FAUNA HIPÓGEA DEL KARST EN ARENISCA DE LA FORMACIÓN JAIZKIBEL (PAÍS VASCO): SINOPSIS Y ECOLOGÍA.

Hypogean fauna of the sandstone karst of the Jaizkibel Formation (Basque Country): Synopsis and Ecology.



FAUNA HIPÓGEA DEL KARST EN ARENISCA DE LA FORMACIÓN JAIZKIBEL (PAÍS VASCO): SINOPSIS Y ECOLOGÍA.

Hypogean fauna of the sandstone karst of the Jaizkibel Formation (Basque Country): Synopsis and Ecology.

Carlos GALÁN.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi. Alto de Zorroaga. E-20014 San Sebastián - Spain. E-mail: cegalham@yahoo.es Marzo 2023.

RESUMEN

El medio hipógeo es extenso y poco conocido. Cada año son descubiertas y exploradas nuevas redes de cavernas en distintas litologías, además de la caliza. Este medio constituye una significativa proporción de la corteza terrestre, donde los sistemas de vacíos se desarrollan tridimensionalmente en los volúmenes de rocas karstificables o susceptibles de contener cuevas. La Formación Jaizkibel es una secuencia de turbiditas abisales de facies flysch y edad Eoceno, que alterna estratos gruesos de arenisca carbonática con intercalaciones delgadas de lutitas. En esta arenisca se desarrollan procesos de karstificación y se han formado acuíferos subterráneos y numerosas cavidades (simas, cuevas y abrigos), en general de modestas dimensiones. A lo largo de dos décadas hemos descubierto y explorado más de 400 cavidades, entre ellas extensas redes de cuevas de recubrimiento en zona litoral, las cuales se prolongan en mesocavernas y vacíos menores, constituyendo un vasto ecosistema, que alberga una gran variedad de biotopos y una alta diversidad de especies cavernícolas. Las prospecciones biológicas efectuadas han permitido reunir información sobre un total de 135 especies cavernícolas. Éstas comprenden formas marinas, litorales, anquihalinas, de agua dulce y terrestres, con predominio de especies troglóxenas y troglófilas, pero que también incluyen especies troglobias, así como especies extraordinariamente raras y no reportadas previamente para el medio hipógeo a nivel global. El trabajo presenta un resumen de los datos obtenidos.

Palabras clave: Karst en arenisca, Hidrogeología, Fauna cavernícola, Biología subterránea, Ecología, Especiación, Evolución.

ABSTRACT

The hypogeous environment is extensive and little known. Every year new cave networks are discovered and explored in different lithologies, in addition to limestone. This medium constitutes a significant proportion of the earth's crust, where the void systems develop three-dimensionally in the volumes of karstificable rocks or those capable of containing caves. The Jaizkibel Formation is a sequence of abyssal turbidites of flysch facies and Eocene age, which alternates thick layers of carbonate sandstone with thin shale interbeds. Karstification processes take place in this sandstone and underground aquifers and numerous cavities (chasms, caves and shelters) have been formed, generally of modest dimensions. Throughout two decades we have discovered and explored more than 400 cavities, including extensive networks of coating caves in the coastal zone, which extend into mesocaverns and smaller voids, constituting a vast ecosystem, which is home to a wide variety of biotopes and a high diversity of cave-dwelling species. The biological surveys carried out have made it possible to gather information on a total of 135 cave-dwelling species. These include marine, littoral, anquihaline, freshwater, and terrestrial forms, with a predominance of trogloxenous and troglophilous species, but also including troglobites species, as well as extraordinarily rare and previously unreported species for the hypogeous environment globally. The paper presents a summary of the data obtained.

Keywords: Karst in sandstone, Hydrogeology, Cave fauna, Subterranean biology, Ecology. Speciation, Evolution.

INTRODUCCION

El medio subterráneo comprende cuevas y sistemas de vacíos en distintas litologías, entre ellas areniscas carbonáticas, donde puede formarse un karst con acuíferos, cavidades y drenajes subterráneos. Como contexto general cabe señalar que las areniscas estudiadas forman parte de una secuencia de turbiditas abisales, de facies flysch. La secuencia predominantemente arenosa, de edad Eoceno inferior a medio, ha sido denominada Formación Jaizkibel y ha sido descrita por diversos autores (Campos, 1979; Kruit el al, 1972; Mutti, 1985; Rosell, 1988; Van Vliet, 1982; Galán, 2001, 2013, 2023; entre otros).

La potencia total de la serie alcanza 1.500 m de espesor y se extiende 30 km a lo largo de la costa entre Hondarribia y Orio (Gipuzkoa, País Vasco). Su posición litoral y su estructura monoclinal determinan que presente hábitats muy diversos, poblados por un alto número de especies thalasoideas y cavernícolas (Galán, 2013, 2023), donde hemos encontrado e identificado 135 taxa distintos. Las prospecciones bioespeleológicas han sido hechas en el transcurso de las exploraciones, y los datos faunísticos obtenidos han sido publicados en cada trabajo efectuado sobre enclaves y cavidades en arenisca, pero estaba faltando una recopilación y síntesis de conjunto, con una visión global de su contexto ecológico. Esta sinopsis es el objeto del presente trabajo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se presentan una recopilación de datos biológicos y ecológicos obtenidos de prospecciones efectuadas en la cadena litoral de los montes Jaizkibel, Ulía e Igueldo-Mendizorrotz (Gipuzkoa, País Vasco). El material faunístico fue preservado en alcohol etílico al 75% y se conserva en la Colección de Bioespeleogía de la S.C.Aranzadi. Se incluyen algunas fotografías tomadas con cámaras digitales (Canon IXUS 130 y Panasonic DMC-FT30), a fin de ilustrar los principales rasgos de las cavidades y su entorno.

RESULTADOS

Como característica general cabe señalar que el proceso fundamental que comanda la formacion de cavidades en esta litología es la disolución intergranular de la arenisca, que afecta tanto al cemento carbonático como -parcialmente- a los granos de cuarzo. Pero intervienen también otros procesos: la tubificación o piping, procesos clásticos por descompresión mecánica de la roca-caja y colapso de bloques, y diversos procesos de erosión normal y marina. Esto ha conducido a la formación de gran número de cavidades (simas, cuevas y abrigos), así como a la génesis de múltiples geoformas, de rasgos excepcionales, algunas de ellas resultaron nuevas para la Ciencia y únicas en el mundo, tal como boxworks gigantes, bandas de Moebius, geoformas cordadas, estructuras de Penélope, laminaciones diversas y bandeados de Liesegang de sorprendentes diseños.

En el interior de las cavidades también se presentan espeleotemas originales o con combinaciones minerales novedosas, como aquellas constituidas por silicatos de aluminio amorfo, oxi-hidróxidos de hierro (magnetita, hematita, goethita), ópalo-A, yeso, calcita, ópalo-A con terminaciones distales de yeso, u otras que contienen trazas minoritarias de muchos otros elementos (titanio, manganeso, bario, sodio, potasio, magnesio, así como carbono y azufre producto de la actividad orgánica que se desarrolla en el sistema intergranular de vacíos). La presencia de minerales secundarios en forma de espeleotemas prueba la importancia de la disolución intergranuilar, además de la disolución habitual a partir de diaclasas y planos de estratificación. Y muestra también la acción de soluciones multicomponentes, con reactividad química de las soluciones en el interior de los acuíferos en la arenisca. A menudo ésta va acompañada de procesos de difusión y convección que intervienen en la génesis de geoformas.

Destaca también la ocurrencia de paramoudras o concreciones silíceas desarrolladas en torno a las trazas fósiles (ichnofósiles) de organismos abisales marinos (principalmente poliquetos y, tal vez, pogonóforos). Estos adoptan formas espectaculares y constituyen los ejemplos mejor preservados a nivel mundial. La arenisca de Jaizkibel presenta a su vez una gran profusión de concreciones carbonáticas (esféricas y planares) y distintos tipos de nódulos (Galán, 2013, 2023; Galán & Vera Martin, 2010). La disolución de las concreciones carbonáticas en la arenisca genera también redes de mesocavernas en continuidad con las galerías mayores, extendiendo de este modo la red de vacíos y el hábitat hipógeo susceptible de ser poblado por fauna cavernícola.

En el conjunto de la formación la mayor cavidad hasta ahora explorada es la Sima Tanbo 2, en el monte Jaizkibel, que alcanza 258 m de desarrollo y -70 m de desnivel (Galán et al, 2013). En Ulía la mayor cavidad explorada es la Sima de Punta Atalaya Norte, que posee 220 m de desarrollo y -50 m de desnivel (Galán & Forstner, 2017; Galán, 2023).

Además de cavidades naturales existe en la formación todo un conjunto de cavidades artificiales, en forma de túneles para captación o trasvase de aguas, los mayores de ellos de hasta 1,6 km de desarrollo. En muchos puntos los túneles interceptan pequeñas cavidades y acuíferos compartimentados en la arenisca, hasta a notable profundidad en el subsuelo. Las aguas subterráneas que ingresan a los túneles contienen también cavernícolas acuáticos y dan lugar a singulares biocenosis, con mezcla de elementos de distinta procedencia, incluyendo el medio hipógeo profundo. Sin embargo, la mayor cantidad y variedad de macrocavernas se da en zona litoral (sujeta a la fluctuación de las mareas) o inmediatamente sobre ella. En estos casos, las exploraciones y prospecciones biológicas se ven limitadas por el escaso tiempo disponible durante las bajamares -dada la variación de las mareas y el oleaje- y debido a que nos centramos primero en la exploración, topografía y toma de datos geológicos. Pero en muchas de estas cuevas o galerías en la franja intermareal (que resultan invadidas por el agua de mar durante las pleamares o con fuerte oleaje) encontramos circulaciones hídricas subterráneas de agua dulce, así como galerías con agua de mar y biotopos con mezcla de aguas, mixo y anquihalinos. Ver imágenes de algunas cavidades y su contexto geográfico en Figuras 01 á 25.

El hábitat hipógeo en el conjunto de cavidades en la arenisca de la Formación Jaizkibel contiene así especies y biocenosis cavernícolas muy diversas, ya que se extiende desde el litoral marino hasta cavidades en el medio continental (terrestre y acuático) a altitudes de 400 m snm, así como a biotopos en el endokarst con vacíos y acuíferos interceptados por túneles artificiales.

ECOLOGÍA SUBTERRÁNEA

Los sistemas de cuevas en esta litología son habitados por una multiplicidad de especies, de distinta procedencia, a lo largo de gradientes entre el mar y el medio continental, y entre la superficie y el medio hipógeo. El medio hipógeo en este caso es en general muy rico en recursos tróficos, algo inusual con respecto a lo generalmente encontrado en el karst clásico en caliza.

En zonas altas y algo alejadas de la línea de costa, las biocenosis cavernícolas son muy similares a las halladas en cuevas en caliza, pero debido a sus modestas dimensiones (en general de unas decenas de metros y en algunos casos alcanzando más de 200 m) (Galán, 2023) predominan las formas troglóxenas y troglófilas, siendo escasos los troglobios. Considerando también los túneles (de hasta 1.600 m) que interceptan acuíferos subterráneos, la diversidad se amplía algo más, con presencia de especies acuáticas stygobias y stygófilas muy especializadas. La principal fuente de energía y nutrientes lo constituye la materia orgánica aportada por las aguas de infiltración y restos vegetales que ingresan por las bocas, en especial en simas o bocas-sumideros. Las cuevas y simas en esta zona pueden ser hidrológicamente activas o sólo con pequeñas filtraciones, conteniendo biotopos terrestres más secos y otros acuáticos. Las zonas profundas, en oscuridad total, presentan ambientes con atmósfera de alta humedad relativa e isotérmicos, al igual que en las cuevas en caliza.

En la zona litoral y supralitoral próxima al mar, en cambio, la diversidad suele ser mucho mayor, por tratarse de un ecotono con rasgos singulares, habitado por una fauna mixta parcialmente cavernícola, propia de un ambiente gradacional por partida doble, entre el medio marino y el terrestre, y entre los ambientes de superficie y el medio hipógeo. En general, las zonas karstificadas incluyen áreas con estratos gruesos de arenisca de buzamiento Norte, donde son muy activos los procesos clásticos de descompresión mecánica de la roca. Esto genera escarpes y acantilados, en progresivo retroceso, con acumulaciones de grandes bloques y lienzos de estratos colapsados al pie de los mismos y sobre la franja costera. Aquí se desarrollan muchas cuevas de recubrimiento e interestratos, a menudo en continuidad con macro o mesocavernas en zona oscura.

En la composición y distribución de las biocenosis de organismos, en este tipo de cavidades, influye mucho la topografía, las características locales del área y su hidrodinamismo, es decir, los movimientos del agua debidos al oleaje, las mareas y las corrientes. En general se trata de una línea de costa muy expuesta. Otro factor que afecta a las áreas supralitorales son las variaciones de la salinidad, debidas a las lluvias, a los aportes fluviales o a la evaporación, dependientes de la topografía y orientación de los sustratos rocosos.

Como características generales podemos señalar que la región posee un clima atlántico, con precipitaciones de 1.700-1.800 mm/a, bien repartidas, con al menos 150 días de lluvia y 100 días más cubiertos a lo largo del año. Cada ciclo de mareas es de 12 horas y 24 minutos, existiendo dos pleamares y dos bajamares por día, con un leve desplazamiento horario por día (de 50 minutos), y una amplitud variable. Cada 14 días las mareas alcanzan valores extremos (mareas vivas y muertas, respectivamente), y son más acusadas durante los equinoccios. La amplitud intermareal alcanza máximos de 4,4 m durante las mareas vivas. Durante las pleamares el nivel del mar asciende y las aguas marinas invaden las galerías más bajas de las cuevas litorales, existiendo zonas más o menos expuestas con marcados gradientes.

El oleaje es muy potente en el Cantábrico. Con mar gruesa y temporales las olas pueden alcanzar +10 m de altura y en las rompientes pueden introducir agua hasta a +20 m de altitud; las salpicaduras de las olas pueden ser llevadas por el viento aún más lejos en la zona supralitoral. Al tratarse de laderas y acantilados orientados al N, con frecuencia y sobretodo en invierno (con el sol más bajo), hay áreas que quedan a la sombra muchas horas al día (ambiente húmedo), alternando con días y horas con fuerte insolación. La temperatura del agua de mar también varía, desde 21°C en verano a 10°C en invierno.

A ello puede agregarse que el acceso a cavidades en la franja litoral puede resultar difícil o complicado. Las laderas son de fuerte pendiente, con acantilados, bloques y pequeños escarpes adicionales, y las zonas de menor inclinación a menudo están recubiertas de una intrincada vegetación baja (con zarzas, argomas, lianas espinosas y helechos). En otros casos, cuando el buzamiento es mayor, hay que descender con cuerda y técnica de jumars acantilados sobre placas costeras de hasta más de 100 m de desnivel. También, para recorrer zonas con grandes bloques costeros, es necesario pasar entre y bajo ellos con múltiples pasos de escalada libre, a veces expuestos o que requieren el uso de cuerda. Así, desde un punto de vista técnico, en muchas ocasiones se trata de cavidades donde las dificultades de acceso pueden ser mayores que el de las propias exploraciones subterráneas. Introducimos estos comentarios para indicar que los muestreos biológicos han sido muchas veces puntuales, debido a estos factores, contandose sólo con limitado tiempo de muestreo durante las bajamares vivas en días con el mar en calma. En algunas cavidades, no obstante, hemos podido efectuar muestreos sucesivos mediantre el empleo de cebos atrayentes, filtrados con mallas de plancton y/o tomando muestras de agua y sedimentos analizadas posteriormente en laboratorio.

Otro aspecto a señalar es que muchas cuevas de recubrimiento e interestratos poseen varias bocas de acceso y aberturas menores entre bloques, por las que penetra algo de luz, estando parte de la red en zona de penumbra (más o menos acentuada) y sólo las partes más profundas en oscuridad total. El ambiente es más oscuro e isotérmico a medida que se profundiza. Los organismos cavernícolas quedan así protegidos de la radiación solar directa y de los extremos de sequía y bruscos cambios de temperatura experimentados en la superficie. Durante las pleamares el agua de mar invade las galerías más bajas. Las cuevas pueden así contener comunidades de organismos terrestres y acuáticos, marinos y no-marinos, viviendo en estrecho contacto. En zonas de penumbra son frecuentes los líquenes incrustantes y tapices de algas verdes y rojas.

En la zona supralitoral habitan organismos que exigen una emersión continua, pero a la vez necesitan la humectación marina. Al ser la zona de contacto entre el mar y la tierra, pueden coincidir organismos de ambos ambientes, por lo que constituye el límite inferior de los organismos terrestres y el superior de los marinos.

La comunidad de la roca supralitoral se caracteriza principalmente por diversas cianofíceas epilíticas y por diversos líquenes, formando bandas de diferentes coloraciones. Las especies animales más características son los gasterópodos litorínidos, que se alimentan de cianofíceas y efectúan migraciones verticales; generalmente se encuentran agrupados en grietas y oquedades durante el día y son activos por la noche. Muchos taxa epígeos de hábitos esciófilos se presentan también en las cuevas. Son frecuentes los crustáceos isópodos detritívoros del género Ligia. En las grietas supralitorales pueden encontrarse algunas especies terrestres, como seudoescorpiones Neobisium maritimun, quilópodos Hydroschendyla submarina, tysanuros Petrobius maritimus o colémbolos Anurida maritima. Sobre las áreas rocosas, por la erosión de la lluvia y la salpicadura de las olas, se pueden formar charcas temporales. En ellas, las condiciones fisico-químicas son muy variables. A tenor de su estabilidad, pueden llegar a considerarse extensiones del piso litoral. Los organismos que pueblan estas charcas y cubetas supralitorales están adaptados a unas fuertes variaciones de salinidad, temperatura, pH y oxígeno disuelto. La concentración de nutrientes suele ser muy elevada por el aporte continuo de materia orgánica, por lo que prolifera el fitoplancton (en superficie y zonas de penumbra en las cuevas). En las charcas eutróficas puede establecerse una estratificación tanto de parámetros físico-químicos (temperatura, concentración de oxígeno, salinidad) como de organismos, e incluso llegar a condiciones anóxicas en el fondo, con un gran desarrollo bacteriano. Las especies que se establecen en estas charcas suelen ser pocas, microscópicas y generalmente de vida planctónica. Los productores primarios son principalmente vegetales unicelulares (euglenales, dinoflagelados, criptomonadales y algunas diatomeas y cianofíceas). En algunas charcas también pueden aparecer algas clorofíceas oportunistas. Entre los escasos animales adaptados a la vida en estas charcas se encuentran varias especies de copépodos y decápodos.

Las comunidades de organismos sobre sustrato rocoso en la franja litoral (fauna intermareal) es muy variable y presenta zonaciones características (repartición de los organismos en cinturones o bandas paralelas a la superficie del mar). Estos cinturones suelen estar bien delimitados y están constituidos por organismos sésiles (fijos a la roca), principalmente algas y crustáceos cirrípedos, cuya composición y amplitud depende en buena medida del grado de exposición al oleaje. Su parte más alta lo ocupa un horizonte de pequeños cirrípedos *Chthamalus* (o "dientes de perro"). En este nivel son también muy típicas algunas especies de animales móviles, como gasterópodos *Littorina*, *Gibbula*, lapas *Patella*, cangrejos *Pachygrapsus*, y diversos isópodos, muchos de ellos presentes en las cuevas.

Las charcas y pozas de agua de mar en las cuevas presentan distinta amplitud y profundidad, y una muy variable conexión con las aguas abiertas. En función de ello pueden variar notablemente los poblamientos biológicos que en ellos se encuentran. En el Cantábrico la renovación del agua de estos charcos o cubetas suele ser muy frecuente debido a las mareas y al oleaje. Si la renovación del agua es constante y tienen cierta profundidad pueden albergar comunidades esciófilas propias de los fondos infralitorales y de cuevas submarinas, con una diversidad de especies elevada.

Son frecuentes: algas incrustantes Corallinales; diversas esponjas, entre ellas Cambre cambre (Esperiopsidae); cnidarios Actinia equina (Actiniidae); poliquetos Terebella lapidaria (Terebellidae), Scolelepis (Spionidae), Polydora, Platynereis (Nereidae), Potamoceros (Serpulidae); algunos raros equiúridos Bonellia (Bonellidae); moluscos prosobranquios Thais y Littorina (Littorinidae), Gibbula (Trochidae), Turbinidae indeterminados, lapas Patella (Patellidae); anfípodos marinos Pontocrates (Oedicerotidae), Hyale (Hyalidae), Stenothoe (Stenothoidae), Melita (Melitidae), Podocerus (Podoceridae); isópodos marinos Cyathura (Anthuridae), Dynamene (Sphaeromatidae), Cleantis (Holognathidae); cirrípedos Balanus (Balanidae), percebes Pollicipes (Pollicipedidae); cangrejos Pachygrapsus (Grapsidae), Xantho (Xanthidae), Necora (Portunidae), ermitaños Clibanarius (Diogenidae), y Cancer (Cancridae); quisquillas Palaemon elegans y Palaemon serratus (Palaemonidae); o incluso pequeños peces Coryphoblennius galerita (Blennidae) y Lepadogaster lepadogaster (Gobiesocidae); entre muchas otras especies.

En cavidades interestratos hemos encontrado también en zona de penumbra extensas bioconstrucciones o arrecifes del poliqueto Sabellaria alveolata.

En pozas que temporalmente (durante las bajamares) contienen agua dulce y biotopos anquihalinos son frecuentes: copépodos Megacyclops y Paracyclops (Cyclopidae); isópodos Sphaeroma serratum (Sphaeromatidae); decápodos Palaemonidae; anfípodos semiterrestres Orchestia (Talitridae), y dulceacuícolas Echinogammarus berilloni (Gammaridae).

Puede comprenderse que muchas especies propias de grietas, pozas y oquedades en la rasa mareal se presentan también en las zonas en penumbra de las cuevas o incluso en zona oscura. Los organismos sésiles tienen más limitaciones, pero sus estadios larvarios pueden colonizar y fijarse en zona oscura, particularmente si se trata de especies de hábitos filtradores, como los percebes *Pollicipes*. Las especies errantes o móviles se desplazan y migran verticalmente en el interior de las cuevas, a tenor de la amplitud de las mareas. Así las formas terrestres pueden alcanzar el límite de bajamar e inversamente formas marinas pueden desplazarse y ocupar pozas en el límite supralitoral inferior.

Muchas especies poseen adaptaciones anfibias que les permiten soportar inundaciones y desecaciones periódicas, de horas o días. En este sentido, la biología y ciclo de vida de los distinto taxa (descrita en los trabajos citados en la bibliografía) soporta una gran variabilidad de condiciones y tiempos de residencia en los distintos biotopos, lo que incrementa la diversidad de especies que puede encontrarse en una determinada cueva individual.





Figura 01. Parte central del litoral de Jaizkibel, con estratos gruesos de arenisca de diferentes colores. Numerosos abrigos y pequeñas cavidades de impactantes diseños en los escarpes verticales y bajo grandes bloques de colapso.

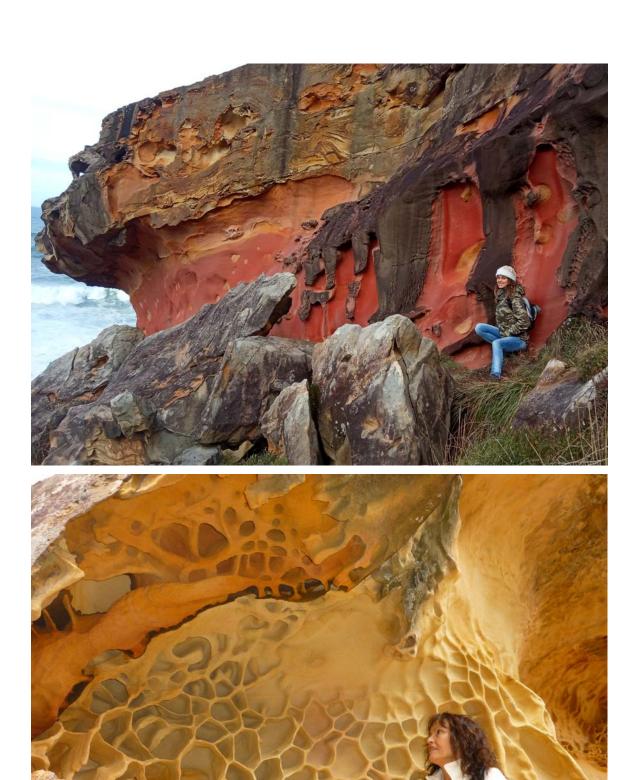


Figura 02. Numerosas cavidades y geoformas -que descubrimos y estudiamos en Jaizkibel- han sido formadas por procesos de disolución intergranular de la arenisca. La disolución de pequeñas cantidades del cemento carbonático que une los granos de cuarzo descohesiona la roca compacta y genera múltiples geoformas, desconocidas para el karst clásico en caliza. Muchas de ellas resultaron nuevas para la Ciencia.





Figura 03. La exploración de cavidades colgadas en acantilados y escarpes verticales ha permitido descubrir y estudiar numerosas cavidades y geoformas en la arenisca, con diseños de estética llamativa y rasgos fractales, propios de estructuras disipativas y sistemas complejos sílice-carbonatos. Un original karst en arenisca.

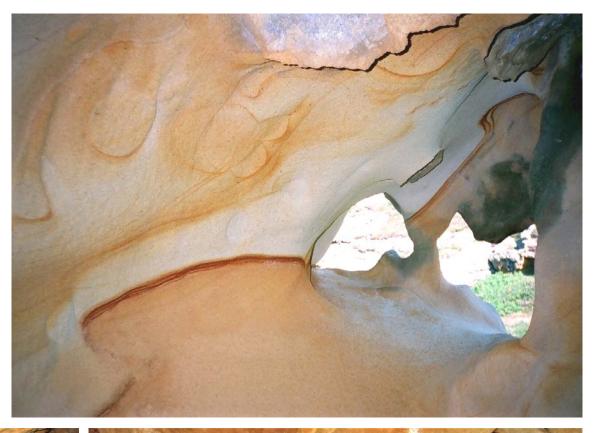




Figura 04. En la arenisca de la Formación Jaizkibel hemos explorado más de 400 cavidades, en general de pequeñas dimensiones. Pero muchas de ellas poseen fauna cavernícola y notables geoformas.

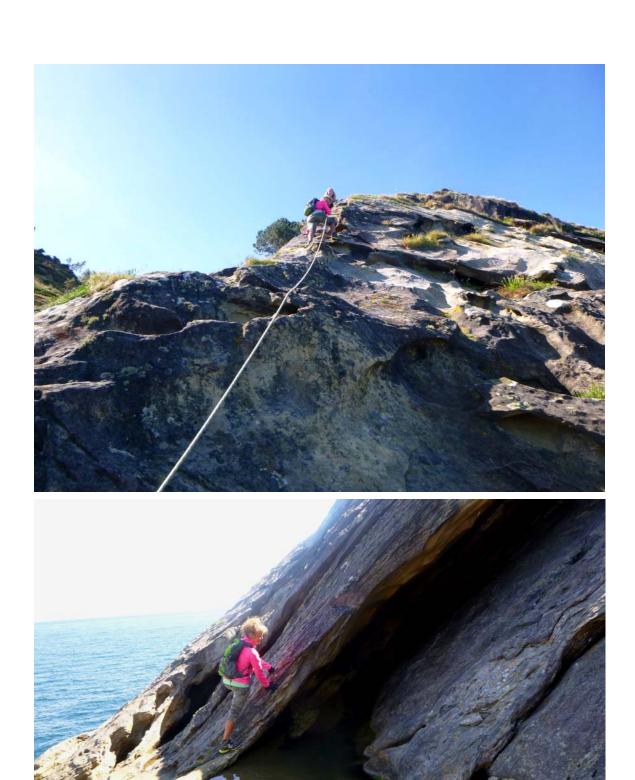


Figura 05. El descenso de acantilados en la zona litoral permite acceder a cavidades interestratos, algunas de ellas con circulaciones hídricas subterráneas y cuerpos de agua dulce. Las imágenes son de un sector de Igueldo.





Figura 06. En la zona litoral se presenta la mayor cantidad de cavidades: cuevas de recubrimiento e interestratos, bajo grandes bloques de colapso, con galerías secas y circulaciones de agua dulce que se extienden hasta el nivel del mar.



Figura 07. Las cavidades en la zona litoral presentan numeros biotopos con mezcla de aguas y anquihalinos. Un ecotono singular, habitado por numerosos organismos, tales como cirrípedos, antípodos, isópodos y poliquetos.





Figura 08. La cueva de Larreaundi es una de las más interesantes de Igueldo, con 80 m de galerías y una gran sala interna. La cavidad se ha formado por disolución y remoción de paquetes de estratificación delgada de lutitas y areniscas, intercalados entre estratos gruesos de arenisca.

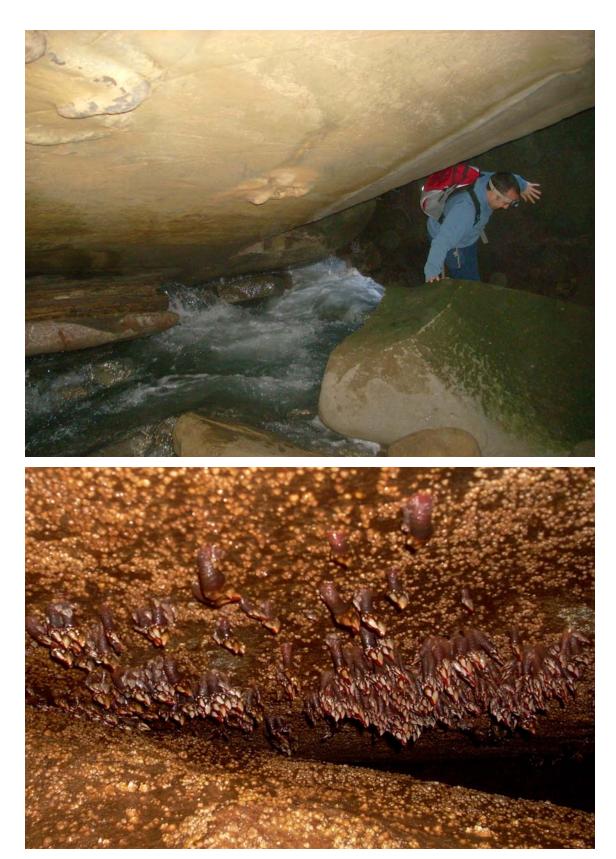


Figura 09. El mar invade las galerías más bajas de Larreaundi al subir la marea, donde habitan percebes *Pollicip*es en zonas en oscuridad total. De hecho las primeras evidencias de karstificación en la arenisca y hallazgo de fauna hipógea se produjeron durante salidas en busca de percebes, con Daniel Adrián Decon, en los años 1980's.

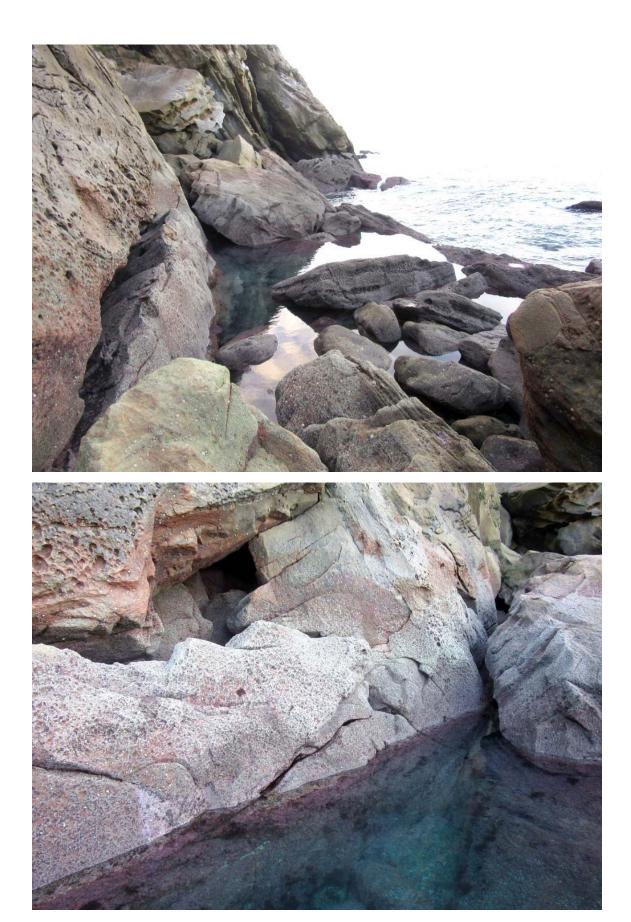


Figura 10. En el flanco E de los acantilados de Monpás (Ulía) se localizan varias cavidades en la zona del Rincón del Búho, donde habitan interesantes especies troglófilas de crustáceos Mystacocarida, Copepoda y Amphipoda, también presentes en fondos arenosos, grietas y cavidades sumarinas adyacentes.

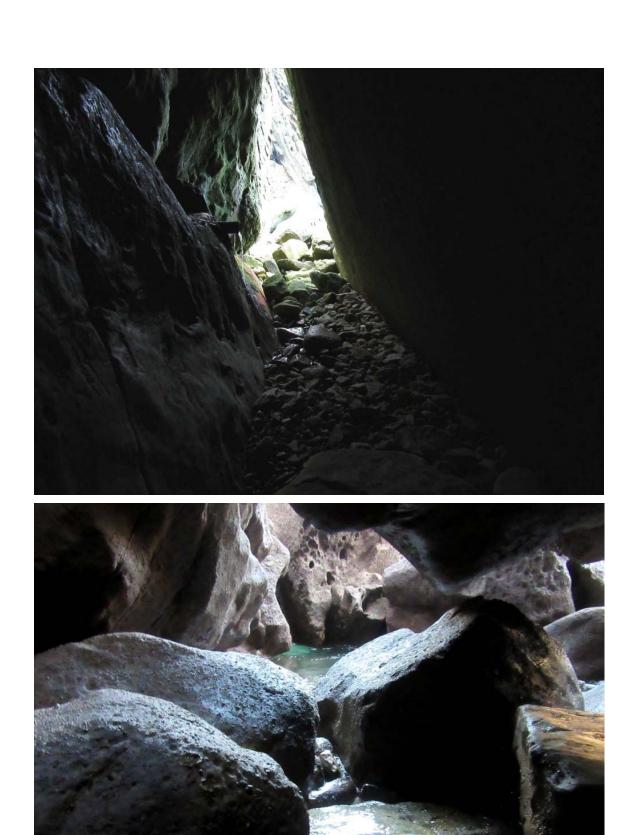


Figura 11. La cueva del Rincón del Búho (con una surgencia interna de agua dulce) y otras cuevas de recubrimiento próximas, en marea baja. Poseen biotopos anquihalinos, habitados por especies marinas, de agua dulce y terrestres.



Figura 12. La zona baja de los acantilados de Arlautz (Ulía) posee cuevas de recubrimiento e interestratos con galerías secas que alcanzan el nivel del mar y filtraciones de agua dulce. Un ambiente transicional por partida doble: entre el mar y el continente y entre el medio epígeo e hipógeo.



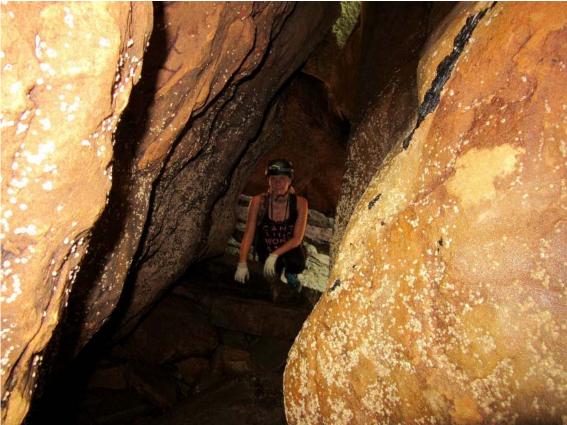


Figura 13. Descenso de un acantilado de -40 m en Elgorri aundi (Ulía) para explorar una extensa cavidad que se desarrolla entre tres planos de estratificación en paralelo bajo la arista de Putakiya.



Figura 14. Punta central de Bajo Aundi (Ulía), con un promontorio formado por fragmentos de estratos y bloques de colapso. Una extensa cueva de recubrimiento, con interesantes especies cavernícolas, se desarrolla bajo ellos.





Figura 15. Punta W de Bajo Aundi (Ulía). Con una rasa mareal que queda al descubierto en bajamar, con mareas vivas y el mar en calma. A través de ella se accede a cavidades en la base de los acantilados. Nótese la proliferación de cirrípedos y cubetas con agua de mar (también presentes en las cuevas) sometidas a fluctuaciones extremas.

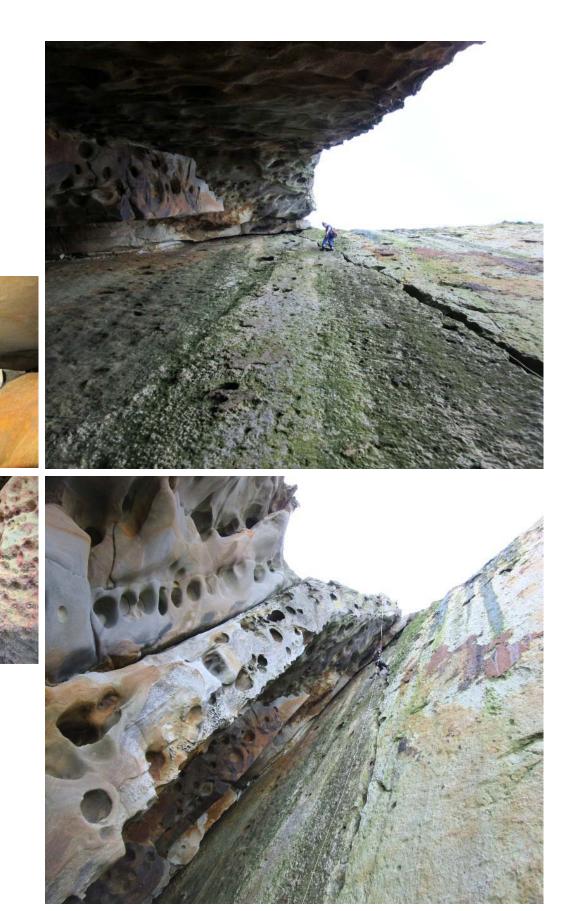


Figura 16. Sima de Punta Atalaya N, de -50 m de desnivel y 220 m de desarrollo. Vertical de acceso y galerías inferiores bajo grandes bloques acuñados entre estratos gruesos de arenisca.

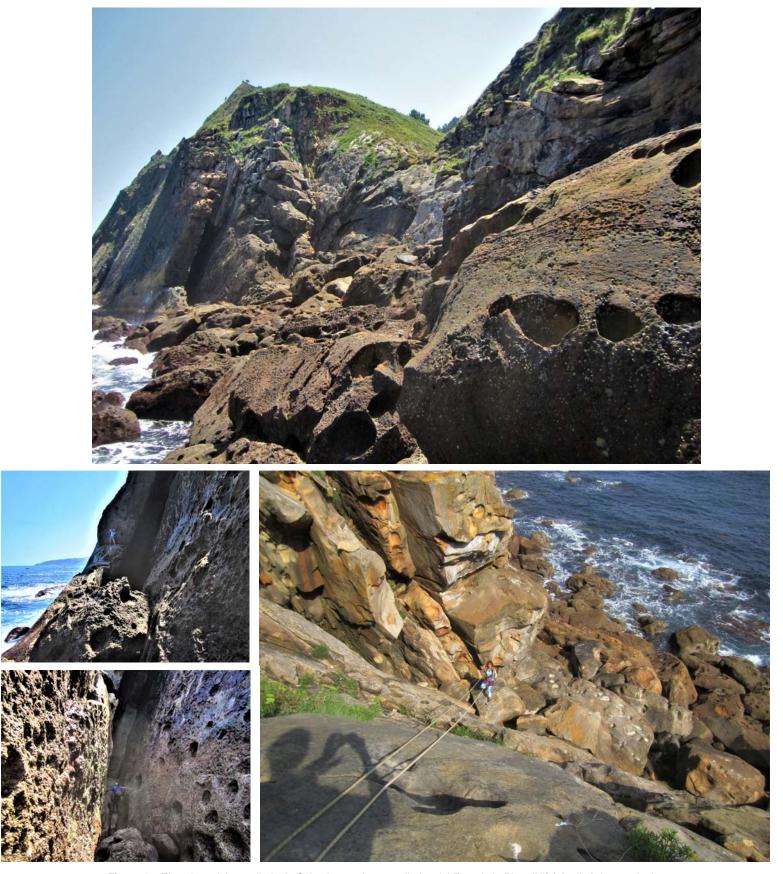


Figura 17. El enclave del acantilado de Salto, junto a los acantilados del Faro de la Plata (Ulía) (arriba), la ruta de descenso (debajo), y detalles de un gran abrigo-cueva interestratos (recuadros). El enclave posee otras cuevas de recubrimiento, recorridas por aguas subterráneas que se infiltran entre los bloques tras caer en cascada por la pared del acantilado.





Figura 18. Enclave de Usotaita 01 (Ulía)..En su zona basal, tras descender un acantilado de -107 m, presenta una sima de -12 m y varios grandes abrigos y cuevas de recubrimieto. Nótese la ocurrencia de filtraciones de agua dulce y de cubetas de agua en el borde y en el interior de la sima, en zona supralitoral. Estas cavidades contienen biotopos anquihalinos con una fauna hipógea que soporta grandes variaciones de salinidad y oxígeno disuelto.

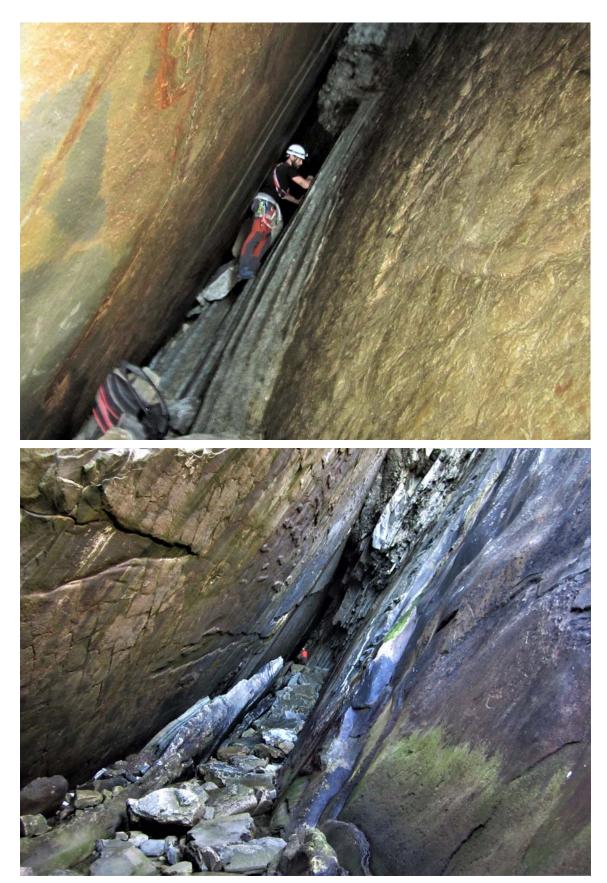


Figura 19. Un extenso abrigo-cueva interestratos de 118 m de desarrollo en el enclave de Usotaita 01(Ulía), con zonas profundas en oscuridad total. El agua de mar ingresa en su parte baja durante las pleamares vivas o con fuerte oleaje. También ingresan filtraciones de agua dulce y posee biotopos mixo y anquihalinos.

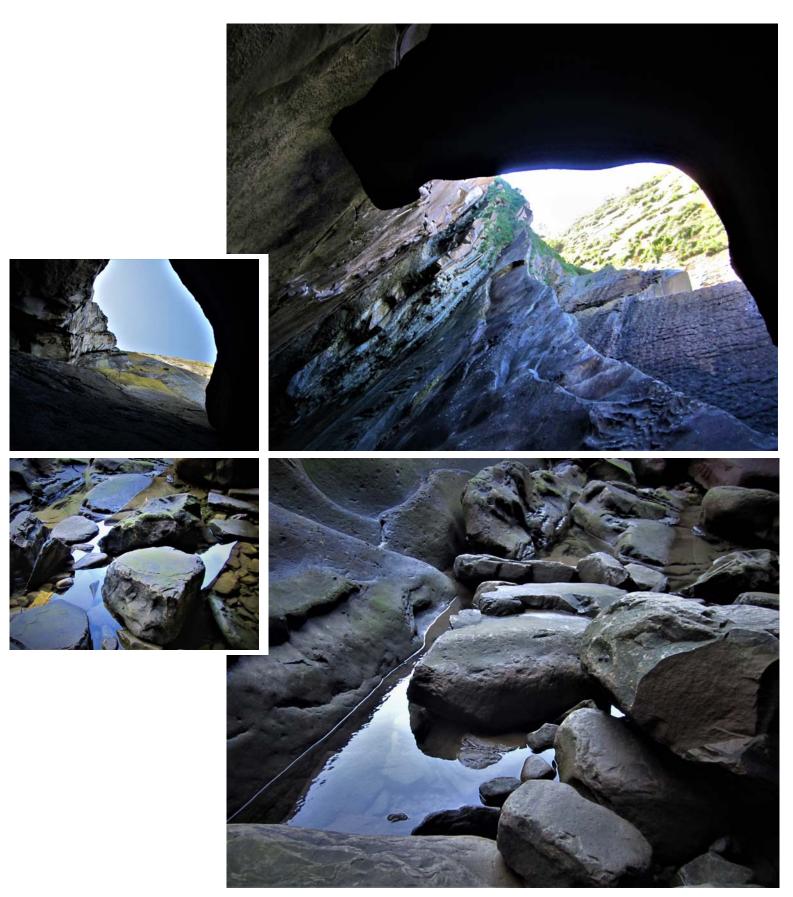


Figura 20. Otras cavidades interestratos bajo las grandes placas de los acantilados de Usotaita 01. En su base grandes bloques y cuerpos de agua habitados por una fauna esencialmente marina, que incluye peces, crustáceos, moluscos, poliquetos, y muchos otros organismos, que penetran en zona oscura.

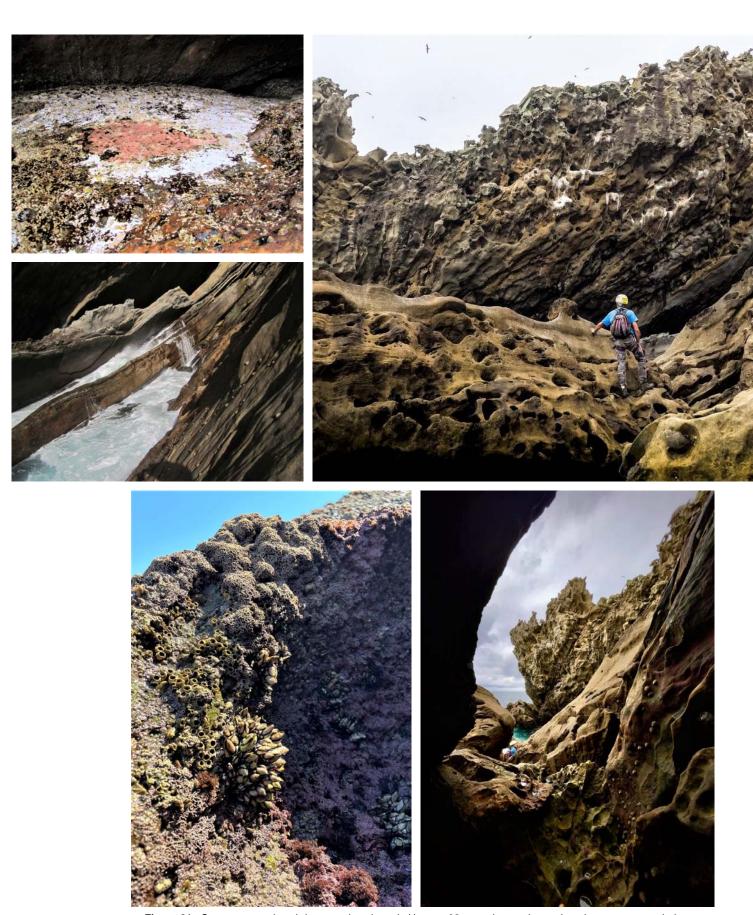


Figura 21. Cuevas y grandes abrigos en el enclave de Usotata 02, que el agua de mar invade en sus partes bajas. Poseen en zonas de penumbra extensas bioconstrucciones arrecifales del poliqueto *Sabellaria alveolata*, diversos cirrípedos, algas incrustantes y otros organismos del fouling.





Figura 22. Ascenso en jumars del flanco acantilado de Usotaita 02 (monte Ulía), de 107 m de desnivel, con vegetación enmarañada en la parte superior. El acceso a muchos parajes con cuevas en arenisca a menudo requiere el uso de técnicas de escalada y/o de espeleología vertical.

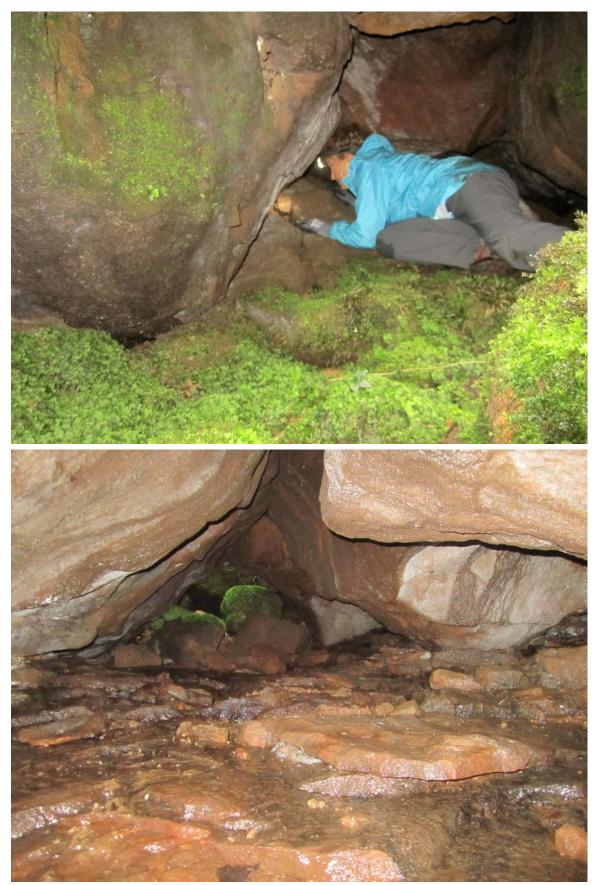


Figura 23. Acceso a una cueva con río subterráneo en la parte alta de Jaizkibel, a 340 m snm. En cavidades alejadas de la costa faltan las formas marinas y están presentes especies dulceacuícolas de planarias, anfípodos e isópodos, así como algunas especies de troglobios terrestres.

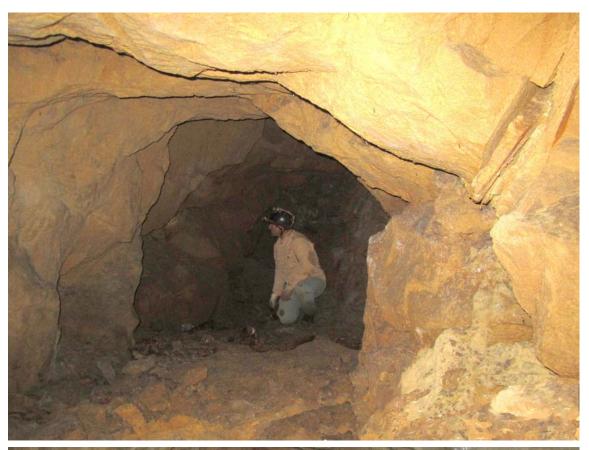




Figura 24. Cavidad natural, sin comunicación previa con superficie (arriba), interceptada por el túnel de trasvase y captación de aguas Pasaia 01, de 1.500 m de longitud, que perfora el monte Jaizkibel de N a S y posee fauna cavernícola troglófila y troglobia (debajo), tanto formas terrestres como otras de agua dulce.





Figura 25. Los túneles de trasvase y captación de aguas de Pasaia y Lezo (Jaizkibel) interceptan niveles acuíferos, compartimentados en el endokarts en arenisca. En distintos puntos ingresan filtraciones de agua a la galería, donde también se forman espeleotemas y habitan especies cavernícolas, incrementando la diversidad del conjunto.

La acción irregular del oleaje hace que muchas galerías 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. 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 hipógeo normalmente pobre en recursos.

Durante las bajamares muchas cavidades reciben aportes de agua dulce, tanto de las lluvias como procedentes de filtraciones interestratos de múltiples niveles acuíferos que drenan hacia el mar. Algunas localidades presentan incluso arroyos subterráneos de cierto caudal y régimen permanente, los cuales alcanzan las cavidades en zona litoral.

Las pozas, estanques y pequeñas circulaciones de aguas subterráneas encontradas en estas cuevas pueden ser dulces, salobres, marinas y anquihalinas (Stock et al, 1986). La presencia de aguas salobres y mixohalinas resulta de la intermitente inundación de algunas galerías durante las pleamares y tormentas. Los cuerpos de agua son colonizados y pueden contener una fauna acuática que es capaz de lidiar con fuertes variaciones de salinidad y contenidos de oxígeno disuelto. La fauna terrestre y litoral, y el ingreso de materia orgánica procedente del medio continental, constituyen un aporte adicional, que incrementa la diversidad del ecosistema hipógeo. La fauna en zona oscura contiene muchas especies troglófilas, capaces de completar su ciclo de vida en el hábitat hipógeo, incluyendo formas microftalmas y con diversos grados de depigmentación. No obstante, la mayoría de los invertebrados cavernícolas no parecen presentar troglomorfismo, aunque sí adaptaciones especiales para lidiar con las variables condiciones de este dinámico hábitat transicional.

En zonas más alejadas de la línea de costa y a mayor altitud hay cavidades tanto más secas como otras hidrológicamente activas. Aquí faltan las especies estrictamente marinas, estando las biocenosis compuestas por especies dulceacuícolas y terrestres similares a las que pueden presentarse en el karst clásico en caliza. No obstante, hay especies que frecuentan ambos medios y extienden su distribución desde zonas altas hasta el litoral, especialmente numerosas especies acuáticas que habitan en los ríos subterráneos. Muchas de ellas también alcanzan los drenajes subterráneos interceptados por túneles artificiales de captación y travase de aguas, viviendo en ellos.

Entre la fauna de agua dulce hemos encontrado: planarias troglobias *Crenobia anophthalma* (turbelarios Tricladida Planariidae); hirudineos Gnatobdellida; copépodos *Megacyclops* y *Paracyclops* (Cyclopidae); isópodos *Sphaeroma serratum, Sphaeroma hookeri* (Sphaeromatidae), *Jâera ortizi* (Jaeridae), y la especie troglobia *Stenasellus virei* (Stenasellidae); anfípodos troglobios *Niphargus longicaudatus* (Niphargidae) y *Pseudoniphargus vasconiensis* (Hadziidae); anfípodos troglofilos *Echinogammarus berilloni* (Gammaridae); larvas acuáticas de dípteros quironómidos; ninfas acuáticas de odonatos *Aeschna* (Aeschnidae); entre otras.

La fauna terrestre incluye especies troglóxenas y troglófilas comunes en cuevas de la región, otras más raras, y al menos tres especies troglobias. Entre ellas hemos encontrado: oligoquetos Eiseniella tetraedra (Lumbricidae); pequeños caracoles Oxychillus draparnaudi (Zonitidae), Cepaea (Helicidae) y limacos Arion ater (Arionidae); pseudoescorpiones Neobisium maritimum (Neobisiidae); opiliones Ischyropsalis nodifera (Ischyropsalididae), Gyas titanus (Gyantidae); araneidos Meta bourneti, Metellina merianae (Tetragnathidae), Tegenaria inermis (Agelenidae); isópodos terrestres Oniscus asellus (Oniscidae), Porcellio scaber (Porcelionidae); Ligia oceanica (Ligiidae); isópodos troglobios Trichoniscoides cavernicola (Trichoniscidae); quilópodos troglobios Lithobius anophthalmus (Lithobiidae); diplópodos Blaniulus dolfussi (Blaniulidae); colémbolos Anurida maritima (Neanuridae) y la especie troglobia Pseudosinella antennata (Entomobryidae); tysanuros Machiloidea Petrobius maritimus (Machilidae); tricópteros Micropterna fissa (Limnephilidae), lepidópteros Alucita hexadactyla (Alucitidae); odonatos Aeschna (Aeschnidae); dípteros Limnobia nubeculosa (Limnobiidae), Rhymossia fenestralis (Mycetophilidae) y Chironomidae.

Entre los vertebrados hemos hallado: anfibios *Bufo calamita* (Bufonidae); reptiles *Vipera seoanei* (Viperidae); quirópteros *Rhinolophus ferrumequinum, Rh.hipposideros* (Rhinolophidae), *Pipistrellus pipistrellus, P.kuhli* (Vespertilionidae); pequeños roedores *Apodemus sylvaticus* (Muridae); carnívoros *Vulpes vulpes* (Canidae).

La fauna hasta ahora hallada y estudiada comprende 135 taxa cavernícolas (72 de ellas nuevas citas para cuevas de Gipuzkoa) en distintas categorías ecológicas, incluyendo especies troglobias y troglófilas muy especializadas, así como especies marinas no o raramente reportadas para el karst clásico en caliza. Tal vez el aspecto más significativo a destacar es que, si bien las cavidades individuales accesibles son de pequeñas o moderadas dimensiones, en conjunto constituyen un hábitat subterráneo de gran extensión y singulares rasgos, que incluye biotopos anquihalinos y biotopos eutróficos, con una alta diversidad taxonómica y concentraciones locales de un alto número de organismos.

La fauna marina incluye muchas especies troglóxenas; más algunas que son capaces de completar su ciclo vital en el interior de las cavidades en zona oscura (stygófilos), por ejemplo: varios poliquetos errantes, crustáceos mystacocáridos, isópodos, anfípodos, y algunos cirrípedos como los percebes. La mayoría de las especies de agua dulce son troglófilas y algunas de ellas alcanzan y pueden habitar en biotopos anquihalinos en cuevas en la zona litoral. Las formas terrestres son predominantemente troglóxenas y troglófilas. Las especies troglobias hasta ahora halladas comprenden siete especies: tres especies terrestres (de isópodos, quilópodos y colémbolos) y cuatro especies dulceacuícolas (de planarias, crustáceos isópodos y anfípodos). Un listado de las 135 especies halladas durante los muestreos es presentado en la Tabla 1.

Tabla 1. Lista de las especies identificadas, con indicación de su categoría ecológica. Suma 135 taxa (en azul, formas marinas; en violeta formas de agua dulce; en negro, troglóxenos terrestres; en naranja, troglófilos terrestres; en rojo, troglobios y stygobios).

Grupo	Familia o grupo superior	Especie	Categoría ecológica
Porifera Demospongia	Esperiopsidae	Crambe crambe (Schmidt)	Troglóxeno
Porifera Demospongia	Hymeniacidonidae	Hymeniacidon sanguinea (Grant)	Troglóxeno
Cnidaria	Actiniidae	Actinia equina (Linnaeus)	Troglóxeno
Bryozoa	Celleporidae	Cellepora pumicosa (Pallas)	Troglóxeno
Nemertina	Lineidae	Linneus longissimus (Gunnerus)	Troglóxeno
Turbellaria Tricladida	Planariidae	Crenobia anophthalma Mrázek	Stygobio
Annelida Oligochaeta	Lumbricidae	Eiseniella tetraedra (Savigny)	Troglóxeno
Annelida Hirudinea	Herpobdellidae	Herpobdella sp.	Stygófilo
Polychaeta	Terebellidae	Terebella lapidaria Linnaeus	Stygófilo
Polychaeta	Cirratulidae	Cirratulus cirratus (Müller)	Troglóxeno
Polychaeta	Phyllodocidae	Eulalia viridis (Linnaeus)	Troglóxeno
Polychaeta	Syllidae	Syllis amica Quatrefages	Troglóxeno
Polychaeta	Nereididae	Perinereis marionii (Audouin & Milne Edwards)	Stygófilo
Polychaeta	Nereididae	Platynereis dumerilii (Audouin & Milne Edwards)	Stygófilo
Polychaeta	Spionidae	Scolelepis squamata (Müller)	Stygófilo
Polychaeta	Spionidae	Polydora ciliata (Johnston)	Troglóxeno
Polychaeta	Serpulidae	Potamoceros triqueter (Linnaeus)	Troglóxeno
Polychaeta	Serpulidae	Janua (Dexiospira) sp.	Troglóxeno
Polychaeta	Sabellaridae	Sabellaria alveolata Linnaeus	Troglóxeno
Echiuroidea	Bonellidae	Bonellis viridis Rolando	Troglóxeno
Polyplacophora	Chthonidae	Acanthochitona fascicularis (Linnaeus)	Troglóxeno
Bivalvia	Montacutidae	Kurtiella bidentata (Montagu)	Troglóxeno
Bivalvia	Lasaeidae	Lasaea rubra (Montagu)	Troglóxeno
Bivalvia	Mytilidae	Mytilus edulis Linnaeus	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Littorinidae	Thais sp.	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Littorinidae	Littorina neritoides (Linnaeus)	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Littorinidae	Littorina saxatilis (Olivi)	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Trochidae	Gibbula umbilicalis (da Costa)	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Turbinidae	Indeterminados	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Rissoidae	Cingula trifasciata (Adams)	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Muricidae	Nucella lapillus (Linnaeus)	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Patellidae	Patella vulgata Linnaeus	Troglóxeno
Gastropoda Prosobranchia	Patellidae	Patella intermedia Murray	Troglóxeno
Gastropoda Pulmonata	Zonitidae	Oxychillus draparnaudi (Beck)	Troglófilo
Gastropoda Pulmonata	Zonitidae	Retinella incerta (Draparnaud)	Troglófilo
Gastropoda Pulmonata	Arionidae	Arion ater (Linnaeus)	Troglóxeno
Gastropoda Pulmonata	Helicidae	Cepaea nemoralis (Linnaeus)	Troglóxeno
Pseudoescorpiones	Neobisiidae	Neobisium maritimum Leach	Troglófilo
Opiliones .	Ischyropsalididae	Ischyropsalis nodifera Simon	Troglófilo
Opiliones	Gyantidae	Gyas titanus Simon	Troglóxeno
Opiliones	Sclerosomatidae	Leiobonum rotundum Latreille	Troglóxeno
Araneida	Pholcidae	Pholcus phalangioides Fuessly	Troglófilo
Araneida	Linyphiidae	Centromerus sp.	Troglófilo

Araneida	Tetragnathidae	Meta menardi (Latreille)	Troglófilo
Araneida	Tetragnathidae	Meta boumeti Simon	Troglófilo
Araneida	Tetragnathidae	Metellina merianae (Scopoli)	Troglófilo
Araneida	Nesticidae	Nesticus cellulanus Clerck	Troglófilo
Araneida	Agelenidae	Eratigena (Tegenaria) inermis Simon	Troglófilo
Araneida	Agelenidae	Chorizomma subterranea Simon	Troglófilo
Araneida	Araneidae	Araniella cucurbitina (Clerck)	Troglóxeno
Mystacocarida	Derocheilocarididae	Derocheilocaris remanei biscayensis Delamare	Stygófilo
Cladocera	Chydoridae	Chydorus sphaericus (Müller)	Stygófilo
Ostracoda Podocopida	Cypridae	Cypria ophthalmica (Jurine)	Stygófilo
Copepoda Cyclopoida	Cyclopidae	Paracyclops fimbriatus (Rehberg)	Stygófilo
Copepoda Cyclopoida	Cyclopidae	Megacyclops viridis (Jurine)	Stygófilo
Copepoda Cyclopoida	Cyclopidae	Acanthocyclus bisetosus (Fischer)	Stygófilo
Copepoda Cyclopoida	Cyclopidae	Acanthocyclus langidus disjunctus Thalwitz	Stygófilo
Copepoda Harpacticoida	Canthocamptidae	Mesochra lilljeborgi Boeck	Stygófilo
Isopoda	Anthuridae	Cyathura carinata (Kroyer)	Stygófilo
Isopoda	Sphaeromatidae	Dynamene bidentata (Adams)	Stygófilo
Isopoda	Sphaeromatidae	Sphaeroma serratum (Fabricius)	Stygófilo
Isopoda	Sphaeromatidae	Sphaeroma hookeri Leach	Stygófilo
Isopoda	Holognathidae	Cleantis prismatica (Risso)	Stygófilo
Isopoda	Ligiidae	Ligia oceanica (Linnaeus)	Troglófilo
Isopoda	Jaeridae	Jäera ortizi Margalef	Stygófilo
Isopoda	Stenasellidae	Stenasellus virei Dollfus	Stygobio
Isopoda	Trichoniscidae	Trichoniscoides cavernicola Budde-Lund	Troglobio
Isopoda	Oniscidae	Oniscus asellus Linné	-
Isopoda	Porcellionidae		Troglófilo
·	Porcellionidae	Porcelio scaber Latreille Porcelio dilatatus Brandt	Troglófilo
Isopoda			Troglófilo
Amphipoda	Niphargidae	Niphargus (Supraniphargus) longicaudatus (Costa)	Stygobio
Amphipoda	Hadziidae	Pseudoniphargus vasconiensis Notenboom	Stygobio
Amphipoda	Gammaridae	Echinogammarus berilloni Catta	Stygófilo
Amphipoda	Talitridae	Orchestia gammarellus (Pallas)	Troglófilo
Amphipoda	Talitridae	Orchestia cavimana (Heller)	Troglófilo
Amphipoda	Oedicerotidae	Pontocrates arenarius (Bate)	Stygófilo
Amphipoda	Hyalidae	Hyale stebbingi (Chrvreux)	Stygófilo
Amphipoda	Stenothoidae	Stenothoe monoculoides (Montagu)	Stygófilo
Amphipoda	Melitidae	Melita palmata (Montagu)	Stygófilo
Amphipoda	Podoceridae	Podocerus variegatus (Leach)	Stygófilo
Cirripedia	Chthalamidae	Chthalamus stellatus (Poli)	Troglóxeno
Cirripedia	Balanidae	Balanus perforatus Brugière	Troglóxeno
Cirripedia	Balanidae	Semibalanus balanoides Linnaeus	Troglóxeno
Cirripedia	Pollicipedidae	Pollicipes pollicipes (Gmelin)	Stygófilo
Decapoda	Grapsidae	Pachygrapsus marmoratus (Fabricius)	Troglóxeno
Decapoda	Xanthidae	Xantho pillipes (Mine-Edwards)	Troglóxeno
Decapoda	Portunidae	Necora puber Linnaeus	Troglóxeno
Decapoda	Diogenidae	Clibarnarius erythropus (Latreille)	Troglóxeno
Decapoda	Cancridae	Cancer pagurus (Linnaeus)	Troglóxeno

Decapoda	Porcellanidae	Porcellana platycheles (Pennant)	Troglóxeno
Decapoda	Palaemonidae	Palaemon elegans (Rathke)	Troglóxeno
Decapoda	Palaemonidae	Palaemon serratus (Pennant)	Troglóxeno
Diplopoda	Glomeridae	Glomeris marginata Villers	Troglófilo
Diplopoda	Polydesmidae	Polydesmus coriaceus coriaceus Porat	Troglófilo
Diplopoda	lulidae	Mesoiulus cavernarum Verhoeff	Troglófilo
Diplopoda	lulidae	Indeterminado	Troglófilo
Diplopoda	Blaniulidae	Blaniulus dolfussi Bröleman	Troglófilo
Chilopoda	Schendylidae	Hydroschendyla submarina (Grube)	Troglófilo
Chilopoda	Linotaeniidae	Strigamia maritima (Leach)	Troglófilo
Chilopoda	Lithobiidae	Lithobius anophthalmus Matic	Troglobio
Chilopoda	Lithobiidae	Lithobius validus vasconicus Chalande	Troglófilo
Chilopoda	Scutigeridae	Scutigera coleoptrata (Linnaeus)	Troglófilo
Collembola	Neanuridae	Anurida maritima (Guérin-Méneville)	Troglófilo
Collembola	Onychiuridae	Onychiurus sp.	Troglófilo
Collembola	Isotomidae	Isotomiella minor (Schaeffer)	Troglófilo
Collembola	Entomobryidae	Pseudosinella antennata Bonet	Troglobio
Collembola	Tomoceridae	Tomocerus minor Lubbock	Troglófilo
Tysanura Machiloidea	Machilidae	Petrobius maritimus (Leach)	Troglófilo
Tysanura Zygentoma	Lepismatidae	Lepisma saccarina (Linnaeus)	Troglófilo
Odonata	Aeschnidae	Aeschna sp. Ninfas acuáticas e imagos	Troglóxeno
Diptera	Limnobiidae	Limnobia nubeculosa (Meigen)	Troglóxeno
Diptera	Mycetophilidae	Rhymossia fenestralis Meigen	Troglóxeno
Diptera	Culicidae	Culex pipiens L.	Troglóxeno
Diptera	Tipulidae	Tipula oleracea Linnaeus	Troglóxeno
Diptera	Phoridae	Phora pusilla Meigen	Troglóxeno
Diptera	Phoridae	Hypocera flavimana (Meigen)	Troglóxeno
Trichoptera	Limnephilidae	Micropterna fissa McLachlan	Troglóxeno
Lepidoptera	Geometridae	Triphosa dubitata (Linnaeus)	Troglóxeno
Lepidoptera	Noctuidae	Scoliopteryx libatrix (Linnaeus)	Troglóxeno
Lepidoptera	Alucitidae	Alucita hexadactyla Sin	Troglóxeno
Hymenoptera	Formicidae	Lasius niger Linnaeus	Troglóxeno
Coleoptera	Carabidae Trechinae	Trechus fulvus vasconicus Jeannel	Troglófilo
Coleoptera	Staphylinidae	Quedius mesomelinus Marsham	Troglóxeno
Coleoptera	Staphylinidae	Ocypus olens (Müller)	Troglóxeno
Peces	Blennidae	Coryphoblennius galerita Linnaeus	Troglóxeno
Peces	Gobiesocidae	Lepadogaster lepadogaster (Bonnaterre)	Troglóxeno
Amphibia	Bufonidae	Bufo calamita (Laurenti)	Troglóxeno
Reptilia	Viperidae	Vipera seoanei Lataste	Troglóxeno
Insectivora	Soricidae	Crocidura russula (Herman)	Troglóxeno
Chiroptera	Rhinolophidae	Rhinolophus ferrumequinum (Schreber)	Troglóxeno
Chiroptera	Rhinolophidae	Rhinolophus hipposideros (Bechstein)	Troglóxeno
Chiroptera	Vespertilionidae	Pipistrellus pipistrellus (Schreber)	Troglóxeno
	v osporunornuae	producinas prproducinas (contraser)	Trogloxerio
•	Vesnertilionidae	Pinistrellus kuhli (Kuhl)	Trodlóveno
Chiroptera Rodentia	Vespertilionidae Muridae	Pipistrellus kuhli (Kuhl) Apodemus sylvaticus (Linnaeus)	Troglóxeno Troglóxeno

Con respecto a la diversidad de los taxa identificados, destacan por grandes grupos taxonómicos los siguientes: crustáceos (con 42 especies, con predominio de los isópodos y anfípodos), moluscos (17 especies), arácnidos (13 especies) y poliquetos (11 especies). Los vertebrados comprenden 11 especies e incluyen dos especies de peces y cuatro de quirópteros.

Con respecto a las categorías ecológicas, 68 especies son troglóxenas, 60 troglófilas y siete troglobias. Probablemente pueda haber muchas más especies troglófilas, pero sólo hemos incluido en esta categoría a las que hemos comprobado que completan su ciclo vital en zona oscura en el interior de las cuevas.

Muchas especies que habitan en pozas y oquedades en la rasa mareal, así como en medios creviculares y cuevas submarinas, pueden penetrar -ocasional o regularmente- en las cuevas litorales. Son comunes y fáciles de observar isópodos terrestres (*Ligia oceanica*) y tysanuros *Petrobius maritimus* (Machilidae), así como numerosas especies marinas, destacando por su abundancia los poliquetos, crustáceos decápodos, isópodos, anfípodos, cirrípedos (percebes *Pollicipes*, dientes de perro *Balanus*), junto a una variada representación de moluscos y tapices de algas (Galán, 2001, 2013, 2020). Lo curioso en este caso es que muchos de los invertebrados marinos que habitan en zona oscura en las cuevas se desenvuelven sin problemas, pero sin presentar adaptaciones especiales troglomorfas. Probablemente ello es debido, en unos casos, a que su tipo de alimentación es semiautomática, como la de muchos organismos filtradores sésiles, u otros que realizan un pastoreo poco selectivo sobre los tapices de algas y detritos. En todo caso, los artrópodos más móviles (tal como isópodos, tysanuros, colémbolos, poliquetos y quilópodos predadores) sin duda cuentan con mecanismos táctiles y sentidos químicos que les permiten orientarse y desenvolverse en medios oscuros. Aspecto éste que comparten con muchas formas thalasso-stygobias que habitan en medios creviculares e intersticiales marinos y submarinos.

La monografía sobre fauna hipógea de Gipuzkoa (Galán, 1993) citaba 348 especies animales. El karst en arenisca aporta 72 especies adicionales. Por su parte los estudios recientes de cuevas en caliza han aportado algo más de 80 nuevas especies. Por lo que, actualmente, el conjunto suma 500 especies cavernícolas para Gipuzkoa (120 de ellas troglobias).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Ha sido señalado que la mayoría de las cuevas halladas en arenisca de la Formación Jaizkibel son de moderadas dimensiones. Predominan en número las cuevas de recubrimiento e interestratos en zona litoral y parte baja de la supralitoral. Muchas de ellas están en continuidad con extensas redes de mesocavernas. Las limitaciones para la espeleogénesis vienen dadas por la naturaleza de la serie flysch, donde las zonas con estratos de arenisca de cierto espesor presentan intercalaciones de estratos delgados de lutitas y margas, lo que propicia la fragmentación de la arenisca y la destrucción y desmantelamiento de cavidades previamente formadas. No obstante, se trata de un medio hipógeo extenso, diferenciado del MSS y distinto al ambiente hipógeo típico del karst clásico en caliza. La composición de las biocenosis halladas en estas cavidades es compleja, con una yuxtaposición de elementos de distinta procedencia (que gradan desde hábitats marinos hasta otros continentales, acuáticos y terrestres).

Las especies troglobias hasta ahora halladas son escasas y comprenden formas terrestres de isópodos, quilópodos y colémbolos, y formas dulceacuícolas, de turbellarios, isópodos y anfípodos, para un total de siete taxa distintos. Las especies troglófilas y troglóxenas están igualmente representadas y comprenden un amplio elenco de especies marinas y litorales. Algunos taxa de poliquetos, isópodos, anfípodos terrestres, quilópodos, pseudoescorpiones y colémbolos, poseen incipientes grados de troglomorfismo (leve reducción ocular y/o depigmentación).

La mayoría de las cuevas de recubrimiento en arenisca se presentan entre y bajo rellenos de bloques de gran tamaño, en zona litoral, y algunas de ellas pueden contener 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 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, 2010; Glynne-Williams & Hobarts, 1952). Pero también puede desempeñar un papel semejante para invertebrados troglobios terrestres de algunos grupos zoológicos, tales como isópodos terrestres, anfípodos talítridos, quilópodos, tysanuros y colémbolos.

El medio hipógeo en zona litoral ha sido citado 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 (Chthoniidae) evolucionaron a partir de especies halofílicas litorales (Harvey, 1989). Por lo que la evolución de algunos taxa troglobios a partir de ancestros litorales es la explicación más parsimoniosa de este hecho.

Varias especies marinas de grupos tales como poliquetos, equiuroideos, mystacocáridos, isópodos y anfípodos son citados por primera vez para ambientes de cuevas. Tratándose además en este caso de un karts en arenisca en zona litoral.

Podemos concluir que el hábitat hipógeo de las cuevas en arenisca de la Formación Jaizkibel encierra un alto potencial evolutivo para generar especies cavernícolas terrestres en diversos grupos zoológicos, tales como isópodos terrestres, anfípodos talítridos, quilópodos, tysanuros y colémbolos. Además de los casos conocidos para fauna stygobia, de crustáceos mystacocáridos, copépodos, isópodos y anfípodos (Galán & Nieto, 2016). Y ello abre un amplio campo para seguir avanzando en la exploración e investigación científica de estas curiosas cavidades y fenómenos.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del Dpto. de Espeleología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi (SCA) que nos acompañaron en las prospecciones biológicas en cuevas en la arenisca de la Formación Jaizkibel, en especial a Marian Nieto, Daniel Arrieta, Juliane Forstner, Agustín Gozategi, Iñigo Herraiz, y Carolina Vera Martin. A dos revisores anónimos de la SCA y Biosphere Consultancies (United Kingdom) por la revisión crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

BIBLIOGRAFIA

- Campos, J. 1979. Estudio geológico del Pirineo vasco al W del río Bidasoa. Munibe, S.C.Aranzadi, 31(1-2): 3-139.
- 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. 2001. Primeros datos sobre el Medio Subterráneo Superficial y otros habitats subterráneos transicionales en el País Vasco. Munibe Cienc.Nat., 51: 67-78.
- Galán, C. 2010. Evolución de la fauna cavernícola: mecanismos y procesos que explican el origen de las especies troglobias. Página web: aranzadi.sciences.org, archivo PDF: 31 pp.
- 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. 2023. Actualización de datos sobre las mayores cavidades exploradas en arenisca de la Formación Jaizkibel (País Vasco). Publ. Dpto. Espeleo. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 20 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.
- Galán, C. & A. Gozategi 2022. Fauna hipógea litoral y marina en cavidades en arenisca en la punta de Usotaita (Formación Jaizkibel, monte Ulía, San Sebastián). Publ. Dpto. Espeleo. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 38 pp.
- Galán, C. & M. Nieto. 2016. Crustacea Mystacocarida y Copepoda en cavidades en arenisca en el Rincón del Búho (monte Ulía, Donosti, País Vasco). Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C. & C. Vera Martin. 2010. Espeleotemas de cuarzo y silicatos de hierro y aluminio, en una cueva hidrológicamente activa en arenisca de Jaizkibel: Descripción general de la cavidad y caracterización por espectroscopía Raman y difracción de rayos X (DRX). Pag web aranzadisciences.org, Archivo PDF, 12 pp.
- Galán, C. & C. Vera Martin. 2010. Espeleotemas de magnetita, hematita, yeso, ópalo-A y otros minerales secundarios en una cueva del pseudokarst de Jaizkibel: Caracterización por espectroscopía Raman, difracción de rayos X (DRX) y espectrometría por dispersión de energía (EDS). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 16 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 Fomación Jaizkibel: Tanbo 2. Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C.; I. Herraiz & M. Nieto. 2020. Fauna cavernícola en una sima con biotopos anquihalinos en el litoral de Ulía (arenisca de la Formación Jaizkibel, País Vasco). Publ. Dpto. Espeleo. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 42 pp.
- 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. 1986. The tropical cave environment and the evolution of troglobites. Com. 9° Congr. Internat. Espeleol., Barcelona, pp: 153-155.
- Glynne-Williams, J. & J. Hobarts. 1952. Studies on the crevice fauna of a selected shore in Anglesey. Proc. Zool. Soc. London, 122: 797-824.
- 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.
- Mutti, E. 1985. Turbidite systems and their relations to depositional sequences. In: Provenance from arenitas. Proceeding Nato-Asi meeting, Cetrazo-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.
- Rosell, J. 1988. Ensayo de síntesis del Eoceno sudpirenaico: El fenómeno turbidítico. Rev. Soc. Geol. España, Márgenes continentales de la Península Ibérica, Vol. 1 (3-4): 357-364.
- Stock, J.; T. Illiffe & D. Williams. 1986. The concept of "Anchialine" reconsidered. Stygologia, 2 (1-2): 90-92.
- Van Vliet, A. 1982. Submarine fans and associated deposits in the Lower Tertiary of Guipúzcoa (Northern Spain). Thesis Doct. Univ. Utrecht, Netherlands, 180 pp.