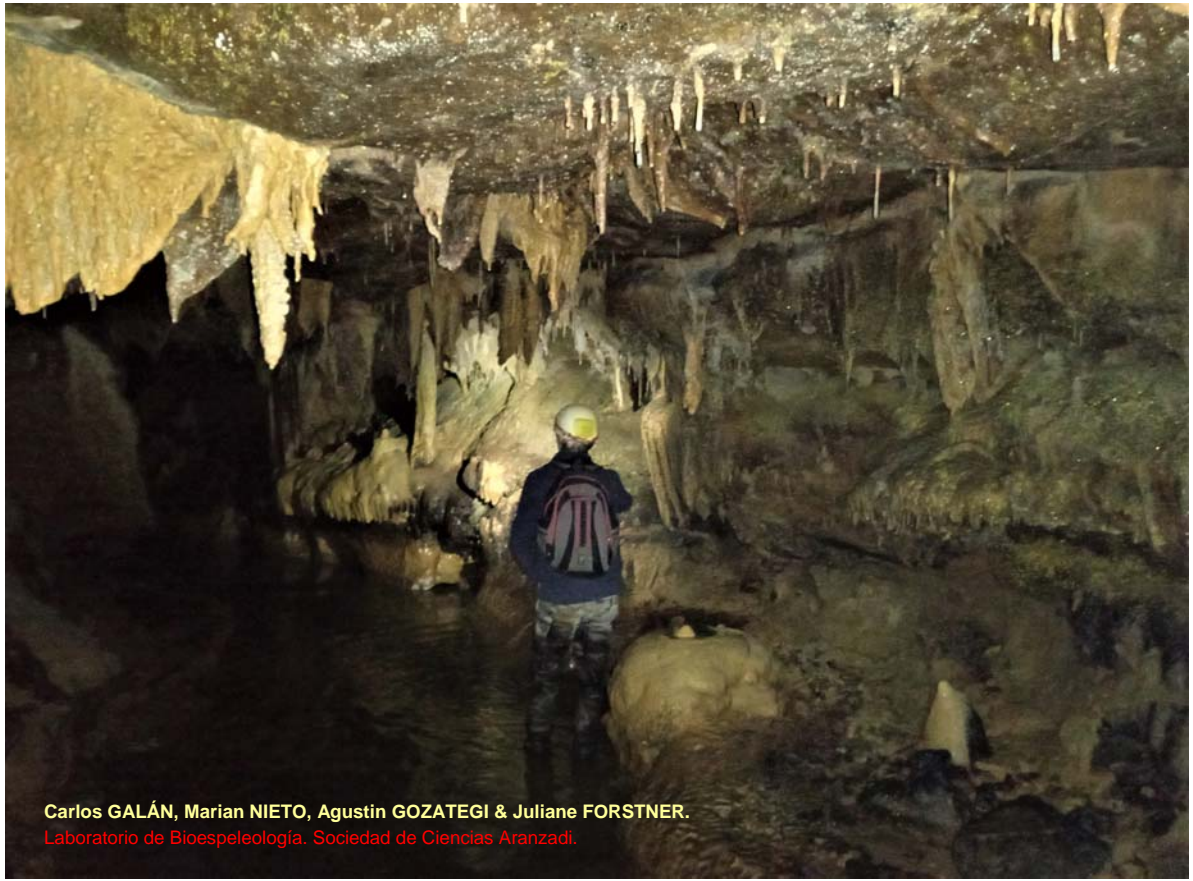


HALLAZGO DE PECES TROGLÓFILOS LEUCISCIDAE Y ANGUILLIDAE EN UNA CAVIDAD DEL POLJÉ DE LIENDO (CANTABRIA): BIOLOGÍA SUBTERRÁNEA Y ECOLOGÍA.

Finding of Cyprinidae and Anguillidae troglophilic fishes in a cavity of the Poljé de Liendo (Cantabria): Underground Biology and Ecology.



Carlos GALÁN, Marian NIETO, Agustin GOZATEGI & Juliane FORSTNER.
Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

HALLAZGO DE PECES TROGLÓFILOS LEUCISCIDAE Y ANGUILLIDAE EN UNA CAVIDAD DEL POLJÉ DE LIENDO (CANTABRIA): BIOLOGÍA SUBTERRÁNEA Y ECOLOGÍA.

Finding of Cyprinidae and Anguillidae troglophilic fishes in a cavity of the Poljé de Liendo (Cantabria):
Underground Biology and Ecology.

Carlos GALÁN, Marian NIETO, Agustín GOZATEGI & Juliane FORSTNER.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

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

E-mail: cegalham@yahoo.es

Mayo 2023.

RESUMEN

La cavidad objeto de estudio se desarrolla en el borde de un poljé (valle de Liendo, Cantabria) muy próximo al litoral cantábrico. Presenta rasgos geomorfológicos e hidrológicos que hacen del enclave un paraje singular. La cueva de Yesta es una cavidad surgente, recorrida por un pequeño río subterráneo que vierte sus aguas al poljé. El drenaje superficial del poljé se concentra y desaparece en un sumidero (ponor), para atravesar de nuevo el afloramiento calizo y emerger en el mar. La cavidad presenta un curioso ecosistema, que incluye especies troglobias muy especializadas junto a formas troglófilas y troglóxenas. Destaca de modo especial su fauna acuática, con poblaciones de peces leuciscidos, anguilas, anfípodos, náyades de efemerópteros y larvas acuáticas de otros insectos. La colonización del río de la cueva por un pez catádro como la anguila europea, implica remontar las aguas subterráneas desde el mar hasta el poljé, luego las aguas epígeas del mismo, y otra vez el río subterráneo de la cueva. La cueva de Yesta presenta así un conjunto de rasgos hidrogeológicos y ecológicos singulares, que son descritos y discutidos en este trabajo.

Palabras clave: Karst en caliza, Hidrogeología, Biología subterránea, Ecología, Invertebrados, Peces.

ABSTRACT

The cavity under study develops on the edge of a poljé (Liendo valley, Cantabria) very close to the Cantabrian coast. It presents geomorphological and hydrological features that make the enclave a unique place. The Yesta cave is a springing cavity, crossed by a small underground river that pours its waters into the poljé. The surface drainage of the poljé is concentrated and disappears in a sink (ponor), to cross the limestone outcrop again and emerge in the sea. The cavity presents a curious ecosystem, which includes highly specialized troglotic species along with troglophilic and trogloneal forms. Its aquatic fauna stands out in a special way, with populations of leuciscids fish, eels, amphipods, mayfly naiads and aquatic larvae of other insects. The colonization of the cave river by a catadromous fish such as the European eel implies going up the subterranean waters from the sea to the poljé, then the epigeal waters of the same, and again the subterranean cave river. The Yesta cave thus presents a set of unique hydrogeological and ecological features, which are described and discussed in this work.

Keywords: Limestone karst, Hydrogeology, Subterranean biology, Ecology, Invertebrates, Fishes.

INTRODUCCION

En la región vasco-cantábrica muy raras veces son encontrados peces en cuevas. En esos casos se trata de truchas (*Salmo trutta*) o piscardos (*Phoxinus phoxinus*) que penetran en cuevas-surgencias o sumideros (Galán, 1993). En cuevas tropicales, en cambio, los peces son un grupo frecuente, y existen varias decenas de especies troglobias, especialmente en los karsts de América Latina y SE de Asia.

En los karsts de Europa no se conocen especies troglobias y, de modo general, los peces están ausentes de las aguas subterráneas europeas. Tal vez la única excepción la constituye el género *Paraphoxinus*, de la familia Cyprinidae, donde varias de sus especies habitan en cuevas en karsts de los Balcanes (antigua Yugoslavia), pero se trata de formas troglóxenas o subtroglófilas. Recientemente ha sido hallada una población cavernícola parcialmente troglomorfa de peces *Barbatula* (Balitoridae) en aguas subterráneas de los Balcanes (acuífero kárstico Danube-Aach) (Behrmann-Godel et al, 2017). Se trata de una población de peces de pequeña talla (6-8 cm), depigmentados y con ojos reducidos, afín a la especie epígea *Barbatula barbatula*.

También son extraordinariamente raros los reportes de anguilas europeas (*Anguilla anguilla*) en cuevas. Nosotros hallamos una población hipógea de esta especie en la cueva Surgencia de Urteaga (karst de Zelaieta, macizo de Izarraitz, Gipuzkoa) (Galán, 2019).

En el transcurso de una salida a una cueva en el valle de Liendo (Cantabria) llamó nuestra atención la presencia de poblaciones hipógeas de peces leuciscidos y de anguilas, en el río subterráneo que la recorre, junto a una numerosa población de anfípodos y a otras especies terrestres, incluyendo formas troglóbias. Lo que motivó la realización de este trabajo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los muestreos biológicos fueron efectuados en octubre 2022, mediante capturas directas, con pincel y pinzas y con empleo de mallas de plancton. El material colectado fue preservado etanol 75% y fue estudiado en laboratorio bajo microscopio binocular Nikon. Fueron tomadas fotografías con una cámara digital (Canon IXUS 130), a fin de ilustrar los principales rasgos de la cavidad.

RESULTADOS

La cavidad se localiza en un paraje singular: la depresión o poljé de Liendo. Una amplia depresión (de fondo plano de 3 km de diámetro), rodeada de calizas karstificadas, muy próxima al mar Cantábrico. El área total de la cuenca de Liendo es de 26 km². Sólo un tramo pequeño que cierra por el N la depresión está constituido por una barra donde aflora un domo o diapiro salino de materiales triásicos (yesos, sales y arcillas), el cual separa el poljé de la playa de San Julián. Al NE del poljé se alcanzan los relieves abruptos de caliza del monte Candina (472 m snm), que llegan directamente a la costa. La planicie de la depresión es surcada por varios pequeños ríos o arroyos (dos de ellos procedentes de cuevas-surgencias en las calizas en el lado Sur del poljé). Todas las corrientes epígeas se unen en un ponor (sumidero activo de Rucueva), en la parte NE, y atraviesan subterráneamente el monte Candina para emerger en el mar. Cuando las precipitaciones son abundantes el sumidero no puede absorber todo el caudal y el nivel del agua asciende e inunda la planicie.

Una de las dos cavidades surgentes es precisamente la Cueva de Yesta, localizada en el borde SW del poljé. El arroyo que nace de la cueva, enseguida se une a otros arroyos de superficie, para ir hacia el barrio de Isequilla, al NE, donde se localiza el ponor y sumidero de Rucueva. La cueva de Yesta está situada al pie de la ladera E del Alto del Mazo, a 146 m de altitud, en el paraje conocido como Yesta, en el barrio de Noval, en la parte S de la depresión. La unidad litológica que bordea al poljé y en la que se desarrolla la cavidad es una secuencia de calizas y calcarenitas de facies Urganiana. La depresión de Liendo constituye una gran cubeta rellena por arcillas de descalcificación, teniendo un origen kárstico relacionado con una morfología de tipo poljé impuesta sobre las calizas masivas de facies Urganiana.

El afloramiento donde se desarrolla la cueva es un potente tramo (de 700 m de espesor) de calizas y calcarenitas masivas, localmente dolomitizadas, con rudistas, corales, briozoarios, y varias especies de foraminíferos: *Orbitolina*, *Neorbitolinopsis*, *Sabaudia*, *Everticyclammina*, y *Pseudochoffatella*, entre otros. Por las asociaciones de microfósiles encontradas se asigna a estos tramos de caliza una edad Aptiense - Albiense medio.

DESCRIPCIÓN DE LA CAVIDAD

La cueva de Yesta es una surgencia que vierte sus aguas al poljé de Liendo, mediante el arroyo del mismo nombre, y está alimentado por las aguas que recoge de un conjunto de dolinas y sumideros, en arenisca y contactos con la caliza, en el barrio de Tarrueza (Laredo). más los aportes de la infiltración dispersa sobre la caliza del monte del Mazo. La cueva cuenta con una entrada amplia y cómoda, de unos 2 m de alto, en un paraje cubierto de vegetación.

La cavidad es de trazado muy simple. Tiene una galería única de más de 500 m de longitud, de curso sinuoso, con anchura media de 4-8 m y alturas de 2-3 m. Cerca de la boca hay una pequeña galería en bypass que evita mojarse en el primer tramo de aguas profundas del río. A lo largo del río hay otros cortos tramos en bypass, los cuales no llevan agua, mientras que a lo largo del río el agua presenta tramos con escasos 50 cm de profundidad alternados con otros donde la profundidad supera los 2 m. El curso del río presenta amplios meandros con playas de grava y arena, y también cantos rodados de caliza y de arenisca, procedente de las dolinas en su cabecera. La cueva termina en un sifón final bajo un conjunto epígeo de dolinas y depresiones. Al lado del sifón terminal hay una pequeña red fósil de galerías ascendentes, con numerosas espeleotemas. Imágenes en Figuras 01-12.

El río experimenta fuertes variaciones de caudal, a tenor de las variaciones pluviométricas. En la galería principal esto se aprecia perfectamente: bajo un nivel marcador de aguas medias, las paredes inferiores de la galería son de roca compacta, muy pulida, y con numerosos scallops o huellas de corriente, debido a los guijarros que arrastra el río. Por encima de ese nivel, las paredes presentan recubrimientos de espeleotemas de calcita, con mayor profusión en las zonas más elevadas.



Figura 01. Aspecto general de la galería del río de la Cueva de Yesta, con paredes pulidas por la erosión, con scallops en su parte inferior y algunas espeleotemas en la parte superior, por encima del nivel medio de las aguas.



Figura 02. Espeleotemas y coladas estalagmíticas sobre el cauce del río subterráneo.



Figura 03. Espeleotemas en las bóvedas y colectando algunas especies de fauna cavernícola.



Figura 04. Cauce y pequeños pasos en bypass por la galería del río.



Figura 05. Tramos en la parte media de la cueva, donde penetran desde la bóveda racimos de raicillas que alcanzan el nivel del agua. En estos tramos hay una abundante población de anfípodos *Echinogammarus berilloni*.



Figura 06. Ejemplares de *Anguilla anguilla*, de 20-30 cm de talla, que pudimos examinar en detalle, tras sacarlos a la orilla de una playa de arena y guijarros. Luego fueron devueltos al agua.



Figura 07. Zonas con playas de sedimentos y techos bajos a lo largo del río, con profusión de espeleotemas isotubulares de calcita y algunas banderas.



Figura 08. Muestras biológicas a lo largo de la galería del río.



Figura 09. Hay largos tramos de la cueva donde es necesario mojarse cerca de 1 m.



Figura 10. Cerca del sifón terminal hay una pequeña red de galerías fósiles con notables espeleotemas.



Figura 11. Pequeña sala con el lago de aguas profundas del sifón terminal y algunas espeleotemas.



Figura 12. Boca de acceso y fondo de la cavidad. La cueva de Yesta posee un interesante ecosistema.

BIOLOGÍA SUBTERRÁNEA

Las especies troglógenas comprenden opiliones *Gyas titanus* (abundantes en la zona de entrada), isópodos *Oniscus asellus* y varias especies de dípteros, tales como *Limnobia nubeculosa* y *Rhylossia fenestralis*, sobre todo en las paredes en los primeros 100 m de la cueva. A todo lo largo de la galería del río se encuentran larvas acuáticas de dípteros Chironomidae y ninfas o náyades carnívoras de efemerópteros Heptageniidae. Los vertebrados troglógenos comprenden quirópteros y peces, pero sobre ellos trataremos en último lugar.

Las especies troglófilas comprenden opiliones *Ischyropsalis nodifera*, araneidos *Meta bourneti* y *Tegenaria inermis*, quilópodos *Lithobius schubarti*, y una abundante población dulceacuícola del anfípodo *Echinogammarus berilloni*, que habita a todo lo largo del curso del río pero sobretodo en la parte central, en sectores donde ingresan desde la bóveda grandes grupos de raicillas de vegetación externa que alcanzan el nivel de las aguas.

La fauna troglobia comprende tres especies muy especializadas y de características singulares. (1) El coleóptero Leptodirinae *Speocharis noltei*. Pertenece a un género de coleópteros troglobios típicos de los relieves cantábricos, pero que también alcanza Bizkaia. (2) El araneido Hahniidae *Iberina mazarredoi*, especie muy troglomorfa endémica de la región Cantábrica. Y (3) el isópodo acuático *Cantabroniscus primitivus*, única especie entre los Trichoniscidae y en todo el suborden Oniscoidea, todos ellos terrestres, de vida completamente acuática, y que habita a todo lo largo del río subterráneo. El conjunto suma 17 taxa distintos.

Tabla 1. Lista de las especies cavernícolas identificadas, con indicación de su categoría ecológica. Suma 17 taxa (3 troglobios).

Grupo	Familia o grupo superior	Especie	Categoría ecológica
Opiliones	Ischyropsalididae	<i>Ischyropsalis nodifera</i> Simon.	Troglófilo
Opiliones	Gyantidae	<i>Gyas titanus</i> ,	Troglógeno
Araneida	Hahniidae	<i>Iberina mazarredoi</i> Simon	Troglobio
Araneida	Tetragnathidae	<i>Meta bourneti</i> Simon	Troglófilo
Araneida	Agelenidae	<i>Tegenaria inermis</i> Simon	Troglófilo
Isopoda	Trichoniscidae	<i>Cantabroniscus primitivus</i> Vandel	Troglobio
Isopoda	Oniscidae	<i>Oniscus asellus</i> Linnaeus	Troglógeno
Amphipoda	Gammaridae	<i>Echinogammarus berilloni</i>	Troglófilo
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius schubarti</i> Demange.	Troglófilo
Ephemeroptera	Heptageniidae	<i>Ecdyonurus</i> sp. (ninfas o náyades)	Troglógeno
Diptera	Limnobiidae	<i>Limnobia nubeculosa</i> (Meigen)	Troglógeno
Diptera	Mycetophilidae	<i>Rhylossia fenestralis</i> Meigen	Troglógeno
Diptera	Chironomidae	Larvas acuáticas	Troglógeno
Coleoptera	Leiodidae. Leptodirinae	<i>Speocharis noltei</i> Coiffait	Troglobio
Peces	Leuciscidae	<i>Phoxinus bigerri</i> Kottelat	Troglógeno
Peces	Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	Troglógeno
Chiroptera	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> (Schreber)	Troglógeno

Los quirópteros están representados por el murciélago grande de herradura (*Rhinolophus ferrumequinum*), común en la región y tal vez reciba también la visita ocasional de alguna otra especie (de Rhinolophidae o Vespertilionidae). En todo caso en la cavidad hay pequeños acúmulos de guano en varios puntos.

De entre los peces hemos señalado la presencia de varios ejemplares de la anguila europea *Anguilla anguilla* (Anguillidae), de 20-30 cm de talla. Por tratarse de un pez catádromo (que va a desovar al Mar de los Sargazos, y luego sus larvas leptocéfalas, vuelven a viajar hasta las costas europeas, para reproducirse en los ríos), aunque penetre en cuevas y esté muy bien adaptada para desenvolverse en acuíferos subterráneos (incluso durante años), es imposible que pueda completar todo su ciclo de vida en el medio hipógeo, por lo cual no puede ser considerado troglobio, ni tan siquiera troglófilo, aunque sí un troglógeno muy cavernícola, con capacidades especiales para la vida hipógea.

Este hallazgo nos pareció más sorprendente que el de la población de anguila encontrada en la surgencia de Urteaga (Galán, 2019), ya que en este caso los juveniles tienen que remontar desde el mar por la red de conductos subterráneos que les lleven al poner, luego, por el cauce de los arroyos superficiales, hasta alcanzar de nuevo el medio hipógeo al penetrar en la surgencia de la Cueva de Yesta y su río subterráneo. Donde al parecer encuentra abundante alimento para desenvolverse.

El caso de *Phoxinus bigerri* (Leuciscidae) es más simple, porque se trata de un pez epígeo que penetra en una cueva y es capaz de mantener una población estable. La especie es abundante en número en el río de la cueva de Yesta. Y dado el hallazgo de ejemplares de distintas tallas, pensamos que tal vez es capaz de reproducirse en el medio hipógeo y completar su ciclo vital, por lo que sería un pez troglófilo o al menos un tipo de troglóxeno muy cavernícola y muy bien adaptado para vivir en la oscuridad.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Nosotros no pensamos inicialmente hacer ningún trabajo sobre esta cavidad o su fauna, dado que trabajamos sobre cavidades en el País Vasco y Navarra, sino conocer un poco de modo comparado el tipo de ecosistema que se encuentra en cuevas cercanas de Cantabria. Apreciamos que los componentes del ecosistema de Yesta son muy similares, con especies troglobias distintas (pero endémicas y relictas de una fauna tropical vasco-cantábrica datante del Terciario), unida a fauna troglófila y troglóxena propia de la región. A la vez que nos resultó fácil tomar algunas muestras de los invertebrados presentes (tanto terrestres como acuáticos), nos pareció por demás sorprendente la presencia de peces, de dos especies distintas. Nuestras apreciaciones sobre la presencia de poblaciones hipógeas de anguilas en cuevas han sido expuestas en Galán (2019).

Sobre los Leuciscidae, cabe decir que son una gran familia de pequeños peces de agua dulce del orden Cypriniformes. Anteriormente se clasificaban en la familia Cyprinidae bajo la subfamilia Leuciscinae, pero un estudio de 2018 encontró que representaban a su propia familia (Schönhuth et al, 2018).

Hasta la reciente descripción de *Phoxinus bigerri* Kottelat 2007, la especie que anteriormente se consideraba distribuida en la península Ibérica era *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus). La especie es endémica de la cuenca del río Adour en el SW de Francia y de la cuenca del Ebro, así como de algunas cuencas cantábricas (Kottelat, 2007; Kottelat & Freyhof, 2007).

Se trata de un pez Leuciscidae de pequeño tamaño, cuyos adultos tienen 6-8 cm de talla (raramente alcanzan 11-12 cm). *Phoxinus bigerri* se distingue por tener la distancia entre el extremo del primer y el último radio ramificado de la aleta anal entre 1,1 y 1,8 veces la profundidad del pedúnculo caudal. El perfil dorsal de la cabeza es casi horizontal encima del ojo y desciende abruptamente hacia el hocico. En adultos, la longitud de la aleta anal casi iguala la longitud del pedúnculo caudal. Borde de la aleta anal recto a convexo (Kottelat, 2007).

Su cuerpo es fusiforme, esbelto y está cubierto de escamas muy pequeñas, que no se aprecian a simple vista. La boca se encuentra en posición terminal. El origen de las aletas pelvianas se encuentra adelantado respecto a la dorsal, mientras que la aleta anal nace en la misma vertical del final de la dorsal. La aleta caudal está escotada y el perfil de las aletas dorsal y anal es recto o ligeramente convexo. La coloración adulta, aunque variable, suele ser parda verdosa en el dorso salpicada de pequeñas manchas oscuras, en los flancos presenta una fina línea brillante y bajo ella una ancha banda de manchas negruzcas que se prolonga desde el hocico hasta la base de la aleta caudal, donde se encuentra de forma característica la última mancha. Por debajo de la banda oscura, la coloración es blanquecina y ténue. La línea lateral es completa y recorre 76-82 escamas. Habita en los cursos medio-altos de los ríos, con aguas limpias y fondos pedregosos. Su alimentación es omnívora, compuesta de invertebrados acuáticos bentónicos, pero también de invertebrados terrestres y materia vegetal. En la cueva de Yesta parece alimentarse principalmente de larvas de quironómidos, anfipodos *Echinogammarus berilloni*, larvas de tricópteros Psychomyiidae, e insectos y arañas terrestres.

Nuestras observaciones in situ nos permitieron apreciar una leve depigmentación (lo mismo para las anguilas), y una leve reducción ocular, con diámetro ocular 10-20% menor que en las poblaciones de superficie. Pero para confirmar ésto haría falta examinar un mayor número de ejemplares.

En todo caso, es por ejemplo llamativo, que el recientemente descrito *Barbatula* (Balitoridae), considerado primera forma troglobia en peces de Europa (Behrmann-Godel et al, 2017), es depigmentado, pero con ojos; su reducción en el diámetro del ojo va en la especie epígea de 18% de la longitud de la cabeza, a 10% en la forma hipógea. Además, la forma hipógea presenta otros caracteres que pueden ser considerados troglomorfos.

El biólogo marino Antxon Galán, del Instituto Oceanográfico de Reikjavik - Islandia (com. pers.), halló en cuevas subacuáticas en lava de la isla, poblaciones hipógeas de la trucha común (*Salmo trutta*). Los ejemplares de la zona en oscuridad total eran algo más delgados y elongados, totalmente depigmentados y con ojos vestigiales, existiendo una clina con formas intermedias (de ojos reducidos y pigmentación débil), en continuidad con la población epígea, de ojos normales y completamente pigmentados. Como en otros casos, la presencia o ausencia de luz parece ser un factor importante en comandar la adquisición de caracteres troglomorfos.

En un trabajo reciente sobre peces cavernícolas del mundo, Romero (2021) considera que las reglas sobre troglomorfismo en peces no son constantes. La mayoría de los cambios en los caracteres morfológicos se asocian a la ausencia de luz. La reducción de los órganos visuales, ya se trate de ojos u ocelos (órganos oculares primitivos de algunos invertebrados), se considera una regla para los organismos troglomórficos, pero hay muchas excepciones. Los troglomorfismos como la ceguera y la depigmentación pueden exhibir una enorme variabilidad entre especies. En una muestra seleccionada de 86 especies de peces troglomorfos, observó que solo siete de ellas mostraban el mismo grado de troglomorfismo en los caracteres analizados (ojos, pigmentación y escamas). Además, cuando los caracteres se combinaban en un paisaje fenotípico, los resultados indicaban una mezcla diversa de grados de desarrollo, lo que restaba validez a la hipótesis de que los caracteres troglomorfos se forman en paralelo.

Para explicar tal mosaico de morfologías, sin duda hemos de tener en cuenta la historia evolutiva de las especies implicadas y las características peculiares del ambiente en el que viven.

Los procesos reductores asociados a ojos y pigmentación, no obstante son muy diferentes en vertebrados e invertebrados. En los artrópodos en general faltan las melaninas y los colores marrones son debidos a ommatins y ommatinas, pigmentos éstos derivados del triptófano. La formación de pigmentos es controlada bioquímicamente por enzimas y hormonas, y en parte su síntesis puede ser influida por la ausencia de luz. No obstante, entre los cavernícolas estrictos la depigmentación es un estado estable e irreversible: su exposición a la luz no produce pigmentación y existe por tanto un control genético. A la vez, la depigmentación está asociada a la reducción de la cutícula y pérdida de estructuras tegumentarias, lo cual implica un incremento de la permeabilidad relacionada con el balance hídrico corporal (Galán, 1993; Vandel, 1964)

Anoftalmia. La reducción y pérdida de funcionalidad de los ojos es un carácter generalizado entre los troglobios, y puede extenderse desde una atrofia perceptible hasta una completa desaparición de los ojos y estructuras asociadas (nervios ópticos y centros ópticos cerebrales). La atrofia del aparato ocular es un fenómeno multiforme, que varía de un grupo a otro, debido a su distinta complejidad: ojos simples u ocelos en arácnidos, ojos compuestos en insectos, ojos complejos en vertebrados. En general, en los invertebrados troglobios la atrofia procede desde la periferia hacia el centro, perdiéndose primero las estructuras periféricas (aparato dióptrico) y posteriormente los centros sensoriales y estructuras nerviosas.

Entre los troglófilos la reducción ocular suele ser parcial y son frecuentes formas microftálmicas. En los troglobios la anoftalmia es un estado estable y en muchos casos no existen rudimentos de ojos en ningún estado de desarrollo: los nauplius de copépodos y embriones de *Niphargus*, p.ej., son siempre anoftálmicos. En el desarrollo ontogenético de los insectos, el desarrollo del ojo finaliza al alcanzar un estado rudimentario; por ello las larvas de insectos cavernícolas poseen ojos más vestigiales que los adultos. A partir de cierto punto, las estructuras desarrolladas por las larvas y juveniles comienzan a desorganizarse y la reducción prosigue en el estado adulto. Es decir, hay una primera fase de ontogénesis progresiva, la cual se detiene y es seguida en el estado adulto por una organogénesis destructiva. Esta condición especial en los insectos se correlaciona también con la pigmentación de sus tegumentos, la cual se desarrolla (lentamente) en los juveniles y decrece o desaparece en los adultos. La anoftalmia también se presenta en muchos casos entre la fauna del suelo, pero con características diferentes y diferentemente correlacionada con otras modificaciones anatómicas.

En vertebrados como los peces los procesos reductores no son tan simples. Entre los peces cavernícolas, la plasticidad fenotípica es importante. Diversas especies de peces cavernícolas y sus antepasados epígeos responden de forma diferente a la presencia o ausencia de luz durante el desarrollo embrionario de la pigmentación y el aparato visual. Romero (2021) confirmó p.ej. mediante el control de las condiciones lumínicas en larvas de *Astyanax fasciatus*, que pertenecían a tres tipos de poblaciones: epígeas (con ojos, pigmentadas), troglomórficas (ciegas, depigmentadas) y sus híbridos. Durante 30 días, algunas larvas fueron expuestas a la luz 24 horas diarias, mientras que otras estuvieron confinadas en oscuridad total. Los resultados demostraron que los ojos de las larvas epígeas se desarrollaban mucho menos cuando los peces se criaban en la oscuridad que cuando recibían luz. Sin embargo, los resultados más espectaculares se obtuvieron con la población cavernícola: aunque, como cabía esperar, las larvas sometidas a la oscuridad no formaron ningún tejido ocular visible, las que se criaron bajo luz constante sí lo hicieron.

Ese resultado permite suponer que numerosos animales troglomorfos evolucionaron a partir de especies epígeas gracias a su plasticidad fenotípica. Dicha conclusión concuerda con el hecho de que la ausencia de luz puede desencadenar heterocronía, es decir, cambios en el momento de desarrollo de los caracteres. Se observan ejemplos de plasticidad fenotípica en los paedomorfos (animales que no alcanzan la madurez morfológica y se reproducen como juveniles) y neoténicos (animales con el crecimiento detenido). Muchos organismos cavernícolas son paedomórficos o neoténicos. La mayoría de las salamandras troglobias son paedomórficas; la mitad de las salamandras paedomórficas conocidas son troglomorfas. La neotenia está bien documentada entre los animales hipógeos, en particular los peces. Los individuos hipógeos obtienen una ventaja al convertirse en paedomorfos porque pueden reproducirse antes en su ciclo biológico. La desventaja de la menor capacidad defensiva de los individuos inmaduros se descarta porque la mayoría de los organismos cavernícolas no tienen depredadores naturales. Esos ejemplos refuerzan asimismo la idea de que el troglomorfismo se genera por selección natural durante procesos de deriva de hábitat y colonización activa de las cuevas (Galán, 2010; Galán & Herrera, 1998).

Conocemos que existe una abundante variación genética para la plasticidad en el seno de las poblaciones naturales, que a su vez está sujeta a selección. Asimismo, la variación genética para la plasticidad fenotípica resulta habitual: una población puede albergar variación genética para la plasticidad de un rasgo al tiempo que se muestra invariable para otro carácter relacionado con el mismo parámetro ambiental.

De nuevo, ello explicaría la complejidad observada en las respuestas fenotípicas entre los organismos hipógeos. Algunos presentan un grado de ceguera elevado pero muy poca despigmentación porque los genes que controlan uno de los rasgos son muy plásticos, mientras que los que controlan el otro no lo son (Galán & Herrera, 1998; Galán, 2010; Romero, 2021).

Podemos concluir que la cueva de Yesta posee un interesante ecosistema, con especies troglobias de antiguo origen, así como especies troglógenas de peces, con características y hábitos cavernícolas muy originales, que nos inducen a la reflexión.

A medida que exploramos más cuevas en distintos ambientes, enseguida la creatividad y el oportunismo de la evolución nos sorprende y nos plantea nuevos interrogantes.

AGRADECIMIENTOS

A dos revisores de la Sociedad de Ciencias Aranzadi (Donosti) y Biosphere Consultancies (United Kingdom) por la revisión crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

BIBLIOGRAFIA

- Armitage, P.; P.S. Cranston & L.C. Pinder. 1994. *The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-biting Midges*. Chapman and Hall, Londres, 572 pp.
- Behrmann-Godel, J.; A.W. Nolte; J. Kreiselmaier; R. Berka & J. Freyhof. 2017. The first European cave fish. *Current Biology*, 27: 257-258.
- Galán, C. 1993. Fauna Hipógea de Gipuzcoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Ciencias Naturales)*, S.C.Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163.
- Galán, C. 2010. Evolución de la fauna cavernícola: mecanismos y procesos que explican el origen de las especies troglóbias. *Bol. SVE*, 44: 22 pp + Pag. web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 31 pp.
- 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. 2019. Biología subterránea de la cueva-surgencia de Urtiaga, Amphipoda y hallazgo de una población hipógea de anguila. *Publ. Dpto. Espeleo. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org*, PDF, 34 pp.
- Kottelat, M. 2007. Tres nuevas especies de *Phoxinus* de Grecia y el sur de Francia (Teleostei: Cyprinidae). *Ictiol. Explorar Agua dulce*. 18 (2):145-162.
- Kottelat, M. & J. Freyhof. 2007. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Leunda, P.M.; R. Miranda & J. Oscoz. 2010. Piscardo - *Phoxinus bigerri* Kottelat, 2007. Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles. Ed. Mus. Nac. Cienc. Nat., Madrid, 10 pp.
- Romero, A. 2021. Peces cavernícolas. Nuevos conceptos ponen en duda las ideas tradicionales acerca de la vida subterránea. *Investigación y Ciencia*, 2021, American Science Magazine, 42-48.
- Schönhuth, S.; J. Vukić; R. Šanda; L. Yang & R. Mayden. 2018. Phylogenetic relationships and classification of the Holarctic family Leuciscidae (Cypriniformes: Cyprinoidei). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 127: 781-799.
- Vandel, A. 1964. *Biospéologie: La Biologie des Animaux cavernicoles*. Ed. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.