrados para el karst en caliza se presentan también, ocasionalmente, en este tipo de cuevas litorales en arenisca. Entre ellos podemos citar al coleóptero *Trechus fulvus vasconiscus* (Carabidae), una especie troglófila de hábitos endógeos que presenta una marcada regresión ocular (Galán, 1993), diplópodos troglófilos asociados a restos vegetales y madera en descomposición, como *Polydesmus coriaceus* (Polydesmidae) y *Blaniulus dollfusi* (Blaniulidae), especies ambas de hábitos endógeos que presentan cierto grado de depigmentación. Así mismo, fueron encontrados dos especies de quilópodos predadores: *Hydroschendyla* sp. (Schendylidae) y una especie de Geophilidae, posiblemente adscribible a la especie *Strigamia maritima*. Ambos pigmentados y con ojos.

Algunas cuevas litorales de este tipo, en Ulía e Igueldo, también son frecuentadas por vertebrados, tales como quirópteros *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus hipposideros* (Rhinolophidae) y *Pipistrellus kuhli* (Vespertilionidae). En pequeñas grutas y oquedades, cercanas a la costa pero a mayor altitud, hemos encontrado ejemplares juveniles y adultos de la serpiente venenosa *Vipera senoanei* (Viperidae), por lo que aparentemente esta especie puede utilizar las bocas de algunas cavidades como lugar de descanso y reproducción. De igual modo, varias especies de aves utilizan grutas y entradas de cuevas como lugar de descanso o nidificación, siendo frecuente la presencia de nidos en boxworks y oquedades de las paredes y bóvedas de las bocas.

En algunas otras cuevas y túneles en las areniscas de Ulía, pero a mayor altitud y alejadas de la costa, han sido encontradas especies adicionales de otros grupos, tales como tricópteros, lepidópteros, pequeños coleópteros y caracoles terrestres *Oxychillus* (Zonitidae) (Galán & Nieto, 2011; Galán et al, 2013). De igual modo excluimos de esta nota la representación, muy diversa, de especies marinas y litorales, y de fauna de agua dulce (Galán & Arrieta, 2014; Galán & Nieto, 2016), cuyo muestreo y estudio es aún de naturaleza preliminar.

De la fauna de invertebrados terrestres reportada puede decirse que en su mayoría es troglófila, faltando o estando ausentes los troglobios típicos. No obstante, algunos taxa de isópodos, pseudoescorpiones y colémbolos, poseen incipientes grados de troglomorfismo (reducción ocular y depigmentación). La composición de las biocenosis es compleja, con una yuxtaposición de elementos de distinta procedencia (que gradan desde hábitats marinos hasta otros continentales, acuáticos y terrestres). Ello hace de estas cuevas un medio transicional, diferenciado del MSS y distinto al ambiente hipógeo típico del karst clásico en caliza.

Desde el punto de vista ecológico se trata de un medio de transición que representa una de las vías de colonización de las aguas subterráneas continentales para formas stygobias de origen marino (Juberthie, 1983; Galán, 1993; Glynne-Williams & Hobarts, 1952). Pero también puede desempeñar un papel semejante para invertebrados troglobios terrestres de algunos grupos zoológicos, tales como isópodos terrestres, anfípodos talitridos, diplópodos, tisanuros y colémbolos.



Figura 13. Las cuevas de recubrimiento se pueden extender desde el talud hasta la línea de costa, con galerías secas en los niveles altos, y zonas bajas que pueden ser invadidas por agua de mar.



Figura 14. Acantilados de Bajo Aundi W. Rasa mareal hacia el W, donde se aprecia el nivel que alcanzan las pleamares (imagen superior) y vista de los escarpes que cierran el enclave en su lado E, con acumulaciones de grandes bloques y procesos activos de colapso de los estratos gruesos de arenisca (imagen inferior).



Figura 15. Zonas con profusión de algas verdes y otras con líquenes incrustantes. Nótese las intercalaciones delgadas de lutitas, cuya remoción contribuye a la formación de cavidades y al desarrollo de colapsos.

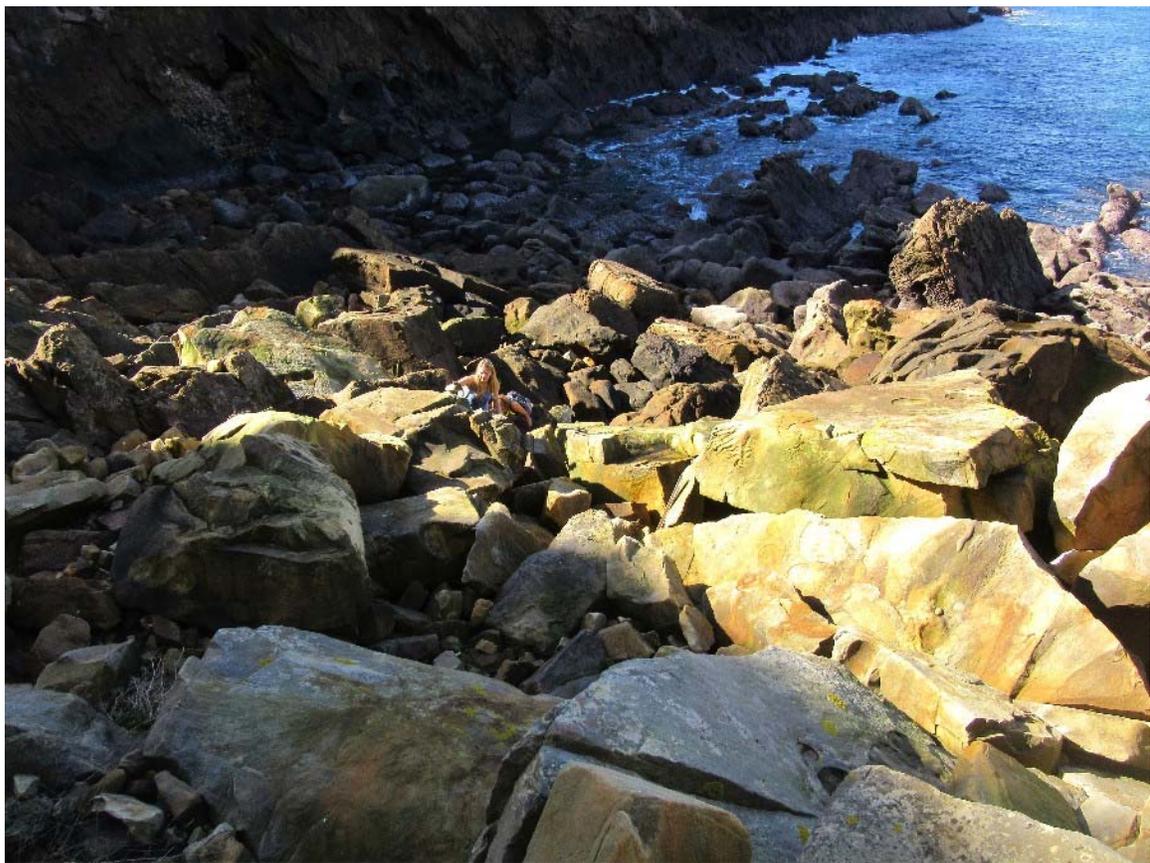


Figura 16. Las acumulaciones de bloques bajo las zonas de colapso forman taludes con bloques heterométricos. Bajo ellos hay cuevas y mesocavernas que constituyen un hábitat hipógeo transicional sobre un área extensa.



Figura 17. Zonas de cuevas de con pequeñas pozas de agua en cubetas y extensos recubrimientos de cirrípedos (imagen superior). Tapices de algas rojas sobre geofomas, con moluscos *Patella* y algas verdes (imagen inferior). Estos rasgos se encuentran también en las zonas en penumbra en el interior de las cavidades. Un mosaico con múltiples gradientes en factores abióticos y formas de vida, poblado por invertebrados cavernícolas troglófilos.



Figura 18. Zonas transicionales entre el medio marino y el continental, y entre el medio hipógeo y el epígeo, donde habitan muy diversos organismos, algunos de ellos variablemente cavernícolas.



Figura 19. El enclave de Bajo Aundi W, en marea baja, con rellenos de grandes bloques, cavidades y geoformas.



Figura 20. Escarpe lateral de Bajo Aundi W, con cavidades y geofomas en arenisca. Nótese que la vegetación terrestre alcanza el talud basal de grandes bloques de colapso, donde se encuentran cavidades habitadas por poblaciones de invertebrados, de distinta procedencia. Una zona litoral y transicional.

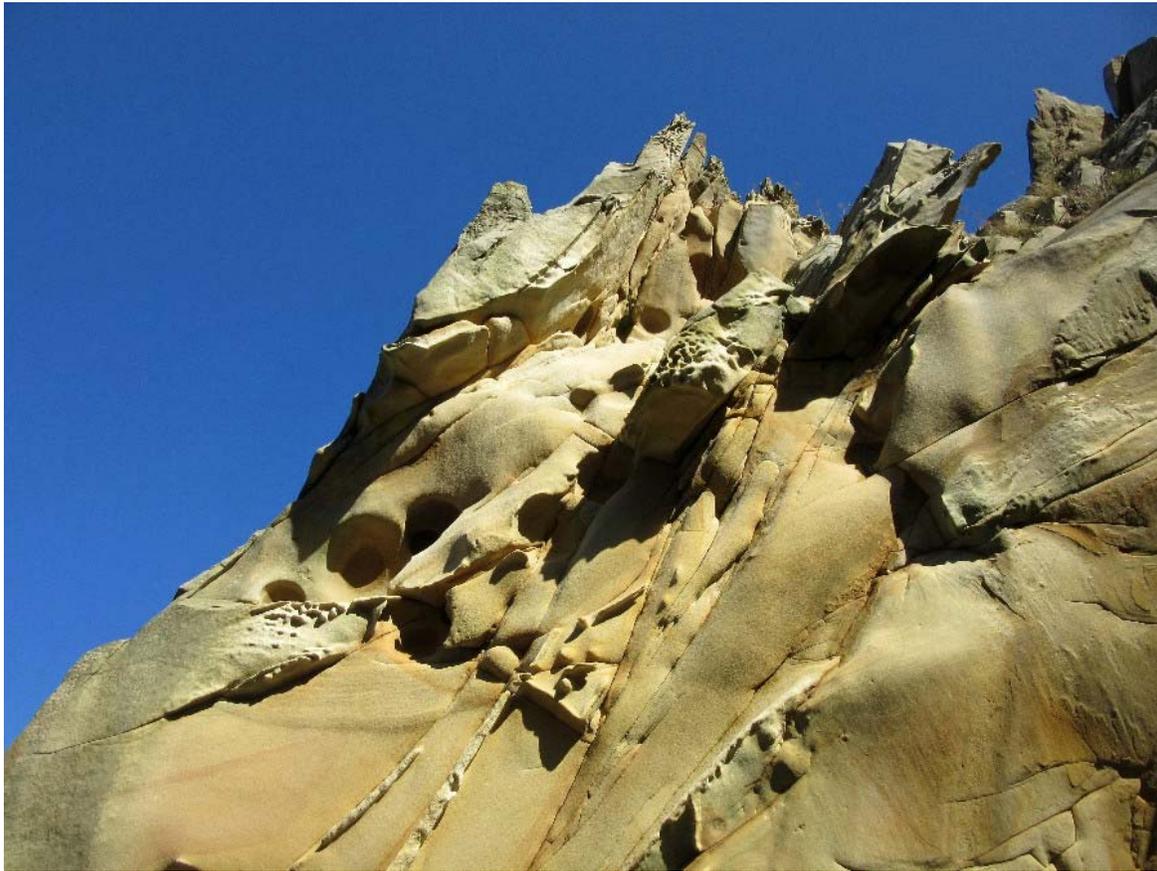


Figura 21. La arenisca de la Formación Jaizkibel experimenta procesos de disolución intergranular y karstificación, con creación de cavidades y múltiples geoformas, algunas de ellas apreciables sobre las paredes arenizadas de los acantilados. Algunas cuevas de recubrimiento presentan rasgos heredados de esta karstificación, formados previamente al colapso de los bloques que hoy ocupan el talud basal de los escarpes.



Figura 22. Tras terminar las prospecciones en estos enclaves del litoral de Ulía, toca el ascenso de los acantilados, la recogida de los materiales y equipos utilizados y la marcha hasta el punto de partida. Un trabajo de equipo.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La mayoría de las cuevas de recubrimiento en arenisca, objeto de este trabajo, se presentan entre y bajo rellenos de bloques de gran tamaño, en zona litoral, y algunas de ellas pueden poseer cuerpos de agua. Pero se distinguen de las cuevas submarinas y marinas por poseer galerías y espacios subterráneos aéreos (terrestres) extensos. Este hábitat ha sido llamado 'Randhöhle' ('cuevas marinas marginales') por Riedl (1966), mientras que Stock et al. (1986) lo incluyen entre los hábitats anquihalinos. Pero lo cierto es que existe un solape entre los diferentes tipos de hábitats hipógeos.

Desde un punto de vista espacial el tamaño de las cavidades es de crucial importancia para definir los hábitats hipógeos. En el karst se distingue tres clases de tamaño biológicamente significativas: macrocavernas (de diámetros mayores de 20 cm), mesocavernas (0.1 a 20 cm) y microcavernas (menores de 0.1 cm) (Howarth, 1983). La primera admite grandes vertebrados (incluyendo al hombre), 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. Hoy se conoce que los cavernícolas más modificados o troglobios no son exclusivos de las cuevas ni del karst, sino más bien se trata de habitantes de sistemas hipógeos con vacíos de tamaño medio, que se pueden presentar en distintas litologías. Este medio es muy adverso y en él se produce la evolución troglobia (Galán & Herrera, 1998).

Los troglobios en el karst habitan preferentemente en el ambiente profundo ("deep cave" environment), constituido sobre todo por mesocavernas, donde la humedad relativa es muy alta, los recursos tróficos escasos, y la atmósfera poco ventilada -con elevadas concentraciones de gases, bajo contenido de oxígeno y radioactividad natural elevada- (Galán, 1993; Galán & Herrera, 1998). Condiciones similares se presentan en la zona profunda de cuevas en zonas lávicas y en el MSS o medios similares (Howarth, 1993). La presencia de troglobios en galerías amplias y relativamente bien ventiladas de macrocavernas, sólo se produce cuando éstas reúnen condiciones adecuadas, pero no es el biotopo en el que se produce la troglobización (Chapman, 1986; Howarth, 1986, 1993; Galán, 1995; Galán & Herrera, 1998). En este sentido, el análisis de distintos medios hipógeos, y la comparación de sus características y faunas respectivas, aporta muchos datos de interés para comprender algunas de las vías utilizadas por los organismos para colonizar el karst y el ambiente profundo de las cuevas.

Las cuevas de Bajo Aundi se forman bajo grandes bloques de colapso, al pie de los acantilados y escarpes. Pero si los bloques del relleno son pequeños o resultan removidos por la acción marina, no llegan a formarse cuevas penetrables. Por lo que desde un punto de vista espeleológico hay pocas cuevas y de modestas dimensiones (unas decenas de metros). Sin embargo, los espacios subterráneos existen también bajo bloques menores, que constituyen mesocavernas de recubrimiento, y están en continuidad con las macrocavernas penetrables. De igual modo este hábitat hipógeo se extiende en la roca-caja sobre galerías inter-estratos, de disolución y piping, incluyendo redes adicionales de mesocavernas. Aunque para el ser humano estos espacios subterráneos no son accesibles, constituyen un hábitat extenso para los invertebrados cavernícolas. Y este extenso hábitat hipógeo, en zona litoral y supralitoral cubre grandes áreas costeras e interiores a lo largo de los afloramientos de la Formación Jaizkibel.

Ha sido citado ampliamente para la fauna acuática como una de las vías de colonización de las aguas subterráneas y cavernas continentales, y de hecho muchos grupos de stygobios no derivan de ancestros primariamente dulceacuícolas sino que proceden de ancestros marinos, directamente, que obviamente diferenciaron especies stygobias a partir del litoral marino, expandiéndose luego por las aguas dulces subterráneas. Pero esta vía de colonización del medio hipógeo ha sido poco tenida en cuenta para la fauna cavernícola terrestre. Howarth ha señalado esta vía para especies troglobias de grillos *Caconemobius* (Orthoptera: Gryllidae) y anfípodos Talitridae en cuevas lávicas de Hawaii (Howarth, 1986). También en Hawaii especies troglobias de *Littorophiloscia* (Isopoda: Philoscidae), derivan de ancestros de la zona litoral (Rivera et al, 2002). Dos especies de pseudoescorpiones de cuevas de Australia del género *Paraliochthonius* (Pseudoscorpionida: Chthoniidae) evolucionaron a partir de especies halofílicas litorales (Harvey, 1989). También es conocido que casi toda la fauna de isópodos terrestres nativa de Norte América es o bien litoral o bien cavernícola (Jass & Klausmeier, 2006), por lo que la evolución de los taxa cavernícolas a partir de ancestros litorales es la explicación más parsimoniosa de este notable hecho.

Podemos concluir que el hábitat hipógeo de las cuevas de recubrimiento del litoral de Ulía (y del conjunto de enclaves similares en la Formación Jaizkibel) encierra un alto potencial evolutivo para generar especies cavernícolas terrestres en diversos grupos zoológicos, tales como isópodos terrestres, anfípodos talitridos, diplópodos, tisanuros y colémbolos. Además de los casos conocidos para fauna stygobia, de crustáceos mystacocáridos, copépodos y anfípodos. Y ello abre un amplio campo para seguir avanzando en la exploración e investigación científica de estas curiosas cavidades y fenómenos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos de manera especial a Marian Nieto y Juliane Forstner, por su participación en las prospecciones recientes en el litoral de Bajo Aundi y otros enclaves próximos en Ulía. A los mismos y a José M. Rivas, Daniel Arrieta, David Arrieta e Iñigo Herraiz, por acompañarnos en prospecciones anteriores de otras cavidades en Igueldo, Ulía y Jaizkibel, que permitieron el hallazgo de fauna cavernícola. A tres árbitros de la SCA, SVE & IVIC por la revisión crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

BIBLIOGRAFIA

- Bach, C. 1976. Primeras citas de *Machilida* cavernícolas de España. Misc. Zool., 3 (5): 79-85.
- Bellés, X. 1987. Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibérica i les illes Balears. CSIC, Ed. Moll, Mallorca. 207 pp.
- Brues, C.; A. Melander & F. Carpenter. 1954. Classification of Insects. Bull.Mus.Comp.Zool. Harvard College, Cambridge. 917 pp.
- Campos, J. 1979. Estudio geológico del Pirineo vasco al W del río Bidasoa. Munibe, S.C.Aranzadi, 31(1-2): 3-139.
- Chapman, Ph. 1986. Non-relictual cavernicolous invertebrates in tropical Asian and Australasian Caves. Com. 9º Congr. Internat. Espeleol., Barcelona, pp: 153-155.
- Galán, C. 1993. Fauna Hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. Munibe (Ciencias Naturales), S.C.Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163. (Reedición digital en Pág. web aranzadi-sciences.org, PDF).
- Galán, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. Bol. Soc. Venezol. Espeleol., 29: 20-38
- Galán, C. 2001. Primeros datos sobre el Medio Subterráneo Superficial y otros hábitats subterráneos transicionales en el País Vasco. Munibe Cienc.Nat., 51: 67-78.
- Galán, C. 2010. Patrones y estructuras disipativas en cuevas y geoformas del pseudokarst de Jaizkibel. Pag web Cota0.com + Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C. 2012. Fauna troglobia de la Región Vasca. Pp: 35-39. In: Sendra, A. (Ed) et al. Biodiversidad, regiones biogeográficas y conservación de la fauna subterránea hispano-lusa. I Encuentro Biol. Subterránea. Bol. Soc. Entomol. Aragonesa, 49: 365-400.
- Galán, C. 2013. Cuevas, geoformas y karstificación en areniscas Eocenas de la Formación Jaizkibel: Actualización de datos para Mayo de 2013. Conferencia Audiovisual Ayto. Hondarribia, Expo. Flysch C.Vasca. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 82 pp.
- Galán, C. & J. Forstner. 2017. Acantilado Norte de Punta Atalaya: sima y geoformas en arenisca (País Vasco). Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 40 pp.03.
- Galán, C. & F. Herrera. 1998. Fauna cavernícola: ambiente, especiación y evolución (Cave fauna: environment, speciation and evolution). Bol. Soc.Venezol. Espeleol., 32: 13-43.
- Galán, C. & M. Nieto. 2011. El pseudokarst en arenisca del monte Ulía (Formación Jaizkibel, San Sebastián): notas biológicas y geológicas. Pag web aranzadi-sciences.org, PDF, 28 pp.
- Galán, C. & M. Nieto. 2016. Crustacea Mystacocarida y Copepoda en cavidades en arenisca en el Rincón del Búho (monte Ulía, Donosti, País Vasco). Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C.; M. Nieto & J. Rivas. 2013. Cuevas y geoformas en Bajo aundi, Ulía (Pseudokarst en arenisca de la Formación Jaizkibel). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 32 pp.
- Galán, C.; J. Rivas & M. Nieto. 2009. Formes pseudokarstiques dans le grès du flysch éocène côtier en Guipúzcoa (Pays basque espagnol). Karstologia, Assoc. Franc. Karstol. & Fed. Franc. Spéléol., 53: 27-40.
- Galán, C.; J. Rivas & M. Nieto. 2011. Los acantilados de Ulía, sus cavidades y geoformas (San Sebastián, País Vasco). Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 26 pp.
- Galán, C.; I. Herraiz; D. Arrieta Etxabe; M. Nieto & J. Rivas. 2013. Una nueva sima de 70 m de desnivel en arenisca de la Formación Jaizkibel: Tanbo 2. Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C.; J. Rivas & M. Nieto. 2013. Cuevas en arenisca y caliza arenosa en los acantilados del faro de Igueldo (San Sebastián, País Vasco). Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 31 pp.
- Galán, C. & Dv. Arrieta Etxabe. 2014. Cuevas marinas en el flysch de Igueldo. Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Glynne-Williams, J. & J. Hobarts. 1952. Studies on the crevice fauna of a selected shore in Anglesey. Proc. Zool. Soc. London, 122 : 797-824.
- Harvey, M S, 1989. Two new cavernicolous chthoniids from Australia, with notes on the generic placement of the south-western Pacific species attributed to the genera *Paraliochthonius* Beier and *Morikawia* Chamberlin (Pseudoscorpionida: Chthoniidae). Bulletin of the British Arachnological Society. 8 (1): 21–29.
- 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. Com. 9º Congr. Internat. Espeleol., Barcelona, pp: 153-155.
- Howarth, F. 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. American Naturalist, 142: S65-S77.
- Jass, J P & Klausmeier, B R, 2006. Transborder Associations of Terrestrial Isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) of Mexico and the United States. Western North American Naturalist, 66 (1): 132–134.
- Juberthie, C. 1983. Le Milieu souterrain: étendue et composition. Mémoires de Biospéologie, Tome X : 17-66. Biogeographie de la faune souterraine. Colloque de la Société de Biospéologie, Béziers, 1982. Communications Libres.
- Kruit, C.; Brouwer, J. & P. Ealey. 1972. A Deep-Water Sand Fan in the Eocene Bay of Biscay. Nature Physical Science, 240: 59-61.
- Molero-Baltanás, R.; M. Gaju-Ricart & C. Bach. 2004. Hexápodos no-insectos, microcorifios y zigentomados. In: J.A. Barrientos (Ed). Curso Práctico de Entomología. Manuals de la Univ. Autónoma de Barcelona, nº 41. 947 pp.
- Moseley, M. 2010. Are all caves ecotones? Cave and Karst Science, 36 (2): 53–58.
- Mutti, E. 1985. Turbidite systems and their relations to depositional sequences. In: Provenance from arenitas. Proceeding Nato-Asi meeting, Cetraro-Cosenza, Italy. Reidel Publ. Co., Dordrecht, Netherlands, 65-93.
- Riedl, R. 1966. Biologie der Meerschöhlen. Verlag Paul Parey Ed., Hamburg. 636 pp.
- Rivera M A; Howarth, F.; Tati, S. & Roderick, G.K. 2002. Evolution in Hawaiian cave-adapted isopods (Oniscidea: Philosciidae): vicariant speciation or adaptive shifts? Molecular Phylogenetics and Evolution. 25 (1): 1–9.
- Stock, J.; T. Illiffe & D. Williams. 1986. The concept of "Anchialine" reconsidered. Stygologia, 2 (1-2): 90-92.