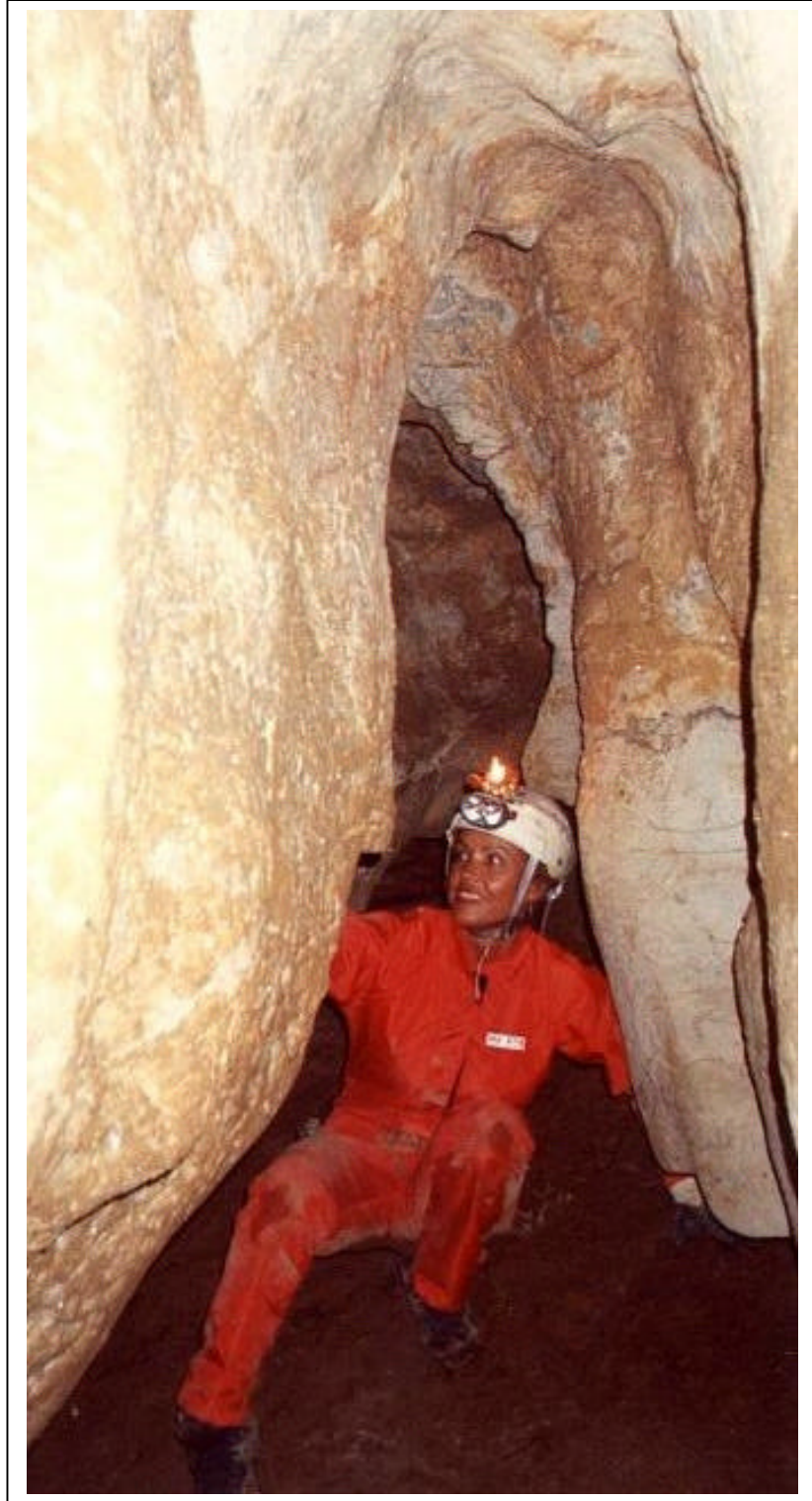


Biodiversidad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco.

Biodiversity, change and evolution of the cave fauna in the Basque Country.



Carlos Galán.
Sociedad de Ciencias Aranzadi.
Diciembre 2002.

Biodiversidad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco.

Biodiversity, change and evolution of the cave fauna in the Basque Country.

Carlos GALAN.

Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Alto de Zorroaga. 20014 San Sebastián - Spain.

E-mail: cegalham@yahoo.es

(Diciembre 2002)

RESUMEN

La fauna cavernícola de Gipuzkoa (País Vasco) es muy diversa y contiene 102 taxa troglobios. Se describe el troglomorfismo de estos taxa y su variación en distintos grupos zoológicos. Se analizan los cambios morfológicos encontrándose numerosos casos de hiper morfosis, aceleración, cambios alométricos y heterocrónicos, progénesis y neotenia. Los cambios no son simples, sino que están combinados de diferentes modos, resultando una evolución en mosaico. El cambio alométrico y heterocrónico se relaciona a su vez con cambios en los patrones de desarrollo y en la estrategia de vida. Esto es explicado por conservatismo y fuerte integración en los programas de desarrollo. El troglomorfismo se muestra así como un proceso epigenético, donde el cambio heterocrónico representa el extremo del cambio evolutivo coordinado.

Se analiza de modo comparado el troglomorfismo en formas tropicales. La semejanza de procesos y la presencia simultánea de formas relictas y no-relictuales, tanto en zona tropical como templada, permiten interpretar la evolución troglobia de un modo diferente al postulado por la teoría bioespeleológica clásica. Al analizar el contexto adaptativo de las innovaciones evolutivas, se demuestra que la evolución troglobia es una adaptación al ambiente profundo de las cuevas ("deep cave" environment), modulado por una activa colonización y por procesos de especiación no-alopátricos. Se discute y cuestiona el papel atribuido al glaciario y al aislamiento pasivo por la teoría clásica. La convergencia de caracteres en troglobios de diferentes grupos zoológicos es entonces explicada por la respuesta de los organismos a las similares y fuertes presiones selectivas de un habitat extremo, extenso y adverso. Los ejemplos de ecología evolutiva aportados por los cavernícolas permiten respaldar algunas ideas y cuestionar otras en los campos de la genética y la macroevolución.

Palabras clave: Bioespeleología, fauna cavernícola, cambio morfológico, neotenia, troglomorfismo, evolución, procesos alométricos y heterocrónicos, patrones de desarrollo, integración del desarrollo, adversidad, ecología.

ABSTRACT

Guipuzcoan cave fauna (Basque Country) contains 102 troglobites taxa whose troglomorphism and variation is described in different zoological groups. The analysis of morphological changes has revealed numerous cases of hypermorphosis, acceleration, allometric and heterochronic changes, progenesis and neoteny. These changes are not simple, but they are combined in different ways, leading to mosaic evolution. The allometric and heterochronic change is associated with changes in the patterns of development and in the strategy of life. This is explained by conservatism and by strong integration in developmental programs. Thus, troglomorphism is shown as an epigenetical process, in which heterochronic change represents the extreme of coordinated evolutive change.

Troglomorphism is analyzed in a comparative way in tropical troglobites. The similarity in processes and the simultaneous presence of relict and non-relictual species, as much in tropical as in temperate areas, allow to interpret troglobite evolution in a completely different way to the one postulated by the classical biospeleological theory. The analysis of the adaptive context in evolutionary innovations, shows that troglobite evolution is an adaptation to the deep cave environment, modulated by an active colonization and by non-allopatric processes of speciation. The role attributed to the glaciariism and to the passive isolation according to the classical theory is still discussed and questioned. The convergence of characters into troglobites of different zoological groups is therefore explained by the response of the organisms to similar and strong selective pressures in an extreme, extense and adverse habitat. The examples of evolutionary ecology provided by the cave-fauna lead to support some ideas and question others in the fields of genetics and macroevolution.

Key words: Biospeleology, cave-fauna, morphological change, neoteny, evolution, allometric and heterochronic process, patterns of development, developmental integration, adversity, ecology.

INTRODUCCION

Las hipótesis clásicas que han sustentado el conocimiento teórico de la Bioespeleología (VANDEL, 1965; BARR, 1968) se han basado en ejemplos incompletos de zonas templadas. La evolución de la fauna cavernícola en tales hipótesis presupone la especiación alopátrica por aislamiento pasivo, actuando las cavernas como habitat-refugio ante los cambios climáticos de superficie.

En términos biogeográficos los troglobios de zonas templadas eran considerados relictos y su evolución cavernícola se consideraba comandada por los grandes cambios climáticos del glaciario Plio-Pleistoceno. Se pensaba que era necesaria la eliminación de poblaciones de superficie para aislar a los cavernícolas estrictos y permitir su ulterior evolución troglobia. En esta visión está implícita la idea de que la especiación y evolución de la fauna cavernícola ocurren alopátricamente. Las ideas -fuertemente predominantes- de MAYR (1963, 1983) sobre la alopatria como modo cuasi-único de especiación, contribuyeron a reforzar esta visión y muchos bioespeleólogos pensaban que la especiación no era posible en presencia de flujo de genes. En el plano morfológico, se postulaba una lenta formación de los peculiares caracteres fenotípicos de los troglobios, a partir de formas pre-adaptadas de gran antigüedad filética. Del mismo modo se pensaba que el troglomorfismo requería grandes cambios genéticos y ello sólo podía proceder a través de una larga evolución en el medio hipógeo.

Datos obtenidos durante las últimas décadas sobre fauna cavernícola tropical, cavernícolas en jóvenes cuevas de lava y organismos de habitats transicionales, han modificado profundamente las concepciones tradicionales sobre la evolución de la fauna cavernícola (HOWARTH, 1983, 1991; DANIELOPOL & ROUCH, 1991; GALAN, 1982, 1995; GALAN & HERRERA, 1998; CHAPMAN, 1986; ILIFFE, 1990). Estudios eco-fisiológicos, genéticos y etológicos, tanto en zonas templadas como tropicales, han aportado a su vez clarificadora información (WILKENS, 1988; KANE & CULVER, 1991; MATHIEU & TURQUIN, 1992). La mayor novedad ha consistido en el descubrimiento de numerosas formas troglobias en medio tropical, en litologías no-kársticas (como cuevas lávicas) y en nuevos habitats recientemente definidos (medio anchihalino de los blue-holes, MSS, crevicular-edáfico en selva tropical, crevicular de bloques disgregados en materiales lávicos).

Otra importante novedad ha consistido en que muchos cavernícolas tropicales son claramente no-relictuales (CHAPMAN, 1986; PECK, 1990; GALAN, 1995). A diferencia de lo que ocurre en zonas templadas, muchos troglobios tropicales tienen parientes epígeos, no-troglomorfos, taxonómicamente próximos, a veces co-habitando en la misma cueva (GALAN, 1982; RODRIGUEZ & BOSQUE, 1990; KANE & CULVER, 1992). Ejemplos de cuevas lávicas y anchihalinas han podido demostrar una escasa antigüedad del habitat, lo que confirma sin lugar a dudas que la evolución troglobia puede ser un proceso rápido en el tiempo (ILIFFE, 1990; HOWARTH, 1991).

Paralelamente la investigación en el campo evolutivo en las últimas décadas ha mostrado que los modos de especiación simpátrico y parapátrico no sólo son posibles, sino que son ampliamente predominantes en la Naturaleza en los grupos zoológicos que comprenden el mayor número de especies (BUSH, 1975, 1994; OTTE & ENDLER, 1989; KONDRASHOV & MINA, 1986; GALIANA et al., 1993).

En la teoría clásica sobre especiación el flujo de genes y la integridad genética de las especies jugaban un papel central. Teóricamente se presumía que el flujo de genes era efectivo sobre un área de distribución más o menos equivalente a la de la especie. En consecuencia, la especiación sólo era posible si algún factor interrumpía dicho flujo de genes (de aquí el concepto de especiación alopátrica, por simple separación espacial). Autores como GRANT (1981) y LINDER (1985) han abandonado incluso la asunción de que un efectivo flujo de genes ocurre sobre el área total de distribución de la especie, aunque mantienen el concepto de aislamiento reproductivo. La teoría clásica también ha sido severamente criticada por EHRLICH & RAVEN (1969), BRADSHAW (1972), RAVEN (1980) y otros botánicos, ya que éstos encontraban que el flujo de genes en plantas era espacialmente muy limitado. Esto ha conducido a la sugerencia de que las especies y la especiación son esencialmente consecuencia de la adaptación de las poblaciones a sus condiciones ecológicas, constreñidas únicamente por la herencia genética de la población. El flujo de genes sólo es importante a nivel de las poblaciones, y es ampliamente irrelevante para entender la especiación. La ecología comparada de las especies emerge como un factor más importante que las diversas formas de aislamiento.

HOWARTH (1986, 1993), CHAPMAN (1986), y GALAN (1993, 1995), entre otros, han mostrado que la especiación en cavernícolas ocurre simpátrica o parapátricamente, y que la alopatria en muchos casos es un resultado posterior que afecta a la distribución, pero no al mecanismo de especiación ni a la especialización troglobia. Una visión similar está emergiendo para la fauna acuática subterránea (ROUCH & DANIELOPOL, 1987; YAGER, 1987; KANE & CULVER, 1992). Datos genéticos y de ecología evolutiva han sido integrados con los hallazgos bioespeleológicos más recientes, demostrando que los modos de especiación no-alopátricos (en presencia de flujo de genes) son predominantes entre los cavernícolas y que su evolución está básicamente comandada por una activa colonización del medio hipógeo (GALAN & HERRERA, 1998). Este habitat no es uniforme, sino que se caracteriza por un gradiente de adversidad creciente, cuestionando otra importante idea clásica en Bioespeleología, la idea del habitat hipógeo como entidad única y homogénea. Ha sido así postulada una nueva zonación hipógea, redefiniendo en base a ella y a los caracteres fenotípicos de los cavernícolas la clasificación ecológica clásica del sistema Schiner-Racovitza (RACOVITZA, 1907; VANDEL, 1965). En ella, tanto los troglófilos como los troglobios son formas adaptadas a la vida en las cavernas, sólo que de distinto modo y a distintos ambientes, y ambos pueden estar restringidos a cuevas. La evolución troglobia se produce en el ambiente profundo ("deep cave" environment), predominantemente compuesto por mesocavernas (HOWARTH, 1983) y caracterizado por su adversidad extrema.

Un aspecto que introduce dudas entre los investigadores -aún fuertemente influidos por la teoría clásica- reside en la evidente y curiosa morfología de los cavernícolas. Sus extrañas formas y caracteres -en comparación con los epígeos- son adaptaciones y están en

concordancia con la vida en las cavernas. Pero, aún aceptando la evidencia actual de que la evolución cavernícola puede ocurrir en poco tiempo y por modos no-alopátricos, resulta difícil entender cómo cambios tan grandes puedan proceder sin implicar innumerables y complejos cambios genéticos, que al parecer requerirían la intervención de mucho tiempo.

El objeto del presente trabajo es el de aportar nuevos datos y despejar esas dudas. Para ello se analiza el cambio morfológico ocurrido en la evolución de los cavernícolas en zona templada, tomando como referente la fauna troglobia de la región vasca en general y estudiando en detalle su núcleo central, constituido por ejemplos de taxa troglomorfos guipuzkoanos. El estudio muestra que existen numerosos casos de cambios alométricos y heterocrónicos, paedomorfosis y neotenia, relacionados a su vez con cambios en los patrones de desarrollo asociados a la estrategia de vida. El troglomorfismo resulta así un proceso epigenético, donde el cambio heterocrónico representa el extremo del cambio evolutivo coordinado. Se demuestra que éste puede ser logrado a través de cambios genéticos relativamente sencillos y rápidos.

Para demostrar que los ejemplos analizados no son un fenómeno local o particular, se analiza a continuación el contexto adaptativo de las innovaciones evolutivas, tanto en zona tropical como templada. Los datos y ejemplos aportados -sobre muy diversas taxa de cavernícolas templados y tropicales- muestran que la adaptación a las condiciones de adversidad del habitat hipógeo producen cambios genéticos que alteran la fisiología, el metabolismo, la regulación bioquímica y los patrones de desarrollo, produciendo a su vez cambios en los fenotipos.

Los datos presentados demuestran que el troglomorfismo constituye un proceso integrado de respuesta de los organismos a las condiciones de adversidad. Cambios genotípicos sencillos y cambios fenotípicos fuertemente integrados permiten explicar la construcción de nuevos caracteres, la reducción de estructuras, y el sorprendente alto grado de convergencia que presentan los troglobios de diferentes grupos zoológicos y de diferentes regiones del globo. Los ejemplos de neotenia constituyen en este sentido el extremo de la divergencia macroevolutiva y del cambio rápido. La evolución de los cavernícolas suministra así excelentes ejemplos de prueba que conectan la micro y la macroevolución, y que deben haber operado en la historia evolutiva general para permitir la adaptación de los organismos a nuevos ambientes y el surgimiento de taxa superiores.

MATERIAL Y METODOS

Se analiza en primer lugar el troglomorfismo en una gran variedad de representantes de la fauna troglobia de cuevas de Gipuzkoa; 102 taxa son considerados en los análisis. El trabajo se basa en el exámen microscópico de ejemplares de dichos taxa existentes en la Colección de Biospeleología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi; también incluye datos sobre su biología y ecología. Las conclusiones extraídas ejemplifican los casos más típicos de zona templada. Estos datos son puestos en relación con hechos evolutivos generales, explicándose especialmente su conexión con procesos alométricos y heterocrónicos.

En segundo lugar se establece los vínculos que ligan dichos caracteres y procesos con la morfogénesis, formación de patrones y mecanismos integrados de desarrollo. Se trata de diferenciar en lo posible las implicaciones que tienen una base genética y las que son consecuencia de los propios procesos integrados de desarrollo. La exposición de resultados requiere hacer referencia, repetidas veces, a conceptos evolutivos generales, ya que los mecanismos y procesos involucrados en la evolución de los cavernícolas no son un caso aparte que escape al cuerpo general de la teoría evolutiva.

En tercer lugar se emprende el análisis comparado del troglomorfismo en zonas templadas y tropicales. Los ejemplos examinan especialmente casos ilustrativos de taxa cavernícolas de Brasil y Venezuela, que el autor ha estudiado directamente (GALAN, 1995, 1996). Un énfasis particular es puesto en el análisis de formas relictas y no-relictuales. Igualmente se trata de mostrar que muchos procesos actualmente observables en cavernícolas tropicales -y las hipótesis teóricas derivadas de su estudio- pueden ser extrapolados a condiciones que existían en el pasado en zonas templadas. Esta parte termina con la formulación de una hipótesis comprensiva global.

Por último se analiza el contexto adaptativo de las innovaciones evolutivas. Se destaca la relación entre eventos microevolutivos en cavernícolas y el cambio macroevolutivo, aportando a la teoría evolutiva general datos biológicos esclarecedores. Se enfatiza el papel que juegan el stress ambiental y las condiciones adversas en relación con el cambio morfológico y la adaptación de los organismos. La metodología utilizada incluye la descripción, deducción, formulación, prueba y demostración de hipótesis y modelos, el análisis comparado y la síntesis comprensiva. El trabajo, necesariamente extenso, aborda infinidad de aspectos inter-relacionados y la trama teórica que los sustenta.

RESULTADOS

TROGLOMORFISMO

Lo más sorprendente de la fauna troglobia es el alto grado de convergencia de caracteres anatómicos, fisiológicos y comportamentales, que repetidamente presentan los cavernícolas estrictos (= troglobios) de las más diversas regiones y de distintos

grupos zoológicos, y que han recibido el nombre de troglomorfismo.

Anatómicamente, los más frecuentes son: reducción y atrofia del aparato ocular, adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación melánica, elongación del cuerpo y apéndices, reducción o atrofia de alas y otros apéndices con reducción de su capacidad de dispersión o de natación, multiplicación y optimización de la dotación sensorial no-óptica, como quimiorreceptores, higrorreceptores y mecanorreceptores. Fisiológicamente es común una tasa metabólica reducida, bajo consumo de oxígeno por unidad de tiempo, hábitos alimentarios polívoros y resistencia al ayuno, menor número de huevos de mayor tamaño, etapas larvales contraídas, más lento desarrollo embrionario, mayor longevidad y deriva de la estructura poblacional hacia los adultos. Etológicamente puede constatar una pérdida de los ritmos internos más comunes (como el ritmo circadiano), vida más pausada con frecuentes períodos de letargo, menor agresividad y menores reacciones de escape. Como estrategia de vida desde un punto de vista reproductivo existe en los troglobios la tendencia a pasar de una estrategia de la r (oportunistas, con gran flujo de energía a través de su biomasa) a una estrategia de la K (especialistas, altamente eficientes, capaces de mantener su biomasa con un moderado flujo de energía), y más precisamente a una estrategia de la A (estrategia de adversidad, apta para desenvolverse en un medio severo, extenso y de escasos recursos) (GREENSLADE, 1983; GALAN, 1993). En este sentido existe un claro paralelismo entre la fauna cavernícola y la fauna abisal marina. No deja de ser curioso que en el mar, donde el medio es un continuum con gradientes pero no con estrictas, ningún investigador ha sugerido que la especialización de la fauna abisal ocurra alopátricamente, mientras que numerosos modelos clásicos para explicar la evolución cavernícola invariablemente han recurrido a la alopatría.

De momento, queremos dejar establecido que el troglomorfismo no sólo involucra caracteres anatómicos, sino también fisiológicos y de estrategia de vida, incluyendo a veces grandes cambios en los modelos funcionales. Los caracteres más rápidamente visualizables en los troglobios residen en su morfología estilizada, de largos apéndices articulados, que a menudo les otorga un aspecto de módulo lunar o de vehículo de exploración inter-galáctico (la reducción y pérdida de ojos y pigmentación es variable y puede también presentarse en organismos de otros medios, como el edáfico o el intersticial). Este "diseño estructural", dotado de múltiples sensores, parece francamente adecuado para favorecer la exploración, comunicación y búsqueda de recursos en un medio inhóspito (Figura 1). Consideraremos a continuación sus variaciones.

CARACTERES TROGLOMORFOS EN CAVERNÍCOLAS GUIPUZCOANOS

La fauna cavernícola de Gipuzkoa (País Vasco) posee una elevada biodiversidad e incluye 102 taxa troglobios (de 34 familias distintas): 78 troglobios terrestres y 24 troglobios acuáticos o stygobios. Salvo algunos raros no-artrópodos, como turbelarios triclárida (Planariidae), oligoquetos limícolas (Haplotaxidae), o moluscos gasterópodos (Ellobiidae), la inmensa mayoría de los troglobios son artrópodos, pertenecientes a las siguientes clases y órdenes: Arachnida (Pseudoscorpiones y Opiliones), Crustacea (Copepoda, Syncarida, Isopoda y Amphipoda), Diplopoda, Chilopoda, Apterygota (Collembola y Diplura), y Pterygota (coleópteros Carabidae, Cholevidae y Pselaphidae). En todos ellos se presenta la depigmentación y atrofia ocular, con la consiguiente anoftalmia, y cambios fisiológicos y metabólicos acordes con una estrategia de la A. Expondremos las principales peculiaridades de los troglobios en cada grupo, destacando las morfológicas de modo comparado con las de sus más próximos relativos, sean epígeos o transicionales (como formas del edáfico o del intersticial), ya que en algunos casos caracteres como la depigmentación o anoftalmia ya se presentan en los ancestros y relativos de sus respectivos linajes. Información ecológica, biológica y biogeográfica más extensa puede consultarse en GALAN (1993).

1. No-Arthropoda.

Las formas troglobias incluyen a la planaria dulceacuícola *Crenobia anophthalma* (familia Planariidae), el oligoqueto acuático *Haplotaxis navarrensis* (Haplotaxidae), y gasterópodos pulmonados *Zospeum bellesi* y *Zospeum suarezi* (Ellobiidae); tal vez pudiera incluirse también *Cecilioides acicula* (Ferussacidae) y algunas especies de *Oxychilus* (Zonitidae), como *O. arcasianus*, *O. cellarius*, *O. drapanaurdi*, *O. helveticus cantabricus*, y *O. lucidus*, las cuales presentan grados incipientes de troglobización, principalmente fisiológicos. La morfología externa de todas las formas citadas difiere poco de la de sus epígeos relativos.

Crenobia anophthalma ha sido considerada una variedad polifaringea de *C. alpina*, de posición sistemática incierta. Pero, mientras *C. alpina* es oculada y pigmentada, *C. anophthalma* es estrictamente hipógea, depigmentada y sin ojos. GOURBAULT (1972) ha señalado que comparativamente posee un período embrionario más largo, crecimiento más lento, longevidad más elevada y tasa metabólica reducida, con intensidad respiratoria 4 a 7 veces más baja que en formas epígeas próximas. También es frecuente una talla reducida, pero este carácter es muy variable ya que la talla en planarias parece depender y variar según la cantidad de alimento disponible.

Haplotaxis navarrensis es una forma troglobia ciega y depigmentada, con período de crecimiento más largo, retardo en alcanzar la madurez sexual, y capacidad de resistir condiciones adversas de desecación en gours y pequeñas charcas de las cuevas mediante la

construcción de celdas en la arcilla del fondo.

Los caracoles *Zospeum* son estrictamente cavernícolas, depigmentados, anoftalmos y de talla muy pequeña (1 á 2 mm), con adaptaciones fisiológicas y metabólicas en su alimentación y reproducción. En otras formas de caracoles con troglomorfo incipiente, como *Cecilioides acicula*, la puesta de huevos es reducida en número (10 huevos), y son puestos de uno en uno, separados por grandes intervalos de tiempo. En los *Oxychilus*, las formas cavernícolas han desarrollado hábitos alimentarios polífagos y carnívoros (sus relativos epígeos son fitófagos), pudiendo utilizar restos orgánicos en el guano o predando sobre lepidópteros vivos de la asociación parietal; ello ha implicado cambios a nivel enzimático en el funcionamiento de su estómago y hepatopáncreas, como altos niveles de quitinasa.

2. Arachnida.

Los arácnidos comprenden una variada representación de Pseudoscorpiones y Opiliones troglobios y neo-troglobios (= troglobios poco modificados anatómicamente, en proceso de troglobización). Los primeros incluyen a *Chthonius* (*Ephippiochthonius distinguendus* (de la familia Chthoniidae) y numerosas especies de *Neobisium* del subgénero *Blothrus* (familia Neobisiidae): *Neobisium* (*Blothrus*) *breuili*, *N.cantabricus*, *N.hypogeus*, *N.navaricum*, *N.nonidezi*, *N.robustum*, *N.tenuipalpe*, *N.vasconicum*. Los opiliones incluyen a *Peltonychia navarica* (del suborden Laniatores, familia Travuniidae), e *Ischyropsalis dispar*, *I.magdaleneae*, e *I.espagnoli* (del suborden Palpatores, familia Ischyropsalidae). En ambas familias hay formas troglófilas menos modificadas, como *Peltonychia clavigera*, *P.piochardi*, e *Ischyropsalis nodifera*, *I.superba*, e *I.helwiggi*.

Los pseudoscorpiones citados son todos estrictamente cavernícolas, depigmentados y sin ojos. En *Chthonius* la talla es pequeña (1,6 mm) y se considera que los miembros cavernícolas de este género son troglobios recientes, poco modificados; sin embargo *Ch.distinguendus* es una forma comparativamente estilizada y de apéndices elongados. Los *Neobisium* son mucho más troglomorfos; en primer lugar, son gigantes en su grupo, alcanzando una talla de 5 mm; los apéndices son muy elongados, particularmente los pedipalpos, que llegan a tener casi el doble de la longitud del cuerpo y pueden considerarse un notable ejemplo de hipermorfo; los tegumentos, muy adelgazados y depigmentados, son casi transparentes, excepto en las zonas más quitinizadas, como la pinza prensora del extremo de los pedipalpos.

En los opiliones las modificaciones son menores. El cuerpo mantiene una forma comparativamente normal, y los apéndices sólo son relativamente elongados, ya que la elongación de los apéndices es común en el grupo, globalmente. Las especies de *Peltonychia* son de pequeño tamaño (2 mm) y próximas entre sí. La despigmentación varía desde tonos amarillentos en *P.clavigera* hasta una depigmentación casi total en *P.navarica*. Los ojos están presentes y sólo son variablemente reducidos, siendo igualmente mayor la reducción ocular en *P.navarica*. Las especies de *Ischyropsalis* son de talla grande y pigmentación negra, pero presentan procesos de neotenia que afectan a la esclerotización de los terguitos abdominales y poseen quelíceros robustos y de enorme desarrollo, más largos que la longitud del cuerpo. Las extremidades locomotoras y los quelíceros muestran una variable elongación y estilización, y lo mismo ocurre con la reducción y atrofia ocular, que es máxima en las formas troglóbicas, particularmente en *I.dispar*.

Entre los arácnidos han sido considerados también troglobios poco modificados cuatro especies de araneidos: *Blaniargus cupidon* (de la familia Erigonidae), y *Centromerus microps*, *Troglohyphantes allaudi*, y *Leptyphantes cavicola* (todas ellas de la familia Linyphiidae). Sus respectivos linajes comprenden sobretodo formas troglófilas y en las especies citadas el troglomorfo es muy poco acentuado (escasa regresión ocular, depigmentación y alargamiento de los apéndices). Su adscripción a la categoría de troglobios se ha basado más bien en que sólo son conocidos de cuevas, pero este criterio -válido según la teoría clásica- es cuestionado en la actualidad, ya que se conocen troglófilos restringidos a cuevas y troglobios presentes también en medios transicionales (como el MSS o el intersticial); actualmente se distinguen los troglófilos de los troglobios por su grado de troglomorfo y biotopo en el que habitan, siendo los troglófilos habitantes del ambiente superficial e intermedio, y los troglobios del ambiente profundo. Según nuestra observación, las especies citadas no completan su ciclo vital en el ambiente profundo, y se encuentran de preferencia en el ambiente intermedio en zonas próximas a la entrada, probablemente debido a que su alimento habitual (los insectos troglógenos) sólo son abundantes en esta zona. Por ello, a efectos de este trabajo, no son considerados elementos modificados para la vida en el ambiente profundo de las cuevas, que es lo que caracteriza a la categoría de los troglobios.

3. Crustacea.

Las formas troglóbicas guipuzcoanas se presentan en cinco órdenes distintos: Cyclopoida, Harpacticoida, Bathynellacea, Isopoda y Amphipoda.

Los copépodos Cyclopoida troglobios incluyen los siguientes taxa: *Graeteriella unisetiger*, *Speocyclops sebastianus* y *Speocyclops spelaeus*, todos ellos de la familia Cyclopidae. Todas ellas son formas diminutas (0,3 á 0,5 mm), con simplificaciones y reducciones estructurales (especialmente en el número de artejos de los apéndices y en el número de sedas de los mismos), microftalmas o anoftalmas, y con una modificación profunda en su diseño funcional, ya que no nadan sino que se desplazan sobre el fondo con un tipo

de locomoción similar a la de los harpacticoides, a los cuales también se asemejan mucho en su morfología de conjunto. Además, sus puestas son reducidas en número, los huevos son más voluminosos, y el desarrollo post-embriionario es más largo, en comparación con sus epígeos relativos.

Los copépodos Harpacticoida incluyen siete especies de tres familias distintas: *Stygonitocrella dubia* y *Nitocrella vasconica* (de la familia Ameiridae), *Bryocamptus dentatus*, *B.pyrenaicus* y *B.zschokkei balcanicus* (de la familia Canthocamptidae), y *Parastenocaris cantabrica* y *P.stammeri* (de la familia Parastenocaridae). Los linajes de estos taxa tienen distintos orígenes: así, mientras los Ameiridae son de origen marino, los *Bryocamptus* están relacionados con formas muscícolas, y los *Parastenocaris* con formas intersticiales. Todos ellos son de pequeño tamaño (0,3 á 0,5 mm), muy elongados (especialmente *Parastenocaris*), depigmentados y anoftálmicos, pero estos caracteres son comunes en otros miembros de sus linajes, troglófilos e intersticiales, por lo que se trata de cavernícolas poco modificados, o que comparten caracteres con representantes del intersticial, aunque en cuevas las formas stygobias citadas habitan en gours y pequeñas charcas, donde se desplazan sobre el fondo. Por otro lado, en Gipuzkoa, así como los Cyclopoida son frecuentes en el intersticial, los Harpacticoida son francamente raros (de hecho sólo existen escasas citas de su presencia en la cuenca del Bidasoa); es decir, que en los linajes de los stygobios citados, no se conocen en Gipuzkoa parientes o epígeos relativos próximos.

Los Bathynellacea incluyen a *Iberobathynella fagei* (familia Parabathynellidae) y *Bathynella cf. natans* (familia Bathynellidae). El orden es el más primitivo entre los Syncarida vivientes; su morfología primitiva incluye la presencia de un primer segmento torácico libre y caracteres de su furca. Las especies del grupo son de cuerpo extremadamente elongado, pequeña talla (1-2 mm), y básicamente habitantes del intersticial. Poseen simplificaciones y reducciones en distintas partes del cuerpo (como en los flagelos antenales y exopodios de los pereiópodos), son depigmentadas y anoftálmicas, y su desarrollo es directo. Pero estas características son compartidas por los cavernícolas e intersticiales; el grupo es básicamente intersticial y las formas stygobias no difieren apenas de sus relativas más próximas.

Los isópodos incluyen a Asellota stygobios de las familias Stenasellidae (*Stenasellus breulli*, *S.virei*), Asellidae (*Proasellus chappuisi*, *P.spelaeus*) y Microparasellidae, y Oniscoidea terrestres de la familia Trichoniscidae (*Trichoniscoides cavernicola*, *T.dubius*, *T.pseudomixtus*, *Escualdoniscus coiffati*). Los Stenasellidae se caracterizan por su morfología primitiva, principalmente por la estructura normal de los dos primeros segmentos del pleón (en el resto de los Asellota estos segmentos han experimentado fuerte reducción), y habitat estrictamente hipógeo. Todas las especies del grupo son de cuerpo elongado, especialmente apto para desplazarse entre granos de arena o grava, pero en cuevas habitan en gours. A diferencia del caso anterior de los Bathynellacea, donde las pocas formas cavernícolas difieren poco o nada de las predominantemente intersticiales, en este caso los *Stenasellus* stygobios son mucho más grandes (talla de 6 á 15 mm), ciegos y depigmentados (con una tenue coloración rosa), y con una enorme duración de todas las fases de su ciclo vital y extraordinaria longevidad (12-15 años, la mayor entre todos los Asellota, incluyendo las formas hipógeas). Los *Proasellus* son de características parecidas, aunque su talla es algo menor (5-7 mm), y sus hábitos son cavernícolas-intersticiales, simultáneamente. Los Microparasellidae, como su nombre indica, son de muy pequeño tamaño y fuertemente elongados (1 mm de longitud y 80 micras de diámetro); el grupo es básicamente intersticial; su presencia en cuevas es rara y su conocimiento en Gipuzkoa es aún preliminar. Los Trichoniscidae cavernícolas terrestres en todos los casos son depigmentados y anoftálmicos; en comparación con otras formas endógeas próximas del edáfico, los cavernícolas presentan mayor regresión ocular, mayor talla (hasta 6 mm), y estrategia reproductiva de la K. El género *Escualdoniscus*, exclusivo del País Vasco, es considerado muy primitivo y muy aislado de otros géneros, principalmente por la ausencia de apéndice ciliado en el endopodito del primer pleópodo del macho, lo que representa una estructura única en la familia, y por sus caracteres sexuales poco evolucionados.

Los anfípodos incluyen 5 taxa stygobios, en las familias Niphargidae (*Niphargus ciliatus cismontanus*, *N.longicaudatus*) y Hadziidae (*Pseudoniphargus incantatus*, *P.unisexualis*, *P.vasconiensis*). Los *Niphargus*, símbolo emblemático de los cavernícolas europeos, son muy troglomorfos (totalmente ciegos y depigmentados), pero, aparte de las formas cavernícolas -que son predominantes- el género también incluye especies del intersticial y habitantes abisales de grandes lagos alpinos. Las diferencias en tamaño entre las distintas especies del género soportan la idea de que la evolución de los *Niphargus* ha sido el resultado de un proceso de neotenia parcial o paedomorfosis, en la cual diversas estructuras juveniles son mantenidas en las fases adultas. Las formas stygobias son las que alcanzan mayor talla (7 á 17 mm) y poseen acentuada estrategia de la A. Los Hadziidae stygobios presentan también caracteres troglomorfos y reducciones estructurales, pero incluyen muchas formas intersticiales y cavernícolas-intersticiales. Su talla es menor (3-8 mm) y su morfología algo más robusta (menos estilizada). No obstante, la talla y estilización es comparativamente mayor en las formas cavernícolas que en las intersticiales. En conjunto, los anfípodos citados, derivan de grupos marinos que han colonizado las aguas subterráneas más o menos directamente, atravesando por fases intermedias a través de habitats creviculares o intersticiales hasta alcanzar las cuevas; las modificaciones morfológicas han incluido procesos de paedomorfosis inicialmente (progénesis en todas las intersticiales y/o neotenia en algunos caracteres) y procesos de peramorfosis posteriormente (hipermorfosis y/o aceleración). El alargamiento de los apéndices, particularmente antenas, en las formas cavernícolas va acompañado de un mayor desarrollo en número y complejidad de órganos sensoriales. El modelo funcional también se modifica: el conjunto de la zona ventral (placas coxales anteriores, placas epimerales y base de los pereiópodos posteriores) es fuertemente reducida y la función original de pleópodos y urópodos es perdida.

4. Diplopoda.

Las formas troglobias incluyen los siguientes taxa: *Trachysphaera ribauti*, *Spelaeoglomeris doderoi* (familia Glomeridae), *Cranogona espagnoli* (Anthogonidae), *Guipuzcosoma comasi*, *Vandeleuma vasconicum*, *V.hispanica* (Vandeleumidae), *Mesoiulus cavernarum*, *M.henroti*, *M.stammeri* (Iulidae). Los diplópodos cavernícolas presentan troglomorfo en diverso grado: en *Mesoiulus* y *Trachysphaera* es poco marcado y los troglobios de estos géneros difieren poco de formas troglófilas y endógeas próximas; en cambio, *Vandeleuma*, *Guipuzcosoma*, *Cranogona* y *Spelaeoglomeris* presentan troglomorfo acentuado y en muchos casos no tienen parientes próximos (*Vandeleuma* y *Guipuzcosoma* son géneros endémicos del País Vasco, sólo conocidos del ambiente profundo de cuevas); *Spelaeoglomeris* es considerado un cavernícola antiguo, relicto de una fauna del Terciario sin representantes epigeos actualmente.

Los caracteres troglomorfos de estos taxa comprenden, variablemente: talla y esbeltez mayores, mayor número de segmentos corporales, mayor número de mudas y de estados larvales, por lo que alcanzan más tarde la madurez sexual y su longevidad es mayor que en los epigeos más próximos; la anoftalmia y depigmentación también es mucho más considerable que en endógeos; las antenas suelen ser elongadas, particularmente los tres últimos artejos, y poseen también mayor número de sedas táctiles.

5. Chilopoda.

Todos los quilópodos cavernícolas de Gipuzkoa están incluidos en el género *Lithobius* de la familia Lithobiidae, el cual comprende tanto formas troglófilas (7 taxa) como troglobias (10 taxa), con variables grados de troglomorfo. Los troglobios son: *Lithobius reisseri*, *L.anophthalmus*, *L.san-valerii*, *L.navarricus*, *L.crypticola alavicus*, *L.romanus inopinatus*, *L.derouetae derouetae*, *L.d.sexusbispiniger*, *L.d.quadridens*, *L.piceus gracilitarsis*. Estas formas troglobias difieren de sus epigeas y troglófilas más próximas por su depigmentación más o menos acusada, reducción en el número y tamaño de los ocelos (que puede incluir la desaparición total del aparato ocular), notable desarrollo del órgano de Tömösvary (de funciones higró y mecanoreceptoras), alargamiento de los apéndices y segmentos corporales, elongación de las antenas con mayor número de artejos. Adicionalmente pueden presentar también modificaciones en los tarsos y en las uñas de las patas, sobre todo en las del último par.

El troglomorfo en estos taxa es comparativamente intermedio entre el de las formas troglófilas presentes en la región y otros taxa troglobios del género más modificados de otras regiones. Así p.ej. el número de artejos de las antenas (y su elongación) varía entre 20-30 en algunos troglófilos y más de 100 en los taxa más modificados. En los troglobios guipuzcoanos oscila entre 32 y 63. Sin embargo, no hay correlación entre el número de artejos antenales y el número de ocelos: formas que han perdido totalmente los ocelos (como *L.reisseri*) pueden tener más bajo número de artejos que otras que aún poseen ocelos. Pero sí existe correlación entre la pérdida de ojos y el desarrollo del órgano de Tömösvary, siendo éste mucho más desarrollado en las formas anoftálmicas (particularmente en *L.anophthalmus* y *L.san-valerii*). La talla también es un carácter variable, y aunque las formas más troglomorfas generalmente alcanzan mayor talla (16 mm en *L.anophthalmus*), hay excepciones. Las modificaciones tarsales y ungulares son más notables en las especies encontradas en el ambiente profundo. Se podría concluir que el troglomorfo en el género es variable en su aspecto anatómico y probablemente se podrán encontrar mayores diferencias en aspectos fisiológicos y del desarrollo, los cuales hasta ahora son menos conocidos.

6. Apterygota.

Los Hexapoda o insectos tienen su origen en una línea filética próxima a los Chilopoda, de los cuales parecen haber derivado a través de un proceso de neotenia, en el cual el carácter hexápodo de la fase larvaria es conservado en el estado adulto. Habitualmente son divididos en dos subclases, Apterygota y Pterygota, que para muchos autores tienen rango de clase. El thorax, tri-segmentado y con tres pares de patas, carece de alas en los "primitivos" Apterygota, mientras que en los Pterygota o insectos alados porta en el estado adulto dos pares de alas en el segundo y tercer segmentos. El apterismo o las alas vestigiales en los Pterygota son en consecuencia un carácter derivado, que implica un "retroceso" o alteración hacia condiciones atávicas ancestrales. Si los Apterygota y Pterygota tienen un origen común, éste es muy antiguo, probablemente anterior al Devónico.

Los Apterygota contienen representantes troglobios en Gipuzkoa en los órdenes Collembola y Diplura. Los colémbolos incluyen los siguientes taxa troglobios: *Onychiurus boneti*, *O.akelaris*, *O.aranzadii* (de la familia Onychiuridae), *Typhlogastrura mendizabali* (Hypogastruridae), *Tomocerus vasconicus*, *Pseudosinella antennata*, *P.pieltani*, *P.stygia*, *P.subinflata*, *P.suboculata*, *P.subterranea* (Entomobryidae), *Arrhopalites boneti*, *A.furcatus* (Sminthuridae). Los Diplura troglobios incluyen a *Podocampa simonini* y *Litocampa espanoli* (de la familia Campodeidae).

Los colémbolos *Onychiurus* tanto troglófilos como troglobios son depigmentados y anoftálmicos, pero la anoftalmia es una característica típica de todos los representantes de la familia Onychiuridae, sean epigeos o hipógeos. El grupo es primariamente habitante del humus y las especies cavernícolas se comportan como humícolas o guanobias y, aunque viven y se reproducen dentro de

las cuevas, no muestran cambios morfológicos con respecto a la vida cavernícola equiparables a los de otros colémbolos troglomorfos, tales como modificaciones en las uñas, apéndices empodiales de las patas, espolones tibio-tarsales (tenent hair), o desarrollo exagerado de las antenas. Se trata pues de especies oportunistas, procedentes del medio hemi-edáfico, y las consideradas troglobias pueden estar limitadas en la actualidad a cuevas por fenómenos ecológicos locales (como: competencia, disponibilidad de alimento, etc.). CHRISTIANSEN (1985) es de la opinión de que los miembros de esta familia, y probablemente también todos los Isotomidae, no muestran un claro troglomorfismo y deberían por tanto ser considerados troglófilos. En todo caso, para el aspecto que aquí tratamos, resulta claro que los taxa que pudieran ser considerados troglobios (por estar hoy, por lo que sabemos, limitados a cuevas) no muestran modificaciones en comparación con sus epigeos relativos. Los caracteres troglomorfos en colémbolos están mejor desarrollados en las especies de *Pseudosinella* y *Arrhopalites*; las formas troglobias de estos géneros habitan en el ambiente profundo y, además de depigmentación y pérdida de ojos, poseen un mayor desarrollo de órganos sensoriales antenales (sobre todo sensores químicos en el tercer segmento antenal) y post-antenas (estos últimos comprenden receptores higroscópicos). Las uñas terminales de las patas son también más desarrolladas y estilizadas en los cavernícolas que en los edáficos. Los Entomobryidae troglobios son remarcables por la gran longitud de sus antenas, patas y furca, aunque tales alargamientos parecen ser típicos de la familia; el verdadero troglomorfismo en colémbolos parece más bien residir en la estructura de las uñas y patas, y en la elongación del cuerpo, caracteres éstos que los troglobios comparten con representantes de dos medios distintos: la estructura del pie es similar a la que se presenta en colémbolos acuáticos, mientras que la elongación del cuerpo es más similar a la de formas (ampliamente tropicales) que viven en árboles. Es decir, son adaptaciones en concordancia con la elevada humedad de las cuevas y la aptitud para trepar sobre superficies verticales húmedas y resbaladizas. La depigmentación y anoftalmia, en cambio, es compartida con representantes edáficos. En los minúsculos *Arrhopalites* la capacidad anfibia está muy desarrollada, y además de andar sobre las superficies húmedas de estalagmitas, pueden ser vistos andando bajo el agua en el fondo de los gours.

Los campodeidos cavernícolas son muy similares a los endógeos, con los que comparten la depigmentación y anoftalmia. El troglomorfismo reside en su mayor tamaño y elongación, antenas y cercos más largos, con mayor número de artejos, y uñas de las patas más desarrolladas, estriadas y guarnecidas con crestas latero-tergales. El gigantismo y elongación de los apéndices parecen ser un producto simple de alometría o crecimiento diferencial, probablemente relacionado también con un retardo en alcanzar la madurez y características reproductivas típicas de una estrategia de la K.

7. Pterygota.

Aunque los taxa de coleópteros troglobios son muy abundantes en la fauna de Gipuzkoa, conviene recordar que los insectos alados constituyen el grupo animal mejor representado en el mundo de hoy, ya que ellos sólo contienen más de un millón de especies distintas. Proporcionalmente, y a diferencia de otros grupos de artrópodos, los Pterygota poseen especies troglobias en muy pocos órdenes. Los troglobios estrictos en nuestra fauna están representados sólo por tres familias del orden Coleoptera; los 29 órdenes restantes no poseen troglobios. Por ello, aunque el número de taxa troglobios es elevado, el hecho más general es que los insectos son muy refractarios a vivir en cuevas. Esto ha sido explicado en parte por dos razones (VANDEL, 1965): la primera, de tipo trófico, es que las especies estrictamente fitófagas son excluidas de las cuevas, y la mayoría de los Pterygota son fitófagos. Sólo las formas carnívoras-omnívoras poco especializadas alimentariamente pueden vivir en cuevas, y éste es el caso precisamente de los coleópteros que citaremos. La segunda razón, más discutible, es de tipo evolutivo; se considera que los Pterygota son un grupo en expansión en superficie, asociados a la presencia de luz y de plantas verdes, junto a las cuales co-evolucionan; por ello, son relativamente raras las especies que buscan aprovechar las características de un habitat marginal y ecológicamente adverso.

Los taxa troglobios de Pterygota comprenden: Carabidae de las subfamilias Trechinae (*Trechus beusti*, *Hydraphaenops galani*) y Pterostichinae (*Troglorites breuili*, *T.b.mendizabali*, *Ceuthosphodrus vasconicus*, *C.peleus bolivari*); Bathysciinae (= Cholevidae: Leptodirinae) (*Speocharis noltei*, *Bathysciola schiodtei breuili*, *B.s.rugosa*, *Speonomus crotchi crotchi*, *S.c.aizquirrensis*, *S.c.mazarredoi*, *S.c.oberthuri*, *Euryspeonomus breuili*, *E.mendizabali*, *E.ciaurrizi ciaurrizi*, *E.c.igaratzai*, *Speocharidius breuili*, *S.bolivari*, *S.vivesi*, *Kobiella galani*, *Aranzadiella leizaolai*, *Jossettekia angelinae*); y Pselaphidae (*Prionobythus bolivari*, *Typhlobythus breuili*). Aunque éstos totalizan 25 taxa en 3 familias distintas, cabe recordar que el orden Coleoptera contiene cerca de 300 mil especies en 189 familias. Las principales modificaciones anatómicas en coleópteros troglobios incluyen la reducción y atrofia ocular, un variable grado de depigmentación, apterismo y elongación del cuerpo, que alcanza su extremo en la morfología afenopsoide; los cambios en su anatomía interna y desarrollo son -comparativamente- más importantes.

El grupo de los *Trechus* comprende gran número de especies troglófilas y sólo algunas troglobias poco modificadas, como *T.beusti*. El grupo *Aphaenops-Hydraphaenops* comprende en cambio las formas troglobias más altamente modificadas entre los Carabidae. Tanto *Trechus* como *Aphaenops-Hydraphaenops* pertenecen al tipo más antiguo entre los Trechinae, caracterizado por su aparato copulador anisótropo, con el edeago colocado lateralmente en el saco interno. La evolución morfológica de los Trechinae ha procedido de forma paralela en diferentes linajes, distinguiéndose 4 tipos morfológicos: (1) el tipo primitivo, alado y pigmentado, con ojos presentes y pronotum pequeño; (2) el tipo secundario, aún oculado, pero áptero y de pronotum ancho; (3) el tipo anoftálmico, parecido al anterior, pero depigmentado y con ojos reducidos; (4) el tipo afenopsoide, depigmentado, anoftálmico, con apéndices muy elongados, tegumentos

delgados y pronotum muy estrecho, y el cual representa el estado más avanzado en la evolución troglomorfa. Los *Trechus* troglófilos guipuzcoanos (*T.barnevillei*, *T.distigma*, *T.fulvus vasconicus*, *T.grenieri uhagoni*, *T.obtusus*) corresponden al tipo 2, el cual es característico de especies que llevan un modo de vida más o menos endógeo; mientras que la forma troglobia *T.beusti* ya es característica del tipo 3. *T.beusti* está emparentada con otras especies pirenaicas del grupo de *T.angusticollis*, las cuales viven en alta montaña, bajo piedras y en la proximidad de neveros. Los *Aphaenops-Hydraphaenops* corresponden al tipo 4, representado en Gipuzkoa por *Hydraphaenops galani*; éstos tienen un origen muy distinto al de los endógeos, derivando claramente de formas nivícolas; en las cuevas habitan en el ambiente profundo. Los Pterostichinae citados de los géneros *Trogloorites* y *Ceuthosphodrus* son troglobios poco modificados, y podrían incluirse en los tipos 2 y 3. Los *Ceuthosphodrus* derivan de formas del hemiedáfico y aunque en las cuevas pueden habitar en la zona profunda mantienen hábitos lapidícolas y guanófilos; *Trogloorites* es en cambio más troglomorfo, está restringido al ambiente profundo, y es considerado relicto de una antigua fauna pirenaico-provenzal.

La subfamilia Bathysciinae (Cholevidae: Leptodirinae) contiene cerca de 700 especies en Europa, gran parte de ellas cavernícolas. Los 17 taxa reportados para Gipuzkoa son formas troglobias. Conviene destacar que la inmensa mayoría de los Bathysciinae, sean cavernícolas o epígeos, son depigmentados, total o parcialmente anoftálmicos, y ápteros (en las formas cavernícolas los élitros están además soldados el uno al otro). En forma similar a lo indicado para los Trechinae, hay una evolución de tipos morfológicos en los diferentes linajes. El estado inicial, menos modificado, está representado por el género *Bathysciola*, muchos de ellos muscícolas. Un segundo tipo, denominado bathyscioides, corresponde a los *Speonomus*, de cuerpo ovoide y apéndices cortos; se considera que este tipo corresponde a endógeos y cavernícolas poco especializados. Siguen a éste otros tipos, foleunoides, progresivamente más elongados, estilizados y de apéndices largos, que serían el equivalente al tipo afenopsoides en los Carabidae. En el plano reproductivo se distingue los que poseen en su ciclo vital dos estados larvarios (se los considera troglobios de origen reciente) y aquellos que poseen un ciclo más modificado y reducido a un sólo estado larvario (troglobios de origen antiguo); en el caso extremo la larva no se alimenta y pasa su existencia encerrada en una cápsula que construye en la arcilla; la larva permanece en diapausa por seis meses y entonces pupa. Otros ciclos son menos contraídos, pero en algunas de las fases puede no haber alimentación y presentarse una regresión del aparato digestivo. Entre los *Speonomus* hay representantes de ambos tipos. La longevidad en los Bathysciinae troglobios puede ser multiplicada por 3 a 10 veces en comparación con formas epígeas y, en general, en los troglobios el desarrollo embrionario y el crecimiento posterior son mucho más lentos. Igualmente, los Bathysciinae troglobios, además de tener muy desarrollados los sensores basicónicos (de función quimiorreceptora) suelen presentar una estructura en el séptimo segmento antenal con funciones olfativas o de detección de pequeñas cantidades de sustancias químicas en el aire, y es notable en el grupo su extraordinaria capacidad olfativa, pudiendo observarse que muchas especies troglobias pueden ser atraídas desde largas distancias mediante el empleo de cebos.

Taxonómicamente, los Bathysciinae troglobios guipuzcoanos pertenecen a tres secciones distintas: *Speocharis*, *Bathysciola* y *Speonomus*. La sección *Speocharis*, constituida por troglobios poco modificados, tipo 2, está representada por *S.noltei* (un género próximo, *Notidocharis*, es muscícola). La sección *Bathysciola* comprende unas pocas formas del género *Bathysciola*, el cual incluye endógeos, muscícolas y troglobios poco modificados del tipo 1. La sección *Speonomus* es la más diversificada, de amplia distribución pirenaica a nivel de grupo. A nivel genérico y subgenérico tiene distribuciones restringidas. En el País Vasco está representada por el subgénero *Speonomidius* (del género *Speonomus*) y por los géneros *Euryspeonomus*, *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella* y *Josettekia*, todos ellos endémicos, troglobios, y exclusivos de los territorios de Guipúzcoa y Navarra. Los *Speonomus* y *Euryspeonomus* son de tipo 2, mientras que los taxa de los cuatro últimos géneros son de tipo 3, foleunoides, y comprenden las formas más modificadas troglomórficamente, probablemente de origen antiguo. El origen de los Bathysciinae troglobios supone una amplia diversificación del grupo durante el Terciario, seguida de una pulverización específica en diferentes regiones kársticas. Durante el fin del Terciario y el Pleistoceno los Bathysciinae deben haber sido diezmados en las zonas glaciadas. La región vasca debe haber constituido entonces un centro de diversificación independiente, como lo indica la distribución actual de las formas endémicas. En el Holoceno la región habrá sido recolonizada por formas de *Speonomus* de origen reciente.

La familia Pselaphidae está constituida por coleópteros de pequeña talla (raramente mayores de 3 mm) propios de ambientes húmedos y oscuros. En general se trata de formas humícolas y endógeos, pero hay algunas especies estrictamente cavernícolas. En las cuevas suelen encontrarse bajo piedras y entre acumulaciones de materia orgánica vegetal. Tanto *Prionobythus bolivari* como *Typhlobythus breuillei* son formas ápteras, depigmentadas y anoftálmicas, sin parientes filéticos próximos.

Entre los Pselaphidae tropicales es frecuente el dimorfismo sexual, con machos alados y de ojos normales, y hembras anoftálmicas y ápteras. Las hembras no abandonan el humus y hojarasca de la litera del bosque, entre los cuales viven, mientras que los machos pueden volar alguna distancia para buscar a las hembras con la finalidad de reproducirse. En los bosques de montaña de África ecuatorial hay toda una serie de especies de pseláfidos que ejemplifican el paso hacia caracteres troglomorfos, desde individuos normales hasta especies en que tanto los machos como las hembras se han transformado en ápteros y anoftálmicos. El habitat en el cual alcanzan los caracteres más modificados corresponde a extensos bosques, húmedos y algo fríos, que se desarrollan sobre las laderas de altas montañas en el África ecuatorial. En el humus de estos bosques hay muchas especies microftálmicas y ápteras. Sin embargo, en esta región no hay cuevas ni cavernícolas. Estos datos llevan a suponer que los troglobios europeos de este grupo desarrollaron sus caracteres troglomorfos en un medio similar al expuesto, durante el Terciario, mientras que sus ancestros epígeos han desaparecido. En todo caso, destaca entre los coleópteros troglobios la gran correlación existente entre depigmentación, anoftalmia y apterismo, y los ejemplos aportados por los Pselaphidae demuestran que existe una gran integración de procesos en la morfogénesis y cambio evolutivo,

ya que algunos caracteres pueden ser adquiridos diferencialmente en cada sexo de la misma especie. El tema será tratado con mayor extensión al hablar del conservatismo y la integración del desarrollo.

EL CAMBIO MORFOLOGICO EN LA EVOLUCION DEL TROGLOMORFISMO

En la evolución fenotípica de los troglobios hemos visto que, de distintas maneras y en diferentes combinaciones y proporciones, los cambios morfológicos involucran repetidamente incrementos y reducciones de determinados caracteres.

Básicamente se incrementa la elongación del cuerpo y apéndices, y se multiplica u optimiza la dotación sensorial táctil y química. En algunos casos se incrementa el número de segmentos corporales y el número de artejos antenales. En otros casos se hipertrofian y complican caracteres de uñas y tarsos. Simultáneamente se produce la reducción o pérdida del aparato ocular y de la pigmentación, la atrofia de alas (en los Pterygota) y la reducción o pérdida de función en pleópodos, urópodos, y otros apéndices natatorios (en los Crustacea). Otras reducciones estructurales de diferentes partes del cuerpo (externas o internas) se pueden presentar en algunos grupos. Algunos cavernícolas exhiben también rasgos correspondientes a una morfología primitiva (condición ancestral en su grupo) o a alteraciones atávicas ("retrocesos" hacia condiciones ancestrales). Igualmente se dan casos de modificaciones en los patrones de distribución de sedas, pelos, espinas y prominencias diversas, y aumentos (o disminuciones) en su número. La adaptación fisiológica al habitat hipógeo va acompañada por cambios en la acción de sustancias químicas, en la regulación de los niveles de enzimas, o en la acción hormonal. En casi todos los troglobios es común una baja tasa metabólica y una reducción en el consumo de oxígeno. La acción de algunas sustancias afecta a su vez a la distribución de diferentes constituyentes entre los tejidos del organismo. Sin embargo, cabe destacar que el troglomorfismo raramente involucra grandes cambios en las vías bioquímicas. Las características bioquímicas de los organismos son, de lejos, mucho menos diversas que los caracteres morfológicos, y muchas adaptaciones fisiológicas no entrañan cambios bioquímicos sino cambios estructurales o comportamentales, o cambios en la regulación de sustancias químicas inductoras. Las vías bioquímicas básicas, e incluso las distintas clases de células que construye un animal, son casi invariantes a través de los Metazoa; y la evolución de cambios en la morfología envuelve más bien cambios en los patrones de desarrollo de mecanismos celulares, pero no en los mecanismos celulares en sí (GERHART et al., 1982). Por último, está todo el conjunto de cambios que presentan los troglobios a nivel reproductivo, en su desarrollo y ciclo de vida, los cuales implican un acentuado paso a lo que ha sido llamado estrategias de la K o de la A.

1. Ejemplos de cambio morfológico y troglomorfismo en troglobios guipuzcoanos.

Consideraremos a continuación la presencia o ausencia de determinados caracteres en los taxa troglobios guipuzcoanos previamente citados. La elongación del cuerpo se presenta en prácticamente todos los grupos, excepto en los No-Arthropoda, Opiliones y Trichoniscidae. La elongación de apéndices se presenta en Arachnida, Diplopoda, Chilopoda, Apterygota; en Coleoptera sólo es acentuada en los Trechinae; y en Crustacea normalmente sólo afecta a las antenas. El cuerpo presenta gigantismo en Pseudoscorpiones, Stenasellidae, Trichoniscidae, *Niphargus*, Diplura, y en menor grado en algunos Collembola y Coleoptera. Por el contrario, existe enanismo en *Zospeum*, Cyclopoida, Harpacticoida, Bathynellacea, Microparasellidae, y parcialmente en *Crenobia*. Morfología primitiva o atávica se presenta en Bathynellacea, Stenasellidae, algunos Trichoniscidae, y menos marcadamente en algunos Coleoptera. La anoftalmia, adelgazamiento de los tegumentos y depigmentación melánica se presenta en todos los grupos; sólo es menos marcada en Opiliones. El apterismo obviamente sólo se presenta en Coleoptera (los Apterygota son primariamente ápteros). Estrategias de la K-A prácticamente se presentan en todos los grupos; sólo son menos marcadas en Opiliones, Microparasellidae, Chilopoda y algunos Collembola (Onychiuridae e Hypogastruridae). El bajo metabolismo también es común en diverso grado en todos los troglobios; existen datos cuantitativos de un acentuadamente bajo metabolismo y bajo consumo de oxígeno (baja tasa metabólica estandar y baja tasa metabólica de rutina) en *Crenobia*, *Haplotaxis*, Stenasellidae, Asellidae, *Niphargus*, y Coleoptera Trechinae y Bathysciinae; la mayoría de los troglobios son resistentes a concentraciones altas de gases tóxicos (metano, CO₂). Cambios fisiológicos y etológicos se presentan variablemente en todos los grupos, a lo que hay que agregar cambios en el modelo funcional principalmente en crustáceos Cyclopoida y Amphipoda. Hipermorfosis en algunas partes del cuerpo se presentan claramente en los pedipalpos de Pseudoscorpiones, quelíceros de Opiliones, y en segmentos y artejos antenales en Diplopoda. La mayor talla de las antenas en anfípodos *Niphargus* y Hadziidae probablemente es resultado de aceleración. La talla diminuta como producto de progénesis es común en todos los grupos citados de Crustacea, pero el gigantismo posterior ha anulado ésta en Stenasellidae, Trichoniscidae, y *Niphargus*. Ejemplos de procesos de neotenia se presentan en Opiliones, *Niphargus*, Collembola, Diplura y Coleoptera. Los incrementos y reducciones estructurales pueden combinar simultáneamente procesos de neotenia, progénesis, hipermorfosis y aceleración. Adicionalmente se presenta un mayor número de segmentos corporales en Diplopoda y mayor número de artejos en las antenas especialmente en Chilopoda y Diplura. Los complejos unguiculares y tarsales presentan grandes modificaciones y considerable desarrollo en Diplopoda, Chilopoda, Collembola y Diplura. La multiplicación de la dotación sensorial no-óptica es particularmente notable

en Amphipoda, Diplopoda, Chilopoda, y algunos Coleóptera. Por último, existen otras reducciones estructurales (como en el número de artejos de los apéndices y número de sedas de los mismos) en crustáceos Cyclopoidea, (en los flagelos antenales y exopodios de los pereiópodos) en Bathynellacea, (en el conjunto de la zona ventral) en Amphipoda.

La posibilidad para los organismos epígeos de colonizar el habitat hipógeo supone la adquisición previa o progresiva de nuevos caracteres, tanto anatómicos como principalmente fisiológicos. Los organismos que ya son muy higrofílicos o poseen ojos reducidos y mecanismos químicos de orientación podrán desenvolverse rápidamente en el ambiente húmedo y oscuro de las cavernas. El conjunto de caracteres que ya posee un grupo zoológico antes de su ingreso a las cavernas constituye un conjunto de pre-adaptaciones (VANDEL, 1965; HOBBS et al., 1977, GOULD & VRBA, 1982); estas preadaptaciones pueden ser caracteres sin uso especial antes del cambio de habitat (no-aptaciones) y, más frecuentemente, adaptaciones al habitat de procedencia las cuales también resultan ventajosas en el nuevo habitat (ex-aptaciones). Los hábitos alimentarios poco especializados o la reproducción béntica en anfípodos Hadzidioidea (un grupo con numerosos representantes stygobios) ya los poseen las formas de superficie marinas y resultan ventajosas en las cavernas. La anoftalmia y depigmentación cutánea, frecuente en colémbolos edáficos, hace de ellos un grupo con claras ventajas para colonizar el ambiente subterráneo. Hábitos detritívoros y carnívoros en coleópteros Catopidae y Carabidae, respectivamente, son caracteres ya presentes en sus respectivos linajes. Nótese sin embargo que en organismos procedentes de medios transicionales, como el edáfico o el intersticial, diversos caracteres "troglomorfos" son en realidad pre-adaptaciones adquiridas en su ambiente de procedencia. En su evolución cavernícola posterior, los colémbolos edáficos p.ej. desarrollan troglomórficamente la estructura del pié y uñas o la elongación del cuerpo, mientras muchos representantes diminutos del medio intersticial dan origen a cavernícolas mucho más grandes y más estilizados (= gigantismo, común en anfípodos e isópodos stygobios); igualmente a nivel reproductivo se da un acentuado paso a estrategias de la K, en casi todos los grupos. En otros casos, la depigmentación y anoftalmia, o la elongación del cuerpo y apéndices, resultan ser adaptaciones adquiridas progresivamente al colonizar el medio hipógeo. Este es particularmente el caso en macrofauna terrestre y acuática que no procede de medios intergranulares edáficos o intersticiales. Algunos ejemplos, entre los troglobios guipuzcoanos, pueden encontrarse en arácnidos, diplópodos, quilópodos y coleópteros. En zonas tropicales son muy frecuentes en crustáceos decápodos, escorpiones, amblypigios, araneidos, quilópodos, blatoideos y peces (GALAN, 1995; CHAPMAN, 1986).

El término es introducido por CHRISTIANSEN (1962) para designar aquellos caracteres fenotípicos que caracterizan la evolución cavernícola y sirven para identificar a los organismos adaptados al ambiente de las cuevas. Subsecuentemente el término fue extendido también a caracteres fisiológicos y comportamentales (SBORDONI, 1980; CULVER, 1982; HÜPPOP, 1985; PARZEFALL, 1986). En consecuencia, no se trata de caracteres absolutos, sino que su definición como tales requiere una adecuada comparación con los ancestros de sus respectivos linajes y con sus epígeos relativos. Es importante destacar en este sentido que los principales caracteres troglomorfos mencionados, considerados aisladamente, no son exclusivos del ambiente cavernícola.

A los cambios que suponen incrementos y utilidad en el medio hipógeo, desde muy temprano se les ha reconocido un valor adaptativo, y tales caracteres son considerados el producto de un proceso constructivo, sujeto a una selección directa (CULVER & FONG, 1986). El valor adaptativo de los cambios que suponen reducciones estructurales es menos claro y ello ha conducido a numerosas polémicas. Más adelante retomaremos este punto y aclararemos las causas -múltiples- implicadas en los procesos de reducción. De momento, quisiéramos destacar la inexactitud de una idea que está fuertemente arraigada entre los bioespeleólogos: la visión de que la reducción o pérdida de estructuras es contraria o extraña al proceso evolutivo "normal". Esta será comentada en el siguiente apartado.

2. Las reducciones estructurales en el teatro evolutivo.

Los caracteres morfológicos verdaderamente nuevos -aquellos para los cuales no encontramos rastros en un predecesor- son inusuales en la evolución zoológica. Muchos de aquellos que constituyen auténticos rompecabezas se originaron muy temprano en la evolución: los apéndices pares de los vertebrados y las alas de los insectos, por ejemplo. Más frecuentemente, caracteres distintivos pueden ser rastreados a través de estudios anatómicos o embriológicos en muy diferentes caracteres ancestrales. Por ejemplo, los huesos del oído medio de los mamíferos han sido modificados a partir de elementos de la mandíbula de los reptiles; éstos a su vez son homólogos a partes de los arcos de las agallas en los peces, y quizás a elementos de la cesta branquial de los agnathos. Tales transformaciones frecuentemente incluyen cambios en el número de elementos, en su tamaño, forma y posición, en su asociación con otras partes del cuerpo, y en el grado de diferenciación de elementos serialmente homólogos (elementos repetidos basados en el mismo plan de desarrollo).

Un órgano puede ser elaborado durante la evolución por un incremento en tamaño o en la complejidad de su forma, pero, igualmente, la reducción en tamaño o complejidad, e incluso la pérdida completa, es una tendencia común, probablemente la más simple tendencia común en la evolución morfológica. Por ejemplo, la historia del esqueleto de los vertebrados es en gran parte una historia de simplificación, que va desde los numerosos huesos del cráneo en los peces, a unos pocos en los mamíferos. La reducción y pérdida es tan común que en sistemática filogenética frecuentemente se asume como una regla que la ausencia de un carácter es un estado derivado, en relación a su presencia. En otros casos la reducción es más aparente que real, debido a que muchos elementos

ancestralmente separados pueden resultar fusionados durante el desarrollo. Esto es característico por ejemplo en muchas partes del esqueleto de las aves (Figura 2). También puede ocurrir que elementos embrionarios que están separados en un ancestro, fallan en separarse en un descendiente (FUTUYMA, 1986).

Los órganos serialmente homólogos, aquellos que son repetidos en un organismo individual, evolucionan en número, posición y grado de diferenciación de unos con respecto a otros. Su número parece depender de un patrón por el cual las células se diferencian o no en una clase particular de tejido (GOLDSCHMIDT, 1938; WADDINGTON, 1956; SONDHI, 1963; WOLPERT, 1982). El número y el arreglo geométrico de los pétalos en una flor, de los dedos en un pie, o de las escamas en un reptil, dependen de mecanismos que dictan que las células se diferencien en ciertos sitios más que en otros. El número de elementos serialmente homólogos se puede incrementar durante la evolución, como ha sido el caso para el número de vértebras en las serpientes, o los segmentos del cuerpo en los Chilopoda; pero más frecuentemente se ha reducido. La reducción en el número de vértebras, arcos aórticos, dedos y dientes, es uno de los temas más comunes en la anatomía comparada de los vertebrados. Entre las más importantes regularidades en evolución está la transformación de estructuras homogéneas serialmente homólogas de un ancestro, en estructuras diversas sirviendo para diversas funciones en un descendiente. Como ejemplo, mientras que los apéndices de los *Trilobites* eran bastante homogéneos en su forma, la radiación adaptativa de los Crustacea y otros artrópodos es ampliamente una consecuencia de la diferenciación de los apéndices en piezas bucales y órganos locomotores y reproductivos. La diferenciación de estructuras serialmente homólogas frecuentemente sigue o acompaña una transición evolutiva que va desde un número indeterminado a otro determinado: los dientes altamente diferenciados de los mamíferos son virtualmente fijos en número en cada especie, mientras que los dientes de muchos reptiles son más numerosos, variables en número y poco diferenciados.

3. Procesos de alometría y heterocronía.

Gran parte de la evolución morfológica puede ser descrita en términos de cambios en la forma de uno o más elementos individuales. Por ejemplo, la elongación de las falanges "produce" la forma del ala de los murciélagos, mientras que un incremento en la longitud y grosor del dedo central (en relación a los laterales) describe una de las tendencias mayores en la evolución de los caballos; la estilización del cuerpo y la elongación de los apéndices es característica en la evolución de los troglobios (Ver por ejemplo Figuras 13 y 16). Casi todos los cambios de forma de este tipo pueden ser expresados matemáticamente como un cambio en la duración o tasa de crecimiento de una dimensión o de una parte del cuerpo en relación a otras. Las tasas diferenciales de crecimiento de las diferentes dimensiones de un organismo han sido denominadas *crecimiento alométrico*. La expresión más común del crecimiento alométrico es: $y = bx^a$, donde y y x son dos medidas tomadas sobre cierto número de ejemplares (HUXLEY, 1932). Por ejemplo, y y x pueden referirse a la longitud y anchura de un apéndice, o al peso del cerebro y al peso del cuerpo, respectivamente. (En muchos estudios x representa la medida del tamaño del cuerpo). Esta ecuación alométrica tiene la forma de una línea recta si es dibujada sobre ejes logarítmicos o si es transformada en la relación: $\log y = \log b + a \log x$. Así, la constante $\log b$ es el intercepto, y la constante a (el coeficiente alométrico) describe la pendiente de la relación. Si $a = 1$, entonces y es una proporción constante de x , y un incremento en x (como el tamaño del cuerpo) no implica cambio en la forma. Si a no es igual a 1, la forma cambia durante el desarrollo (Figura 3). La *alometría intraespecífica* puede ser descrita por datos ontogenéticos (medidas tomadas sobre individuos de diferentes edades) o datos "estáticos" (individuos de similar edad pero de diferentes tamaños). La *alometría interespecífica* (Figura 4) describe las diferencias, usualmente medidas en los adultos, entre diferentes especies. Por razones que no son totalmente entendidas, los coeficientes alométricos frecuentemente difieren entre estas tres relaciones (GOULD, 1966; RISK & ATCHLEY, 1985).

Muchas relaciones alométricas son adaptativas. P.ej., órganos como el intestino, cuya función es dependiente de la superficie, frecuentemente crecen más rápido que la masa corporal. La relación entre la superficie (área) del órgano y el volumen del cuerpo se mantiene constante sólo si a es aprox. = $3/2$, ya que el área del órgano se incrementa al cuadrado de su longitud y , mientras que el volumen (y el peso) del cuerpo se incrementa aproximadamente al cubo de la longitud del cuerpo x .

Dos caracteres alométricamente relacionados mostrarán una correlación genética si los genotipos varían en la forma (a) o en la edad a la cual detienen su crecimiento (a lo largo de una curva alométrica uniforme). Los coeficientes alométricos varían dentro de las poblaciones y esta variación tiene componentes tanto genéticos como ambientales (ATCHLEY & RUTLEDGE, 1980).

El cambio evolutivo en el tiempo de desarrollo de los caracteres de un organismo es llamado *heterocronía* (GOULD, 1977). Los cambios heterocrónicos pueden ser de varias clases (ALBERCH et al, 1979). Supongamos que en una forma ancestral, x representa el tamaño del cuerpo, y el tamaño de algún carácter, y que este carácter comienza a desarrollarse a la edad a y cesa su crecimiento a la edad b (Figura 5A). Durante este intervalo y y x crecen a las tasas Ky y Kx . Si el período de desarrollo del carácter y (p.ej. hasta el alcance de la madurez sexual) se extiende en una cierta cantidad de tiempo db durante su evolución, su tamaño al alcanzar la madurez se incrementará. El descendiente tendrá la misma forma (expresada por la relación y/x) que su ancestro si $a = 1$, pero tendrá una forma diferente (y más grande en relación a x) si $a > 1$ (Figura 5B). Durante su ontogenia, no obstante, el descendiente pasará a través de una etapa juvenil en la cual su forma se asemejará a la de la forma adulta de su ancestro: este es el fenómeno de "recapitulación" que hizo famosa la frase de Haeckel "la ontogenia recapitula la filogenia". ALBERCH et al. (1979) usan el término *hipermorfosis* para el proceso por el cual el desarrollo se extiende durante la evolución, y *peramorfosis* para su consecuencia morfológica, la forma más exagerada

(y/x) del descendiente en comparación con su ancestro. Si, no obstante, el desarrollo se ve truncado durante la evolución por una temprana maduración (a la edad $b-db$), el descendiente adulto será más pequeño y el carácter y estará menos desarrollado (Figura 5C). La expresión morfológica de este proceso llamado *progénesis* es la *paedomorfosis*: un organismo adulto con caracteres típicos del estadio juvenil de su ancestro. Esta es una “recapitulación inversa”, lo opuesto al dictado de Haeckel.

Supongamos ahora que el período de crecimiento (desde a hasta b) permanece sin cambios, pero que el coeficiente alométrico a se incrementa (por un incremento de K_y en relación a K_x). Parecido a la hiper morfosis, este proceso de “*aceleración*” resulta de nuevo en *peramorfosis*: la forma del descendiente es exagerada en relación a la forma ancestral (Figura 5D). Inversamente, si K_y decrece, el descendiente alcanza el mismo tamaño adulto que su ancestro, pero el carácter y tiene una relativa condición juvenil (Figura 5E). Este proceso evolutivo es denominado *neotenia*; parecido a la progénesis, su resultado es la *paedomorfosis*. La Tabla 1 resume estos fenómenos.

Tabla 1. Procesos y resultados de heterocronía.

Parámetro de control	Cambio evolutivo	Proceso	Expresión morfológica
Tasa de crecimiento K_x	+ d K_x	Gigantismo proporcional	Peramorfosis
	- d K_x	Enanismo proporcional	Paedomorfosis
Tasa de crecimiento K_y	+ d K_y	Aceleración	Peramorfosis
	- d K_y	Neotenia	Paedomorfosis
Edad b e incremento	+ d b	Hiper morfosis	Peramorfosis
	- d b	Progénesis	Paedomorfosis
Edad a e incremento	+ d a	Postdesplazamiento	Paedomorfosis
	- d a	Pre-desplazamiento	Peramorfosis

La expresión matemática de estos cambios es en realidad una descripción simplificada de cambios biológicos más complejos, ya que la simple medida de la forma sólo ilustra de un aspecto del proceso. De modo algo más elaborado, puede decirse que la *paedomorfosis* consiste en el mantenimiento de caracteres juveniles de las formas ancestrales en el estado adulto y puede afectar a órganos aislados o a la totalidad del organismo. Las tendencias paedomórficas están ampliamente extendidas entre los cavernícolas y han sido señaladas por numerosos autores en los más diversos grupos zoológicos. En muchos casos estos caracteres juveniles son adquiridos a través de *neotenia*, la cual consiste en un retardo del desarrollo somático de uno o varios caracteres de modo que cuando la capacidad reproductiva es alcanzada el organismo aún retiene en esos caracteres la morfología de una fase juvenil.

Casos neoténicos en cavernícolas han sido señalados desde fechas tempranas, particularmente en urodelos, peces e insectos. Las salamandras cavernícolas *Proteus anguinus*, *Typhlomolge rathbuni* y *Gyrinophilus subterraneus*, p.ej., mantienen branquias -un carácter juvenil- en el estado adulto (VANDEL, 1965; BRANDON, 1971; BESHARSE & HOLSINGER, 1977). El pez cavernícola *Speoplatyrhinus poulsoni* comparte con las formas juveniles de *Typhlichthys subterraneus* caracteres tales como el tamaño corporal (POULSON, 1963). El ortóptero cixiido *Oliarius polyphemus* parece haber evolucionado de un ancestro similar a *O. inaequalis* por retención de caracteres ninfales en el estado adulto, los cuales resultan ventajosos para desenvolverse en el habitat subterráneo (HOWARTH, 1986). La *neotenia* puede así estar envuelta en la adquisición de algunos caracteres o incluso en una divergencia rápida y global de la nueva forma cavernícola.

Pero no todos los caracteres de las formas neoténicas retienen el estado juvenil (TOMPKINS, 1978); la evolución es un mosaico, incluso cuando ésta ocurre por neotenia. En salamandras, por ejemplo, muchos linajes neoténicos (tal como *Amphiuma*; Figura 6) han evolucionado caracteres adicionales especie-específicos que no son la consecuencia de neotenia.

Los caracteres externos de la flor *Delphinium nudicaule*, la cual se ha adaptado a la polinización por colibríes, ilustra claramente la evolución en mosaico. Globalmente la flor se asemeja al capullo de una especie ancestral polinizada por abejas, y por tanto es paedomórfica; pero el pétalo portador de néctar se desarrolla más rápidamente y alcanza una condición peramórfica (GUERRANT, 1982). Ambas, paedomorfosis y peramorfosis, son evidentes en la misma flor (Figura 7).

En cavernícolas acuáticos además de paedomorfosis es frecuente lo que se ha dado en llamar progénesis. En este caso, además de la similitud con las etapas larvarias o juveniles ancestrales, el desarrollo somático y el crecimiento son interrumpidos por la precoz adquisición de la madurez sexual, dando por resultado un tamaño diminuto en los adultos (SCHMINKE, 1981; WESTHEIDE, 1987). La gran cantidad de formas progenéticas en el medio intersticial es un ejemplo de paralelismo y convergencia de caracteres similar o comparable al troglomorfo entre cavernícolas, y ha sido señalado para ostrácodos Xestoleberididae, syncáridos Anaspidae y Bathynellacea, isópodos Microparasellidae y Janiridae, anfípodos Hadzidioidea y Talitroidea, diversos grupos de copépodos, gastrópodos

Opisthobranchia, poliquetos Dorvilleidae y Dinophilidae, e incluso en Loricifera, Ascidiacea y Tardigrada (DANIELOPOL & BONADUCE, 1990; NEWMAN, 1983; SCHMINKE, 1981; OHDNER, 1952; MATSUDA, 1982). Grupos totalmente intersticiales, como crustáceos Mystacocarida y Thermosbaenacea, sin representantes epígeos actuales, tienen un origen progenésico (COINEAU & BOUTIN, 1989). Igualmente ha sido sugerido un origen progenésico para muy diversos crustáceos parásitos. Algunas especies de salamandras muy pequeñas tienen caracteres semejantes a los de las formas juveniles de grandes especies relacionadas; por ejemplo, muchos elementos del esqueleto están ausentes o no totalmente osificados (ALBERCH & ALBERCH, 1981; HANKEN, 1984). En estos casos, la progénesis tiene un amplio efecto en el organismo y afecta a la forma de numerosos caracteres.

El pequeño tamaño de las formas intersticiales constituye una adaptación positivamente seleccionada por este habitat y normalmente ocurre en simpatria, bien sea a partir de alguna fase larvaria intersticial de ancestros con desarrollo meropláctico, o a partir de la forma adulta de ancestros epibénticos que ya eran progenésicos.

La paedomorfosis y neotenia en cavernícolas es un fenómeno frecuente, no restringido a especies procedentes del intersticial, y del mismo modo implica cambios rápidos y especiación simpátrica asociados a la adaptación al ambiente cavernícola. Ejemplos neoténicos en cavernícolas son comunes en opiliones, insectos, salamandras y peces. En fauna cavernícola stygobia, cuyos ancestros proceden del intersticial, la evolución cavernícola trae consigo nuevos cambios seleccionados por el ambiente: la tendencia progenésica a adquirir un tamaño diminuto o formas extraordinariamente adelgazadas, aptas para desplazarse entre los granos de sedimento, se invierte; en comparación con sus más próximos relativos los cavernícolas stygobios tienden al gigantismo y a una marcada estrategia de la K, en concordancia con el mayor volumen de los espacios en cavernas y la creciente adversidad del habitat. Un claro ejemplo lo suministran los isópodos *Stenasellus* y anfípodos *Niphargus*.

Muchos autores han sugerido que algunos grupos mayores de animales se han formado a partir de ancestros neoténicos o progenésicos. Por ejemplo, caracteres asociados con la falta de vuelo en algunas aves, como las avestruces y los rascones, tienen una condición juvenil; los insectos se han formado a partir de una condición larval hexápoda presente en ancestros similares a los Chilopoda; los cordados pueden haber evolucionado a partir de larvas de tunicados con aspecto de renacuajo. Los seres humanos retienen en el estado adulto caracteres juveniles de los simios (p.ej., la cara corta y el cráneo relativamente grande), y han sido citados muchas veces como ejemplos de neotenia (GOULD, 1977).

Las consecuencias de cambios evolutivos en el tamaño del cuerpo son algunas veces espectaculares. Por ejemplo, en la forma extinta *Megalocerus giganteus* (la más grande especie de ciervo que ha existido), el crecimiento alométrico tiene por resultado unos cuernos monstruosamente grandes (GOULD, 1974), lo que constituye un ejemplo de hiper morfosis, pero sin utilidad aparente para el organismo. En pseudoscorpiones cavernícolas, como *Neobisium*, el incremento en el tamaño del cuerpo va acompañado de un exagerado desarrollo de los pedipalpos (ver Figura 16); la hiper morfosis en este caso tiene un claro valor adaptativo.

Conviene destacar que los cambios alométricos no son sencillos, o pueden admitir más de una explicación, y, usualmente, no afectan a un único carácter del organismo, sino que actúan en mosaico y de modo variable sobre un conjunto de caracteres. El carácter u órgano hipertrofiado (en relación al tamaño del cuerpo) puede ocurrir por un retardo en el alcance de la madurez sexual si el coeficiente alométrico es mayor que 1 (es el ejemplo de hiper morfosis en la Figura 5A); puede llegarse al mismo resultado por un incremento en la tasa de crecimiento K_y , sin variar la edad a la que cesa el crecimiento (es el caso de aceleración, Figura 5C); y puede también alcanzarse igual resultado, aunque el coeficiente alométrico sea igual o menor que 1, si la aceleración es acentuada. Es decir, que el mismo resultado admite distintas descripciones teóricas, ya que las tasas y coeficientes no son entidades constantes y uniformes. Es habitual además que se desconozca los valores alométricos ancestrales (sobre todo en invertebrados); la descripción de un proceso en términos alométricos, en consecuencia, se efectúa más bien por comparación (alometría interespecífica) con los taxa más próximos. MAGNIEZ (1985) ha mostrado que el cambio en Stenaseillidae troglobios afecta al tamaño y forma del cuerpo (gigantismo), a la forma de los exopoditos de los pleópodos y al número de espinas en los dactilopodios de los pereiópodos; la comparación entre formas intersticiales y cavernícolas revela que los cambios (o las diferencias) son graduales y ocurren por una progresiva reducción en la expresión de la estructura de un dado órgano, o como una retardo ontogénico en la aparición de otro órgano. Es decir, que muchos procesos alométricos no sustentan la idea de una mutación que modifica una tasa de crecimiento constante; el cambio ocurre por una pérdida de funcionamiento de mecanismos genéticos que controlan la expresión estructural responsable de la edificación de los órganos, la cual actúa durante la ontogénesis. De modo similar puede decirse que los cambios neoténicos involucran procesos de expresión, cuyo resultado es observable de modo comparado (existe similitud entre el carácter neoténico adulto y su fase juvenil o embrionaria en otros taxa); sin embargo, el decrecimiento de K_y en relación a K_x (y la relativa condición juvenil del carácter y pero no del carácter x , Figura 5D) no es "explicada" sino simplemente descrita. Las "causas" deben buscarse en los mecanismos fisiológicos y genéticos que controlan la expresión diferencial. Este punto será tratado en el siguiente apartado. De modo preliminar, queremos destacar aquí que los cambios implicados en el troglomorfo involucran la evolución en mosaico de diferentes caracteres, actuando distintos procesos alométricos y heterocrónicos de modo combinado. Su resultado en el fenotipo de los troglobios es, en la mayoría de las ocasiones, una expresión combinada de paedomorfosis y peramorfosis.

PATRONES DE DESARROLLO E INTEGRACION DEL DESARROLLO

Las descripciones genéticas de diferencias fenotípicas y los modelos matemáticos de cambios en la forma, tal como los modelos de crecimiento alométrico, proveen un cuadro algo abstracto de los cambios que ocurren en los procesos de desarrollo que están implicados en evolución. No obstante, útiles como son, estas descripciones abstractas no nos dicen nada sobre los mecanismos por medio de los cuales los cambios en el DNA son trasladados a cambios en morfología. No tenemos idea p.ej. de qué podría hacer a nivel molecular o a nivel celular que *Drosophila melanogaster* se transformara en *D.simulans*, un pseudoescorpión epígeo *Obisium* en un troglobio *Neobisium*, y mucho menos un ancestro aneloideo en un artrópodo. De toda la Biología, los mecanismos de desarrollo son el área de mayor ignorancia, aunque ellos son la pieza central en todas las grandes cuestiones de la evolución. ¿Qué hace que algunos caracteres sean más variables que otros?. ¿Qué determina que algunas mutaciones inicien cambios evolutivos importantes, mientras que otras tienen efectos deletéreos?. Estas preguntas de la biología del desarrollo son centrales al problema de qué ocasiona que algunos caracteres puedan evolucionar más rápidamente que otros.

Los mecanismos por los cuales algunos genes ejercen sus efectos morfológicos son conocidos, pero prácticamente sólo en el caso de mutaciones simples y drásticas; raramente un genetista será capaz de determinar el mecanismo a través del cual una diferencia génica entre especies relacionadas causa sus diferencias morfológicas (FUTUYMA, 1986). Similarmente, pocos estudios de embriología experimental describen los mecanismos que causan diferencias entre especies relacionadas.

1. La base genética y la base del desarrollo en la evolución morfológica.

Al preguntar qué cambios genéticos causan cambios evolutivos en la morfología, conviene primero establecer algunas respuestas simples. Los cambios en la cantidad de DNA, p.ej., tienen poco valor predictivo. Especies cercanamente relacionadas pueden diferir acentuadamente en el tamaño del genoma, y la cantidad de DNA tiene poca relación con la complejidad morfológica o con la edad de origen de un grupo. Los cambios morfológicos generalmente no son causados por cambios en la estructura de los cromosomas. Algunos ejemplos de efectos de posición son conocidos; por ejemplo, algunos genes en *Drosophila* cesan de funcionar cuando ellos son desplazados por una inversión cromosómica a una región heterocromática. Pero, la inmensa mayoría de las alteraciones estructurales en los cromosomas no tienen efectos fenotípicos evidentes, y especies similares frecuentemente difieren mucho en la configuración de sus cromosomas.

Por lo que es conocido, el cambio morfológico raramente involucra la evolución de enzimas o proteínas enteramente nuevas. Más aún, los tipos de células histológicamente reconocibles son altamente conservativos en evolución, difiriendo escasamente a través de todos los Metazoa (GERHART et al., 1982). Más bien, gran parte de la evolución morfológica parece consistir en cambios en la organización espacial de los distintos tipos de células en el organismo en desarrollo, en el tiempo al cual los tipos de células y tejidos se diferencian, y en la forma geométrica de los tejidos y órganos.

El fenotipo en cualquier estado de su ontogenia es la consecuencia de interacciones entre tejidos y células, y entre el organismo y factores físicos; la tensión física de la contracción muscular p.ej. es necesaria para el desarrollo y mantenimiento de la forma normal de un hueso. Más aún, cada etapa en el desarrollo depende de condiciones de desarrollo previas. Incluso en las más tempranas etapas, la diferenciación en muchos embriones depende de la organización espacial de factores en el citoplasma del huevo, los cuales son establecidos durante la oogénesis; estos factores aparentemente incluyen miles de diferentes secuencias de RNAs mensajeros maternos y también incluyen a la matriz citoesquelética que organiza su localización (RAFF & KAUFMAN, 1983). Consecuentemente el citoplasma del huevo es tan crucial para fundar el desarrollo de un embrión como lo es el genoma del embrión. Pero este fundamento citoplasmático está así mismo bajo control genético. P.ej., el polimorfismo de un gen nuclear determina la dirección de enrollamiento en el caracol *Lymnaea peregra*, pero el gen actúa alterando el citoplasma del huevo, que a su vez determina la dirección de clivaje; así, el enrollamiento de la progenie está enteramente determinado por el genotipo materno (es un efecto materno).

En último término, todos los eventos del desarrollo pueden ser alterados por cambios en los genes y, en este sentido, son causados por los genes. Pero el desarrollo es *epigenético*: éste depende de eventos previos de desarrollo que no pueden ser entendidos meramente en términos de acción primaria de los genes.

2. Diferenciación de células y tejidos.

Algunos genes, como aquellos que codifican las inmunoglobulinas en los mamíferos, experimentan rearrreglos en diferentes células somáticas, y esto influencia la diferenciación celular. Gran parte del genoma nuclear, no obstante, es homogéneo en todo el soma y la citodiferenciación ocurre por medio de la expresión diferencial de los genes en respuesta a señales, presumiblemente de naturaleza química. Algunas de estas señales son hormonas; p.ej., muchos tejidos de los anfibios experimentan cambios metamórficos en respuesta a un incremento en la concentración de tiroxina. La tiroxina es producida en la glándula tiroidea en respuesta a la descarga de tirotrópina por la pituitaria, la cual a su vez es estimulada por la descarga en el hipotálamo del cerebro de una hormona inductora de la

producción de tirotrópina. En algunos anfibios que han evolucionado recientemente por neotenia, tal como el axolote *Ambystoma mexicanum*, las glándulas tiroideas y pituitaria pueden funcionar normalmente, y la metamorfosis puede ser inducida por inyección de tiroxina. Así, la neotenia ha evolucionado a través de un cese en el mecanismo de descarga hipotalámico. Pero el tratamiento con tiroxina no induce la metamorfosis en otras salamandras que tienen una historia evolutiva neoténica más antigua (Figura 6), en las cuales los tejidos han perdido la habilidad de responder a la tiroxina (DENT, 1968). La base genética y molecular de estos cambios en competencia no es conocida.

La diferenciación de tejidos frecuentemente depende de la inducción por los tejidos vecinos, presumiblemente a través de la difusión de señales químicas (aunque en muchas instancias se desconoce la identidad de las sustancias químicas, los mecanismos involucrados en su producción, y los mecanismos de respuesta). P.ej., las lentes del ojo de los vertebrados se desarrollan bajo sucesivas influencias inductoras del endodermo, centro del mesodermo, y del globo óptico en desarrollo (RAFF & KAUFMAN, 1983). El globo óptico por sí mismo se desarrolla en respuesta a la inducción por el mesodermo precordial durante la gastrulación. En un mutante sin ojos del axolote, el globo óptico falla en desarrollarse debido a que es incapaz de responder al inductor mesodermal. En algunas poblaciones cavernícolas del pez charácido mexicano *Astyanax mexicanus*, los ojos son degenerados debido a una genéticamente reducida capacidad del globo óptico de inducir el desarrollo de lentes (CAHN, 1959). En ésta como en muchas otras instancias, es posible explicar un evento evolutivo que resulta de la pérdida de un mecanismo de desarrollo (tal como la falla para producir o responder a una influencia inductora); es más difícil entender cómo evolucionó previamente el sistema de desarrollo ancestral.

3. Morfogénesis y formación de patrones.

La adquisición de la forma de un órgano, en el conjunto del organismo, es denominada *morfogénesis*. La morfogénesis y la diferenciación de tejidos, juntas, determinan la estructura: la citodiferenciación del primordium de una pata resulta en hueso, músculos y otros tejidos, mientras que los factores que gobiernan la morfogénesis determinan la forma y tamaño del apéndice. Varios mecanismos están involucrados en la morfogénesis (WESSELS, 1982). Algunas estructuras son formadas por la migración de células individuales; los melanocitos (células pigmentarias) de los vertebrados, p.ej., son derivados de la cresta neural. El tamaño y forma de las estructuras formadas a partir de masas de células mesenquimáticas puede ser influido por la tasa y duración de la mitosis, por la orientación espacial de la mitosis, y por la densidad del empaquetamiento celular. Alguno o todos estos factores pueden influir en el crecimiento alométrico, pero existe muy poca información sobre estos aspectos. Una mutación en el ratón casero, que previene que la cara se elongue en un hocico agudo, aparentemente actúa incrementando la densidad del empaquetamiento celular, posiblemente al incrementar la adhesión entre las células.

Entre los más importantes factores de desarrollo en la evolución zoológica están aquellos que determinan el número y arreglo espacial de las estructuras, tal como el número de artejos en una antena, la disposición de los apéndices en determinadas partes del cuerpo, o la distribución de sedas en el cuerpo de los artrópodos. Estos patrones implican mecanismos por medio de los cuales la citodiferenciación y morfogénesis ocurren en ciertos lugares más que en otros. Las diferencias en el patrón espacial de la mitosis, pueden por ejemplo determinar el grado o el modo en que determinados elementos y artejos resultan fusionados o no, un carácter que diferencia a muchos géneros de arácnidos y crustáceos.

Muy pronto en la historia de la embriología experimental, fue desarrollado el concepto de *gradientes de sustancias inductoras*. P.ej., las células del borde posterior del ala en desarrollo de un pollo inducen el desarrollo de tres dedos (II, III y IV), los cuales no se diferencian si el borde posterior es removido. Si el tejido posterior del ala es engrapado sobre el borde anterior, una imagen-espejo es formada en esta extremidad, con la secuencia de dedos IV, III, II, III, IV. Esto es interpretado como que los dedos sucesivos anteriores se desarrollan en respuesta a concentraciones sucesivamente más bajas de alguna sustancia producida por la región posterior. WOLPERT (1982) sugiere que las células ganan *información posicional* del gradiente de concentración, y que se diferencian en base a su posición. Los cambios evolutivos en patrones, entonces, se producirían a través de cambios genéticos en las respuestas celulares a su posición.

Alternativamente, la evolución puede ocurrir por alteración del gradiente de concentración. En este caso, la sustancia inductora forma un *prepatrón* (STERN, 1968), del cual el patrón último de las estructuras es una respuesta. El tarso de una hembra de *Drosophila*, p.ej., tiene un prepatrón subyacente para el desarrollo de una comba masculina (una densa mancha de pelitos modificados), ya que si las células epidérmicas del macho son puestas sobre el tarso de una hembra, producen el desarrollo de dicha comba masculina, aunque la situación ordinaria es que ésta no se forma en el tarso de las hembras.

Algunos prepatrones complejos pueden, teóricamente, ser generados simplemente. El matemático Alan TURING (1952) mostró que si dos sustancias que reaccionan, para dar una sustancia inductora, se difunden a través de un área (o "campo"), la reacción puede generar una *onda patrón* en la concentración del inductor. El patrón dependerá del tamaño y forma del campo, de las tasas de difusión de los precursores, y de la cinética de su reacción. Cambios en el arreglo de la onda patrón o en la concentración total del inductor pueden entonces cambiar el patrón de las estructuras que se desarrollan en respuesta al inductor (Figura 8). SONDHI (1963) invoca este modelo para explicar las alteraciones en el patrón de sedas en la cabeza de *Drosophila* seleccionadas por su alto número de sedas. Las nuevas sedas aparecen consistentemente en posiciones específicas (Figura 9), como si la selección ocurriera debido a la

concentración de un inductor que está presente con un patrón específico en el tipo salvaje de estas moscas pero que es insuficiente para inducir la formación de sedas en determinadas posiciones. En algunos stocks todos los grupos de sedas eran derivados a nuevos sitios, como si el prepatrón hubiese derivado según el modelo de Turing. Un aspecto interesante del trabajo de Sondhi es que ciertos patrones nuevos, a pesar de que nunca han sido observados en drosophilidos normales, se asemejan mucho a otros que están presentes en otras familias de moscas (Figura 9).

La teoría de Turing ha sido extendida matemáticamente por MURRAY (1981) a un modelo de coloración en los mamíferos. Suponiendo que la melanina sea formada por una reacción química de la clase propuesta por Turing, Murray predice que debería desarrollarse una pigmentación uniforme tanto si el campo fuera muy pequeño o muy grande, como si el prepatrón fuera formado muy pronto o muy tarde en su desarrollo. Por encima de un tamaño de campo mínimo, se desarrolla un patrón unidimensional de rayas; a medida que el tamaño de campo se incrementa, emergerá un patrón bidimensional de motas. Así, sobre una superficie con forma cilíndrica, tal como una pata o una cola, las manchas o motas podrán desarrollarse en la extensa área basal, más gruesa, pero sólo se desarrollarán bandas cerca del extremo, más delgado, patrón éste que es observado en la coloración de muchos mamíferos. La teoría de Murray sugiere que no podrían existir mamíferos a rayas con colas moteadas.

4. Conservatismo e integración del desarrollo.

Alteraciones atávicas, o "retrocesos" hacia la forma ancestral, pueden ocurrir por mutaciones o por anomalías del desarrollo no-genéticas, que pueden ser inducidas experimentalmente (HALL, 1984). Las ballenas ocasionalmente presentan extremidades posteriores rudimentarias, y los caballos a veces desarrollan dedos laterales. En las aves, la fíbula ordinariamente se desarrolla sólo como una pequeña punta, mientras que la tibia, fusionada con los huesos tarsales, forma el hueso más grande de la pierna del pollo. HAMPE (1960) mostró que cuando se inserta una delgada lámina de mica entre la tibia y la fibula en desarrollo del pollo, la fibula crece a la misma longitud que la tibia. La fíbula ampliada induce que los huesos tarsales se desarrollen separadamente de la tibia, produciendo un patrón muy similar al de *Archaeopteryx* (Figura 10).

Las anomalías atávicas ponen en evidencia que algunos mecanismos de desarrollo son altamente conservativos en evolución. La embriología experimental ha suministrado muchos ejemplos de este conservatismo. P.ej. la dermis de los vertebrados induce la diferenciación de estructuras epidérmicas. La epidermis embrionaria de un lagarto, cuando se inserta en la dermis de un ratón, desarrolla escamas con un patrón típico de los pelos de un ratón (DHOUILLY, 1973); la "señal" de la dermis es conservativa y permite provocar una respuesta atravesando la línea entre clases zoológicas distintas. En los vertebrados dentados, los dientes se forman de la epidermis en respuesta a la inducción por la mandíbula mesodérmica. KOLLAR & FISHER (1980) reportan que el epitelio de la mandíbula de los embriones de pollo desarrolla dientes si es colocado en la mandíbula mesodérmica de un ratón, un ejemplo sorprendente de conservación de una respuesta a la inducción la cual no ha sido expresada durante más de 80 millones de años.

Algunos mecanismos de desarrollo, entonces, retienen su integridad incluso si ellos no han sido expresados fenotípicamente durante millones de años. El genoma retiene además una latente capacidad fenotípica que puede ser expresada por retrocesos evolutivos. Se puede entender en algunas instancias por qué estructuras que aparecen en el embrión, son perdidas más tarde, ya que ellas sirven para funciones de desarrollo críticas; p.ej., la notocorda de los vertebrados, a pesar de que ya no sirve para su función original de soporte estructural, hace su aparición temporal porque ella induce el desarrollo del sistema nervioso. Los mecanismos críticos de desarrollo, en consecuencia, no están libres para evolucionar rápidamente.

Por otra parte, la forma puede ser más conservativa que la vía de desarrollo utilizada para alcanzarla. P.ej., los dedos son formados por muerte celular en las regiones interdigitales de los amniotas, pero ocurren por división celular en los puntos de crecimiento digital en los anfibios. La mayoría de los alelos que afectan a un carácter poligénico pueden cambiar su frecuencia por deriva genética, a pesar de que el carácter es mantenido constante por selección estabilizadora; por tanto, una vía de desarrollo puede evolucionar mientras que la forma de su producto es retenida. El citoesqueleto del protozoo ciliado *Tetrahymena* es constante en su forma entre las especies del género, pero las proteínas de las cuales se compone difieren grandemente de unas a otras especies (WILLIAMS, 1984). Muchas de las partes de un organismo, entonces, están tan integradas que su forma retiene una identidad a través del tiempo evolutivo, a pesar de los cambios en su constitución molecular y en sus vías de desarrollo.

El troglomorfo en cavernícolas de distintos grupos zoológicos puede entonces ser visto como la iteración de procesos similares (alométricos, heterocrónicos, neoténicos, de simplificación y reducción de estructuras en unos casos, de "retrocesos" atávicos en otros) actuando en mosaico para producir estructuras que, en su conjunto, resultan funcionalmente ventajosas en el medio subterráneo. Ello es posible porque el genoma de los diferentes organismos retiene un gran almacén latente, común a diversos animales, que permite "disparar" o "bloquear" mecanismos de desarrollo (que controlan la expresión estructural responsable de la edificación de los órganos) - en respuesta a las condiciones ambientales-, lo que da por resultado el fenotipo troglomorfo. Los caracteres implicados no son entonces controlados por unos pocos genes actuando de modo independiente, sino que están fuertemente integrados a mecanismos y vías de desarrollo bajo control genético.

Otro aspecto del desarrollo es aquel que abarca constricciones o discontinuidades. En la mayoría de los casos las discontinuidades entre taxa superiores son la simple consecuencia histórica de extinciones. La divergencia filogenética entre diferentes linajes a partir de

un ancestro común produce también discontinuidad; por ejemplo, nunca ha habido un intermedio entre el caballo moderno y los rinocerontes modernos. Inversamente, los caracteres son correlacionados entre especies distintas porque éstas poseen un ancestro común (RAUP & GOULD, 1974). Discontinuidades menores son debidas a la adaptación diferencial al ambiente: picos discretos en el relieve adaptativo; pero otras no son debidas a la selección ambiental sino a factores internos: las llamadas *constricciones de desarrollo* (ALBERCH, 1982; MAYNARD SMITH et al., 1985). Estas son, posiblemente, las menos conocidas. La genética de poblaciones describe el destino de variaciones una vez que se han formado, pero no predice cuáles variaciones serán formadas y cuáles no. La mayoría de las constricciones de desarrollo no son debidas a principios físicos ni a la acción de los genes, sino que son productos de la evolución y, por tanto, son históricamente contingentes.

El sistema de desarrollo puede haber sido canalizado diferencialmente en diferentes taxa, por lo que se pueden formar diferentes variaciones. Por ejemplo, la reducción de los dedos, un evento común en la evolución de los anfibios, usualmente entraña pérdida parcial de los dedos preaxiales en las ranas, mientras que en las salamandras implica una pérdida completa de los dedos postaxiales. Los dedos preaxiales de las salamandras son los primeros en diferenciarse durante la ontogenia, mientras que los dedos centrales y postaxiales se diferencian primero en las ranas. Cuando un inhibidor de la mitosis es aplicado a las extremidades en desarrollo (Figura 11), las falanges y dedos que fallan en diferenciarse son aquellos que se desarrollan en último lugar: los postaxiales en las salamandras, y los preaxiales en las ranas (ALBERCH & GALE, 1985).

Los *Stenasellus* y *Proasellus* cavernícolas proveen otro buen ejemplo. Las especies de *Stenasellus* poseen 2 espinas esternas sólo una (Figura 12) en los dactilopodios de los pereiópodos 2 a 7. *Stenasellus virei* (del País Vasco y región nord-Pirenaica) ejemplifica el modo de aparición de la segunda espina. En la subespecie freática *S.v.virei* todos los pereiópodos (desde el 2 hasta el 7) tienen 2 espinas en los adultos (Figura 12-B); su fórmula es: 222.222. Por el contrario, la subespecie troglobia *S.virei hussoni* es 111.111 (Figura 12-C). No obstante, en algunas cuevas de los Pirineos franceses, las poblaciones de *S.v.hussoni* incluyen algunos ejemplares muy viejos y grandes; éstos muestran algunas veces, pero sólo en algunos de los pares de pereiópodos, 2 espinas. Por tanto, en estos ejemplares de edad progresivamente mayor, la fórmula típica de la subespecie *S.v.h.* (111.111) se transforma en 211.111, luego en 211.211, a continuación en 221.221 y, en raros casos, esta evolución conduce a 222.222, la misma que en la subespecie típica. Por tanto, la diferencia en este carácter entre *S.v.v.* y *S.v.h.* no reside en que la primera tenga 2 espinas y la segunda sólo una, sino en el hecho de que en *S.v.v.* la segunda espina aparece siempre, en todos los ejemplares, y tempranamente en su desarrollo, mientras que en *S.v.h.* la formación de la segunda espina está fuertemente retrasada en su ontogénesis. El retraso es tan grande que la segunda espina no llega a formarse en la mayoría de los ejemplares, y se forma sólo en raras ocasiones en ejemplares de gran edad y talla, y sólo en parte de sus pereiópodos; sólo en casos excepcionales llega a formarse en todos. Así parece como que el mecanismo genético responsable de la formación de las espinas esternas fuera funcional en *S.v.v.* y estuviera reprimido o inhibido en la forma troglobia *S.v.h.* (MAGNIEZ, 1985). En otros caracteres de *Stenasellus* y *Proasellus* se presentan casos semejantes al descrito. Parece, en consecuencia, que las diferencias de desarrollo que han evolucionado en estos taxa determinan las variaciones que pueden formarse y resultar fijadas durante su evolución.

Las correlaciones genéticas entre caracteres que previenen que ellos evolucionen independientemente, son otra forma de evolución de constricciones del desarrollo. OLSON & MILLER (1958) y RIEDL (1977, 1978) han propuesto que las correlaciones genéticas y del desarrollo evolucionan por selección natural. Dado que tanto como el 85% del genoma puede intervenir para dar forma al desarrollo, un carácter u otro muy difícilmente podría sufrir un maladaptativo accidente de desarrollo, lo que sí ocurriría con frecuencia si cada gen fuera expresado independientemente. Riedl argumenta que si los caracteres están bajo un sistema de control jerárquico de modo que ellos se desarrollan en sets integrados, habrá efectivamente muy pocos caracteres independientes, y a su vez muy pocas oportunidades para el desarrollo de errores. Así, los "interruptores" genéticos mayores dispararían la acción coordinada de grupos de otros genes. Los loci en los complejos Antenapedia y Bithorax de *Drosophila* parecen ser interruptores de esta clase; p.ej., los genes que dan forma a la estructura de una pata normal tienen el mismo efecto sobre patas que se desarrollan en lugar de antenas. Tal integración debería ser esperada, especialmente en el caso de caracteres funcionalmente relacionados tales como las longitudes de las mandíbulas superior e inferior en los mamíferos.

La integración del desarrollo impone constricciones a la evolución, pero tiene también otras consecuencias (RIEDL, 1978). Si caracteres de desarrollo integrados son controlados por "interruptores" genéticos, la mutación de los interruptores puede causar que el desarrollo proceda por un diferente, pero armonioso, canal. Tales sistemas integrados podrán probablemente desplegar un limitado y recurrente repertorio de variaciones, dando lugar a evolución paralela y a atávicas variantes que revelan de un modo recapitulatorio los fundamentos ancestrales del programa de desarrollo. Si cada uno de los virtualmente infinitos caracteres que puede tener un organismo fuera variable de modo independiente y estuviera sujeto a selección ambiental, muchas de las similitudes entre especies tendrían que ser atribuidas a similitud de función más que a ancestros comunes; pero los elementos individuales de sistemas de desarrollo altamente integrados no pueden ser fácilmente cambiados sin disrumpir la función. Así, la *homología*, la traza de un linaje común que hace posible el análisis filogenético y la clasificación evolutiva, "es la consecuencia de la fijación epigenética más allá de los requerimientos funcionales recientes" (RIEDL, 1977).

La integración del desarrollo, a pesar de que constriñe las vías de la evolución, hace posible la evolución de sistemas complejos. La diferencia en la longitud de una pata entre dos vertebrados puede ser descrita en términos de diferencias en las dimensiones de los huesos, músculos, vasos sanguíneos, y nervios, pero los individuos no difieren en separados loci controlando cada una de estas

estructuras. Más bien, un sistema simple de control las altera en concierto. Si un cambio en la longitud de una pata requiriera de una mutación separada para cada uno de los elementos de la pata, la probabilidad de que un individuo heredara la constelación de mutaciones necesarias para una pata propiamente formada pero más larga, sería desvanecientemente pequeña. Dada la integración del desarrollo, el cambio coordinado en los elementos de la pata se transforma no sólo en teóricamente probable, sino en físicamente observable. Los cambios evolutivos heterocronos, tales como la neotenia o la progénesis, representan el extremo del cambio coordinado debido a su integración del desarrollo. Así, el problema mayor de la macroevolución, la evolución de caracteres complejos que no pueden funcionar a menos que sus partes actúen en concierto, puede ser parcialmente resuelto por la naturaleza integrada y jerárquica que presenta el desarrollo.

EL TROGLOMORFISMO EN ZONAS TEMPLADAS Y TROPICALES

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

En las últimas décadas ha sido descubierta una abundante y diversa fauna troglobia en cuevas tropicales, en blue-holes, en islas de reciente origen y en jóvenes cuevas de lava, de América Latina, África, Sudeste Asiático e islas del Pacífico. En muchos casos ha podido demostrarse una escasa antigüedad de las cavernas en algunas de estas regiones y, por consiguiente, ha quedado firmemente establecido que la evolución troglobia no necesariamente requiere mucho tiempo. Esta es una primera conclusión. A la vez, y a diferencia de las zonas templadas, muchos cavernícolas especializados de los trópicos conviven parapátrica o simpátricamente con formas epigeas de sus mismos linajes, es decir, poseen parientes epigeos taxonómica y geográficamente muy próximos.

Un ejemplo ilustrativo de esta situación, predominante en zonas tropicales, puede ser suministrado por el decápodo pseudothelphúsido *Chaceus caecus*, de la Sierra de Perijá, Venezuela. Esta especie, descubierta por el autor y descrita por RODRIGUEZ & BOSQUE (1990), es completamente depigmentada y ciega (el pedúnculo ocular, atrofiado, carece de apex globular y no tiene trazas de pigmentos ni facetas, existiendo un gran espacio vacío en cada órbita); su cuerpo y apéndices son muy elongados y estilizados, particularmente las quelas y patas del tercer par; posee además otros caracteres distintivos en los gonópodos del macho, denticulación del caparazón, papilación de su superficie, elongación de los dactilos y uñas de los pereiópodos. Indicaciones de cambios en su estrategia de vida son aportados por el pequeño número de descendientes (8 juveniles en la cámara incubadora abdominal de las hembras, en comparación con 25 a 125 en otras especies de la familia) y gran tamaño de los mismos (0.22 de la longitud de las madres) (RODRIGUEZ & HERRERA, 1994). Un análisis filogenético y cladístico ha mostrado que de entre las seis especies del género *Chaceus* (el cual constituye un grupo monofilético en la tribu Strengerianini), *Ch. caecus* comparte algunos caracteres con *Ch. motiloni* y *C. pearsei*, siendo las semejanzas mayores con *Ch. motiloni*, el cual es considerado su más probable especie hermana. Esta última es un troglófilo que cohabita con *Ch. caecus* en la localidad-tipo (la Cueva de Punto Fijo), pero se encuentra sólo en la zona de entrada más superficial, mientras *Ch. caecus* habita en el ambiente profundo de varias cuevas de la región. *Ch. motiloni* es una forma robusta, con grandes ojos y pigmentación marrón-rojiza o chocolate, sin modificaciones troglomorfas (Ver morfología comparada en Figura 13). Ejemplos comparables se presentan en muchos otros grupos zoológicos, en los cuales las formas troglobias, no-relictuales, pero con troglomorfo semejante al de cavernícolas templados, tienen parientes epigeos y troglófilos taxonómica y geográficamente muy próximos (ver p.ej.: CHAPMAN, 1986; GALAN, 1995).

Simultáneamente, existen en cuevas tropicales ejemplos de formas relictas de considerable antigüedad (se incluyen ejemplos sobre este aspecto en los próximos apartados), aunque predominan las formas no-relictuales (DECU et al., 1987; GALAN, 1982, 1995; GALAN & HERRERA, 1998; ORGHIDAN et al., 1977). De ello se puede deducir que la evolución troglobia no sólo puede haber ocurrido en el pasado sino que también ocurre activamente en la actualidad. Hoy la principal diferencia entre cavernícolas de zonas tropicales y templadas reside en sus proporciones en el conjunto de la fauna cavernícola de una región.

Para abordar de modo global el tema del troglomorfo es necesario referirse antes a la zonación del habitat subterráneo, a las condiciones adversas que éste presenta, y a las características comparadas de los troglobios tropicales y templados. De la comprensión global de estos aspectos se desprende una nueva visión de los factores y procesos que intervienen en la evolución troglomorfa.

1. Zonación del habitat subterráneo.

La zonación del habitat subterráneo implica colocar límites arbitrarios a lo que en realidad son gradientes. Las cavernas poseen una zonación física característica. Resumidamente puede hablarse de dos regiones, subdivididas en 4 zonas físicas distintas. Una región A, que comprende ambientes subsuperficiales y transicionales, y una región B, que comprende los ambientes subterráneos propiamente dichos. La región A comprende una zona de entrada en penumbra y una zona de transición; la región B comprende una zona ventilada y una zona profunda de aire en calma (Figura 14).

La zona de entrada más superficial suele recibir luz durante parte del día y a menudo se encuentra en ella plantas verdes y rellenos de materiales orgánicos procedentes del exterior. Sigue a continuación un sector en penumbra, de variable extensión, que muestra una gradación en los parámetros físicos, la cual va acompañada de una gradación paralela en la vegetación. Esta zona sirve frecuentemente de refugio a muchos invertebrados epigeos e higrófilos, que acuden a ella en busca de protección y condiciones más húmedas que las de superficie. Gran parte de esta fauna troglóxena se extiende a la siguiente zona.

Ya en oscuridad existe otra zona, transicional, desprovista de plantas verdes y caracterizada por variaciones climáticas importantes, formando parte de la región que hemos denominado A. Esta zona es muy dinámica y de límites ambiguos, y está sujeta a oscilaciones en la temperatura y humedad atmosférica (diarias y estacionales).

La región B es en cambio climáticamente muy poco variable, en total oscuridad y con humedad relativa elevada. En ella puede distinguirse: una zona bien aireada o ventilada, que comprende parte de la red de galerías visitables por el ser humano (macrocavernas), donde es frecuente la renovación del aire, y una zona de aire en calma o confinado, de más lenta renovación, que suele presentar valores de humedad próximos a la saturación, altas concentraciones de CO₂ y otros gases (YARBOROUGH, 1978), y una muy alta radioactividad natural (GADOROS, 1986). Esta zona comprende las partes más profundas de macrocavernas, galerías terminadas en "cul de sac" y una red de mesocavernas y vacíos menores, más profundamente incluidos en la roca-caja. En gran parte esta zona está constituida por mesocavernas y espacios menores, no accesibles a la penetración humana.

La región B constituye el habitat subterráneo propiamente dicho. En la zona oscura ventilada habitan los troglófilos; los troglobios ingresan temporalmente en ella si las condiciones de humedad son adecuadas. La zona oscura de aire en calma, mesocavernas y espacios menores contiguos a éstas, son el habitat característico de los troglobios; los troglófilos son accidentales en esta zona, ya que no son aptos para mantenerse indefinidamente en ella. La zona profunda puede por tanto comprender vacíos en muy diversa posición topográfica.

En la red tridimensional de espacios que afecta al volumen de un macizo, HOWARTH (1983) distinguió tres clases de tamaño biológicamente significativas: macrocavernas (mayores de 20 cm), mesocavernas (0.1 a 20 cm) y microcavernas (menores de 0.1 cm). La primera admite grandes vertebrados, la segunda es caracterizada por un microclima favorable a los artrópodos cavernícolas, mientras que la tercera es demasiado pequeña para la mayoría de los artrópodos cavernícolas. Lógicamente, estos límites son aproximados y dependen a su vez de las dimensiones de los organismos (incluyendo sus formas larvárias).

Para la fauna acuática la zonación indicada es menos significativa, ya que el habitat acuático subterráneo puede extenderse hasta la proximidad de la superficie, bien sea en la zona de infiltración o en la de surgencia, reduciéndose a su mínima expresión la región transicional. No obstante, el papel ecológico de esta región puede ser desempeñado por habitats transicionales, como el intersticial. En los biotopos de stygobios (gours, pequeñas charcas y zonas de agua en calma) es frecuente una baja concentración de oxígeno disuelto y elevados niveles de nitratos.

En resumen, en las cavernas pueden distinguirse tres ambientes ecológicos distintos: un *ambiente superficial* (el conjunto de la región A), un *ambiente intermedio* (la zona aireada de macrocavernas), y un *ambiente profundo* (la zona de aire en calma, que comprende sobre todo mesocavernas) (Figura 14).

2. Condiciones adversas del habitat subterráneo.

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

La primera barrera la constituye la oscuridad total. Algunos invertebrados troglóxenos dotados de quimiorreceptores o vertebrados dotados de ecolocación, podrán superar esta barrera y desplazarse en la zona oscura; pero la inmensa mayoría de los animales no está dotada de mecanismos de orientación que les permitan vivir y reproducirse en oscuridad total.

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

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

Barreras adicionales las constituyen las habilidades de los organismos para desenvolverse en el ambiente profundo, donde se acrecientan las condiciones adversas: recursos tróficos dispersos y escasos; red tridimensional y laberíntica de vacíos, a menudo con superficies rocosas húmedas y resbaladizas; atmósfera saturada con mezcla de gases; elevada radioactividad natural; niveles subóptimos de CO₂ y oxígeno en el aire; y bajo contenido de oxígeno en los cuerpos de agua (GALAN, 1991b; GALAN & HERRERA, 1998). Los cavernícolas deben adaptarse a vivir en estas condiciones de severo stress. La reducida tasa metabólica de los troglobios probablemente es uno de los mecanismos involucrados para sobrevivir bajo tales condiciones. Pocos animales pueden explotar el bioma subterráneo, aún cuando -paradójicamente- los recursos tróficos puedan ser ocasionalmente importantes.

En el ambiente profundo la concentración de dióxido de carbono es más elevada que en galerías aireadas, debido al menor intercambio de aire. La concentración de CO₂ puede alcanzar valores superiores al 10% ó 15% en volumen; este incremento es en parte debido a los procesos de disolución de la roca-caja por las aguas de infiltración y, por otra parte, a la presencia y fermentación de materia orgánica importada por las crecidas y contenida en los sedimentos. La concentración de CO₂ y otros gases (p.ej. metano, monóxido de carbono, amoníaco) puede ser mucho mayor localmente, en zonas poco ventiladas, con la consiguiente disminución de la concentración de oxígeno, y han sido reportados casos de condiciones anóxicas en cuevas del Estado Falcón (Venezuela) y de Minas Gerais (Brasil) (GALAN & LAGARDE, 1987; GALAN, 1995). Muchos otros autores han reportado casos similares en la literatura espeleológica, presentándose las elevadas concentraciones de CO₂ y otras mezclas de gases en el ambiente profundo.

Los datos hasta ahora examinados sobre las concentraciones de CO₂ en el aire de las cuevas o de O₂ disuelto en pequeños cuerpos de agua, sólo nos permiten saber que los troglobios y stygobios pueden tolerar concentraciones sub-óptimas, mucho más adversas que las toleradas por los troglófilos. Aparentemente, la producción de CO₂ (o el agotamiento de O₂) puede verse favorecida en las cuevas tropicales, tanto por su temperatura más elevada, la cual facilita la descomposición de la materia orgánica, como por la mayor cantidad de ésta que ingresa a las cuevas. Pero esta tendencia puede verse contrarrestada por la mejor ventilación de las galerías subterráneas en zona tropical.

Otro importante factor poco conocido es la elevada radioactividad natural en el aire de las cuevas. Señalado casi como una curiosidad física, recientemente ha recibido más atención por sus efectos en la ionización del aire, formación de aerosoles y génesis de espeleotemas (GADOROS, 1986; KLIMCHOUK et al., 1995). Las principales rocas karstificables (caliza, dolomita, yeso) siempre contienen pequeñas cantidades dispersas de uranio y torio. Las cuevas naturales -en general- deben ser consideradas como cavidades primariamente contorneadas por fuentes de radiación (YARBOROUGH, 1978; GADOROS, 1986).

Uno de los miembros de la serie de desintegración del uranio, el gas radón, es capaz de difundirse en las cuevas a una tasa considerable, siendo su concentración mucho más alta que en la atmósfera externa. Una característica fundamental del aire de las cuevas es los elevados niveles de radón y de sus productos hermanos. Estas concentraciones son controladas por la tasa de difusión del radón desde la roca-caja, así como por la tasa global de intercambio de aire de la caverna (KLIMCHOUK et al., 1995). Muchas mediciones de radioactividad beta y gamma en cuevas han demostrado diferencias significativas entre unos y otros lugares, incluso en distancias cortas. Si bien pueden existir diferencias en la tasa de emanación de radón, principalmente las concentraciones de radón son altamente dependientes del flujo de aire y, por lo tanto, de su renovación en la caverna o parte de ésta. Las más altas concentraciones son alcanzadas invariablemente en el ambiente profundo.

El radón es un isótopo alpha-activo y genera productos hermanos durante su ulterior desintegración: isótopos de polonio, bismuto y subsiguientes. Muchos de ellos, a su vez, son alpha emisores. Las partículas alpha tienen una energía de 4-10 MeV (5.482 MeV para aquellos producidos por la desintegración del radón) y una distancia de penetración en el aire de 2.5-10.6 cm. El impacto de las partículas alpha es una de las mayores razones de la elevada ionización del aire de las cuevas.

Estudios recientes han mostrado concentraciones de radón tan altas como 4 kBq/m³ en cuevas relativamente bien ventiladas de Europa y NorteAmérica, y de hasta 45 á 80 kBq/m³ en el ambiente profundo de cuevas de Ucrania y Rusia, Portugal, Inglaterra y Venezuela (KLIMCHOUK & NASEDKIN, 1992; TEIXEIRA et al, 1991; SAHO-BOHUS et al, 1995). Al parecer, los factores geológicos y el contenido de uranio y torio en las distintas litologías juegan un papel preponderante en la radioactividad encontrada en cavidades naturales. Lo que sí es claro es que ésta es mucho más elevada en cuevas y minas que en superficie y, dentro de las cavidades, las

concentraciones de radón se correlacionan con las condiciones de ventilación de las galerías, siendo muy elevadas en el ambiente profundo.

Concentraciones por encima de 0.5 kBq/m³ son consideradas dañinas para la salud humana, según las normas sobre radiación de la International Commission on Radiological Protection (ICRP, 1987). Se ha especulado sobre el posible efecto nocivo del aire de las cuevas para espeleólogos, el cual es considerado bajo debido al escaso tiempo de permanencia en las mismas; sin embargo, es admitido que una permanencia continua bajo tales condiciones tendría severas consecuencias. En el caso de organismos vivos como los troglobios, que permanecen toda su vida en las cavernas y, sobre todo, en la zona profunda y de más baja tasa de renovación del aire, la incidencia de la radiación es fuerte y esta elevada radioactividad puede ser facilitadora de mutaciones y cambios rápidos en el genoma.

El aire de las cuevas se caracteriza también por su alta ionización (en comparación con aire externo, normal). Durante la desintegración de los productos radioactivos el aire de las cuevas se ioniza. Un exceso de iones negativos es formado por la interacción de los iones con hidroaerosoles, la mayoría de los cuales son cargados negativamente durante su formación por efecto Lenard o ; los iones positivos interactúan con hidroaerosoles negativos, neutralizándolos; como resultado, se obtiene un exceso porcentual de iones negativos, a la vez que se forma en el espacio de la cueva un campo de carga negativo. La fuerza de este campo eléctrico puede ser tan alto como 110 V/m (GADOROS, 1989). El comportamiento de pequeños iones y aerosoles cargados en el aire de las cuevas es determinado en cierta extensión por fuerzas de interacción eléctricas. En particular, las partículas negativas son atraídas por las paredes cargadas positivamente por la fuerza del campo eléctrico.

La presencia de pequeñas partículas en el aire de las cuevas ha sido probada por efecto Tyndall. Las mediciones disponibles de aerosoles sólidos muestran que su presencia en la zona profunda de las cavernas es considerable. En cuevas en caliza han sido encontrados en estos aerosoles: iones de calcio, magnesio, bicarbonato y sulfato; en cuevas y minas en sal han sido hallados iones sodio, potasio, cloro, bromo y magnesio. Los hidroaerosoles son también un componente importante y característico del aire de las cuevas; un resumen de datos de éstos ha sido presentado por KLIMCHOUK et al. (1995).

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

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

Aunque la incidencia de la alta radioactividad natural y las altas concentraciones de radón sobre la fauna troglobia no ha sido estudiada, es obvio que incrementa la adversidad del ambiente profundo para los organismos que lo habitan, con la potencialidad de alterar las tasas de mutaciones y facilitar los cambios genéticos, traduciéndose posteriormente en cambios fenotípicos.

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

3. Diferencias entre zonas tropicales y templadas.

En general, la biomasa y diversidad en las cuevas tropicales es mucho más alta que en zonas templadas, como también lo es en los ambientes de superficie. Pero la proporción en número de especies de las distintas categorías es en cambio, comparativamente, muy diferente. La proporción troglobios/troglófilos es considerablemente más elevada en zonas templadas. Aproximadamente esta proporción en cuevas de Europa es de 0.5 o mayor mientras que en los trópicos puede variar entre 0.1 y 0.05, o incluso menor. Un ejemplo numérico representativo: en cuevas de Gipuzkoa (Pirineos Vascos, entre España y Francia) hay 102 especies troglobias y 84 troglófilas (pr = 0.55); en cuevas del norte de Venezuela hay 28 especies troglobias y 250 troglófilas (pr = 0.10) (GALAN, 1993; 1995).

La mayor abundancia relativa de troglófilos en los trópicos podría ser debida a la mayor abundancia de recursos nutritivos en las cuevas tropicales (especialmente guano y restos vegetales), lo cual tendría el efecto de inhibir la especialización troglobia (HAMILTON-SMITH, 1971; CULVER, 1982). En los trópicos muchas cuevas son eutróficas, mientras que en zona templada la gran mayoría de las cuevas son oligotróficas. Esta hipótesis considera que la adquisición de troglomorfismos es en parte un proceso compensador de economía energética: en un ambiente donde el alimento es abundante los animales no necesitan reducir ojos o pigmentos u otras estructuras para desarrollar apéndices elongados y mayor número de elementos quimiorreceptores y táctiles, lo cual sería el caso en cuevas tropicales, mientras que en cuevas templadas, donde el alimento es escaso y la temperatura más baja, los animales deben economizar energía en unos procesos para destinarla a otros, y de ese modo surgirían las reducciones estructurales características de los troglobios (SKET, 1985; HÜPPOP, 1986).

Sin embargo, detalladas investigaciones han mostrado que en los trópicos existen tanto cuevas eutróficas como mesotróficas y oligotróficas. Una misma cavidad puede contener secciones eutróficas junto a grandes extensiones oligotróficas (GALAN, 1991, 1995). Generalmente los grandes rellenos de materia orgánica y guano presentes en cuevas tropicales se encuentran en secciones del ambiente superficial o del intermedio, mientras que el ambiente profundo es predominantemente oligotrófico, y comparativamente muy semejante al ambiente de cuevas templadas. También cabe señalar que muchas cavidades o secciones de éstas en cuevas tropicales son consideradas eutróficas por la presencia de grandes rellenos de guano de quirópteros o de guácharos (*Steatomis caripensis*); estas cuevas sostienen una abundante y diversa fauna guanobia característica, con hasta más de 100 especies distintas de invertebrados en el caso del guano de guácharos (DECU et al., 1987; GALAN, 1991; HERRERA, 1995). Pero tales biocenosis, propias del guano más que de la caverna en sí, faltan en las cuevas no-guaníferas. Es decir, la existencia de guano, más que enriquecer de nutrientes al conjunto del ecosistema hipógeo, lo que hace es crear una biocenosis adicional en las cuevas que lo presentan.

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

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

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

Una diferencia importante entre cuevas tropicales y templadas radica en la extensión relativa de los distintos ambientes subterráneos. Como regla general ocurre un fenómeno climático; en los trópicos la oscilación térmica diaria es mucho más importante que la oscilación estacional. Asociado al cambio térmico y barométrico diario, en las cuevas tropicales son frecuentes los desplazamientos de masas de aire y los efectos desecantes. A la vez, debido a su mayor temperatura, en las cuevas tropicales en caliza las tasas de disolución y evaporación de la calcita son más elevadas. Esto hace que sean excavadas galerías de gran volumen y que en ellas los depósitos de travertino y espeleotemas sean también grandes. En comparación con cuevas de zona templada, el diámetro promedio de galerías y conductos en las cuevas tropicales es varias veces mayor que en las templadas. Los movimientos de aire y el efecto desecante son mayores en cuevas de amplias bocas y galerías de gran volumen, y esto hace que el ambiente intermedio posea gran extensión (GALAN & HERRERA, 1998). Es este ambiente, propicio para los troglófilos y sólo temporal o parcialmente usado por los troglobios, el que predomina en zonas tropicales. En zona templada, en cambio, el ambiente profundo es predominante y de gran extensión, mientras que el ambiente intermedio suele ser reducido. Esta diferencia en la extensión de los distintos ambientes probablemente influya en las proporciones encontradas entre troglobios y troglófilos en cuevas tropicales y templadas.

Sin embargo, aunque el ambiente intermedio es comparativamente más extenso y más rico en recursos tróficos en las cuevas tropicales (lo que podría explicar la gran cantidad de troglófilos), el ambiente profundo no es limitado (en todo karst es extenso, ya que acompaña al proceso de infiltración de las aguas que da origen a las cuevas), por lo que no debieran existir obstáculos para que se hubiesen diferenciado números mayores de taxa troglobios. Es decir, la mayor extensión comparativa del ambiente intermedio (habitat típico de los troglófilos) no impone ninguna restricción o limitación a la colonización del ambiente profundo (que es donde ocurre la evolución troglobia), y por tanto no "explica" la escasez relativa de troglobios en los trópicos, más aún cuando ha sido demostrado que la evolución troglobia puede ser un proceso rápido en el tiempo (HOWARTH, 1991). Entonces, otros factores, probablemente históricos, deben influir en las proporciones observadas. Nos referiremos a continuación a éstos.

4. Formas troglomorfas relictas y no-relictuales.

En la teoría bioespeleológica clásica (VANDEL, 1965; BARR, 1968) se considera que los troglobios templados son esencialmente relictuales, restos que han sobrevivido en las cuevas de antiguas faunas de tipo tropical y subtropical que poblaron Europa durante el

Terciario. Por otro lado, ante el descubrimiento más reciente de muy diversos troglobios en los trópicos, algunos autores han sugerido que los troglobios tropicales son no-relictuales (CHAPMAN, 1986; HOWARTH, 1987; PECK, 1990). Este simple esquema ha sido invalidado por datos que lo contradicen, entre ellos los aportados por el autor sobre la fauna troglobia de Venezuela y Brasil (GALAN, 1982, 1991, 1995, 1995b, 1996) y de Gipuzkoa y Navarra (GALAN, 1993, 1993b, 1999). Entre los troglobios tropicales de Venezuela, aunque las formas no-relictuales son predominantes, existen simultáneamente diversos ejemplos claros de formas relictas. Inversamente, aunque en zona templada predominan los troglobios relictuales, existen claros ejemplos de formas no-relictas, incluyendo el de algunos linajes que están colonizando activamente el medio subterráneo actualmente. Estos datos, que expondremos a continuación, introducen en la teoría evolutiva una complejidad mayor que la habitualmente considerada.

Algunos ejemplos ilustrativos de troglobios relictos en zona tropical pueden ser: el anfípodo *Hyaella anophthalma* Ruffo, el isópodo cirolánido *Zulialana coalescens* Botosaneanu & Viloría, el coleóptero bathysciinae *Neotropospeonella decui* Pace, o el muy raro spelaeogrífico *Potiicoara brasiliensis* Pires.

Potiicoara brasiliensis fue descubierto en 1982 en el lago subterráneo de la Gruta de Lago Azul, en Bonito (Mato Grosso do Sul, Brasil). Constituyó un nuevo género y especie de un extraordinariamente raro orden de crustáceos, los Spelaeogrífica. El orden sólo es conocido por la especie fósil *Acadiocaris novascotica* (Copeland) del Carbonífero Inferior de Norte América, y por la única otra especie viviente, *Spelaeogrífus lepidops* Gordon, un troglobio de cuevas de Sudáfrica. *Potiicoara* es una forma troglomorfa, anoftalma y depigmentada, sólo conocido de la localidad tipo. Las dos únicas especies vivientes de Spelaeogrífica habitan respectivamente en cuevas de Sudáfrica y Sudamérica, por lo cual no hay dudas de su antiguo origen Gondwánico, como lo sugiere su distribución, y de su carácter relictos. El origen del grupo se remonta a los tiempos de la Pangea, con la subsecuente extinción de las formas Laurásicas, primero, y de las Gondwánicas después, excepto las dos especies cavernícolas vivientes. El orden Spelaeogrífica tiene algunas afinidades filogenéticas con otros órdenes de Peracarida de antiguo origen, principalmente con el recientemente descrito Mictacea (BOWMAN et al., 1985; PIRES, 1987).

Hyaella anophthalma pertenece a la superfamilia Talitroidea, la cual contiene el stock principal de anfípodos de América del Sur, donde prácticamente faltan los Gammaroidea, grupo dominante en el resto de los continentes. Los Talitroidea tienen un origen marino que se remonta al Mesozoico, habiendo derivado de formas plesiomórficas de Hyalidae marinos. La familia Hyalellidae colonizó las aguas dulces en la región Neotropical, donde el género *Hyaella* se diversificó extraordinariamente. *H. anophthalma* es un troglobio estricto, depigmentado y anoftalmo, sólo conocida de la Cueva de Hueque 3, en la Sierra de San Luis (Estado Falcón, Venezuela), donde habita en gours. Constituyó el primer representante troglobio conocido de la familia Hyalellidae (la cual contiene cerca de 50 especies), ya que recientemente ha sido encontrada en Brasil una segunda especie troglobia -*Hyaella caeca*-, de la Cueva de Tobías, Iporanga, Sao Paulo (PEREIRA, 1989). Pero así como en Brasil los anfípodos no son raros en las aguas superficiales y subterráneas, existiendo otras especies troglófilas, son en cambio muy raros en Venezuela y toda la parte norte de Sudamérica, existiendo sólo otra cita de anfípodos en cuevas, una forma troglófila próxima a *H. meinerti* (del Amazonas), encontrada también en una cueva de la Sierra de San Luis. *H. anophthalma* presenta además otros troglomorfismos, como apéndices elongados, branquias accesorias y branquias esternas (útiles en habitats fluctuantes y poco oxigenados), enorme desarrollo de la glándula antenal, presencia de largas aesthecas en los artejos flagelares (de función quimio-sensorial), pequeño número de huevos y gran tamaño de los mismos (indicadores de una estrategia reproductiva de la K). La Sierra de San Luis es actualmente un macizo calcáreo aislado, húmedo, de 1.500 m de altitud, rodeado de zonas bajas xerófilas a desérticas, y próximo al Mar Caribe. En la sierra, muy karstificada, no existen hoy ríos superficiales. Se piensa que *A. anophthalma* es un relictos de una taxonocenosis anterior de anfípodos que habitaría en las aguas superficiales de la sierra cuando ésta era menos karstificada, probablemente antes del Terciario final.

Zulialana coalescens constituyó un nuevo género y especie de isópodo cavernícola, descubierto en 1992 durante la expedición SVE-SCA a Perijá, Venezuela (GALAN & VILORIA, 1993). La familia Cirolanidae, a la cual pertenece, es un grupo téthyco, de origen marino, que hasta el momento del hallazgo de *Zulialana* era desconocido en las aguas continentales de América del Sur. Es un stygobio estricto, depigmentado y anoftalmo, de talla muy grande para el grupo (3 cm), con capacidad de volación y numerosos caracteres troglomorfos distintivos, siendo los más conspicuos la coalescencia casi total del telson y los segmentos pleonales y una acentuada reducción morfo-fisiológica de los urópodos, habiendo perdido la capacidad de nadar. Comparte también algunas afinidades (aunque no parentesco) con otros géneros stygobios muy troglomorfos: *Faucheria* del sur de Francia, *Sphaerolana* de México, y *Skotobaena* del este de África. El río subterráneo de la Cueva de Toromo en el que habita, situado en la Sierra de Perijá (Estado Zulia, Venezuela), está muy alejado del mar, a 400 m de altitud. Cabe destacar que no son conocidos isópodos acuáticos en las aguas superficiales de la Sierra de Perijá. Aunque se desconoce todo lo relativo a su probable ancestro marino, la historia geológica de la región muestra que la evolución subterránea de *Zulialana* (bien sea que haya procedido a través de una fase dulceacuícola intersticial o, más directamente, desde el medio crevicular marino a la cueva) ha sido un proceso muy antiguo, de larga duración en el tiempo. *Zulialana coalescens* es por tanto una forma claramente relictos, sin parentescos espacial o temporalmente próximos.

Neotropospeonella decui es el único representante de la subfamilia Bathysciinae descubierto en la región Neotropical y sólo es conocida de la Cueva del Guácharo, en las montañas de Caripe (Estado Monagas, Venezuela). La especie es ciega, depigmentada, áptera y con aspecto foleuonide. Su importancia biogeográfica reside en que los Bathysciinae (una subfamilia muy numerosa, que comprende más de 700 especies, la mayoría de ellas cavernícolas) previamente sólo eran conocidos de Europa (en Gipuzkoa p.ej. son conocidas 17 especies troglobias de este grupo), con la única excepción de dos especies termitófilas de Norteamérica. El origen del

grupo se remonta a los tiempos de la Pangea, cuando aún no se había formado el Océano Atlántico; el grupo se diversificó extraordinariamente en Europa durante el Terciario, dando origen a numerosas formas cavernícolas; muchas de ellas son consideradas relictos de faunas de tipo cálido del Terciario. Por lo tanto *Neotropospeonella* representa un superviviente de un antiguo linaje, sin parientes epígeos taxonómica o geográficamente próximos.

De modo inverso, pueden ser citados como ejemplos de troglobios recientes, no-relictuales, de cuevas templadas, varias especies de la fauna de Gipuzkoa (en los siguientes géneros): opiliones *Ischyropsalis*, quilópodos *Lithobius* y colémbolos *Onychiurus*. Casi todos los géneros de la fauna guipuzcoana que albergan a la vez troglófilos y troglobios poco modificados se encuentran probablemente en esta situación; a lo que cabe agregar el caso de formas troglófilas que están invadiendo activamente el medio hipógeo y que, aunque en Gipuzkoa no han diferenciado formas acentuadamente troglomorfas, en algunos casos muestran troglomorfismo en grado incipiente, como p.ej. carábidos *Ceuthosphodrus*, *Haptoderus*, y *Nebria*.

En las formas troglófilas en vías de transformación en troglobios, la reducción y pérdida de funcionalidad de los ojos puede extenderse desde una atrofia perceptible hasta una completa desaparición de los ojos y estructuras asociadas (nervios ópticos y centros ópticos cerebrales). Procesos de atrofia y pérdida de función que constituyen troglomorfismo incipiente son observables en diverso grado en los géneros de coleópteros carábidos antes mencionados. Por ejemplo, en *Ceuthosphodrus* estudiados histológicamente por BERNARD (1937), el tracto óptico ha perdido el lóbulo óptico y el periopticum, y están muy atrofiadas las fibras del nervio óptico, las neuronas gigantes de segundo orden, las fibras sensoriales de primer orden, las fibras provenientes de la retina y la membrana basal del ojo, por lo que se puede suponer que los ojos en estas especies, aunque están presentes, han perdido ya su funcionalidad.

Los opiliones cavernícolas del género *Ischyropsalis*, de quelíceros enormemente desarrollados y pigmentación negra, están estrechamente emparentados con especies muscícolas del mismo género que habitan en enclaves umbríos de bosque en las zonas montañosas de Europa. Las especies citadas para Gipuzkoa (tres troglófilas y tres troglobias) son oculadas y están troglomórficamente poco modificadas. La diferencia entre unas y otras es sutil (es una cuestión de grado) y su adscripción o no a la categoría de troglobio se ha basado en su ausencia o no de biotopos epígeos, es decir, que las tres especies troglobias nunca han sido encontradas fuera de cuevas (estando bien investigados los biotopos epígeos potencialmente utilizables). Por ello, las especies troglobias de este género son consideradas troglobios de origen reciente, y su linaje está en activo proceso de expansión en el medio hipógeo. Algo similar ocurre entre los quilópodos troglófilos y troglobios del género *Lithobius*, que varían en su grado de pigmentación, alargamiento y estilización de los apéndices, y reducción ocular, la cual va desde un pequeño número de ocelos hasta su pérdida total, con la consiguiente anoftalmia. En los troglobios de este grupo la regresión ocular está estrechamente correlacionada con un notable desarrollo del órgano de Tömösvary, de funciones higrorreceptoras y mecanorreceptoras.

Los colémbolos *Onychiurus* tanto troglófilos como troglobios son depigmentados y anoftalmos, pero la anoftalmia es una característica típica de todos los representantes de la familia Onychiuridae, sean epígeos o hipógeos. El grupo es primariamente habitante del humus y las especies cavernícolas se comportan como humícolas o guanobias y, aunque viven y se reproducen dentro de las cuevas, no muestran cambios morfológicos con respecto a la vida cavernícola equiparables a los de otros colémbolos troglomorfos, tales como modificaciones en las uñas, apéndices empodiales de las patas, espolones tibio-tarsales (tenent hair), o desarrollo exagerado de las antenas. Se trata pues de especies oportunistas, de origen reciente, claramente no-relictuales.

5. Visión emergente del estudio de cavernícolas tropicales.

El estudio de cavernícolas tropicales demuestra, por un lado, que la evolución troglomorfa puede ser un proceso rápido en el tiempo, y por otro lado, que en cuevas tropicales existen troglobios tanto no-relictuales como relictos. Ello cuestiona, en primer lugar, el papel del glaciario como fuerza conductora del proceso. En segundo lugar, permite cuestionar la idea clásica de las cavernas como entidad única y homogénea. La visión actualmente emergente del estudio de cavernícolas tropicales destaca la importancia de la zonación de las cuevas y demuestra que la fuerza conductora del proceso reside en la adaptación de los organismos a los distintos ambientes subterráneos, estando básicamente modulada por una activa colonización (GALAN & HERRERA, 1998).

En esta nueva hipótesis los troglófilos se adaptan al ambiente intermedio y los troglobios al ambiente profundo. La evolución troglomorfa se desarrolla en respuesta a la adversidad del ambiente profundo. Tanto los troglófilos como los troglobios son formas adaptadas a la vida en las cavernas, sólo que tienen distintas estrategias de vida y están adaptados a distintos ambientes. Esto ha conducido a re-definir las categorías ecológicas clásicas del sistema Schiner-Racovitza (Figura 15).

Recientes trabajos que incluyen análisis genéticos y ecofisiológicos han aportado evidencia sustancial de que los troglomorfismos están sujetos a selección natural y son por tanto adaptativos (SBORDONI, 1980; POULSON, 1981; CULVER, 1982; ALLEGRUCCI et al., 1982; PECK, 1986; WILKENS, 1987; FONG, 1988; CULVER et al., 1990; KANE & CULVER, 1991). Estos trabajos comparten cuatro grandes conclusiones: primero, que muchas poblaciones troglomorfas están adaptadas a una escasez de recursos tróficos; segundo, que muchos troglófilos no son troglobios en preparación o en potencia, sino formas verdaderamente adaptadas a las cuevas (particularmente a los ambientes superficial e intermedio) y las cuales no mantienen flujo de genes con poblaciones de superficie; tercero, que muchas poblaciones han invadido independientemente sistemas de cuevas y, en cada caso, los caracteres troglomorfos han sido adquiridos independientemente a través de evolución paralela; y cuarto, que los troglomorfismos de las poblaciones cavernícolas,

tanto caracteres hipertrofiados como reducidos, son influidos por la selección natural. Particularmente ilustrativo es el estudio de KANE & CULVER (1991) sobre *Gammarus minus*, ya que utilizando técnicas de electroforesis de proteínas, demuestra que existe un escaso o nulo flujo de genes entre las poblaciones hipógeas y epígeas de la misma cuenca; los autores concluyen que ésto puede deberse a que se han desarrollado incompatibilidades de cópula como consecuencia de diferencias morfológicas, siendo estas últimas adaptaciones a los ambientes respectivos (cuevas y manantiales).

La visión que actualmente emerge en el estudio evolutivo de los cavernícolas muestra que en los primeros grados de troglomorfose se producen modificaciones (anatómicas y fisiológicas, incluyendo metabólicas) por adaptación al ambiente hipógeo y que la divergencia entre subpoblaciones cavernícolas y epígeas o transicionales se inicia en presencia de flujo génico (mientras aún existe conexión genética). Al progresar la divergencia anatómica se generan incompatibilidades de cópula, o diferencias en las preferencias de cópula, las cuales terminan produciendo el aislamiento reproductivo y la especiación sin la existencia de barreras geográficas, es decir, mediante mecanismos intrínsecos (no-alopátricos). En el desarrollo ulterior podrán presentarse casos en que se generen barreras extrínsecas (por aislamiento geográfico), pero ello no constituye un requisito para que la evolución cavernícola ocurra e involucre básicamente modos de especiación simpátricos-parapátricos. En el desarrollo posterior el troglomorfose podrá ser acentuado a lo largo del tiempo y eventos vicariantes podrán producir la fragmentación y multiplicación de especies troglobias.

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

La presencia en diferentes proporciones de formas troglomorfas tanto relictas como no-relictuales en zonas tropicales y templadas es actualmente objeto de estudio. Un nuevo modelo ha sido propuesto por el autor para explicar las diferencias encontradas entre los ambientes tropicales y templados, y las proporciones relativas de los troglobios en ambos casos.

Esta hipótesis (GALAN, 1999) supone la ocurrencia de un proceso histórico. En el caso de la colonización del medio hipógeo en los trópicos, la mayor abundancia de recursos tróficos en el ambiente intermedio hace que predominen estrategias de la r entre la fauna que ingresa a las cuevas. Bajo tales condiciones estos troglófilos tropicales (capaces de vivir en las cuevas y perfectamente adaptados a ellas) no obtienen ventajas ni resulta para ellos atractiva la colonización del ambiente profundo, de menores recursos desigualmente distribuidos. Como corolario, pocos se aventuran a adoptar una estrategia de la A. Sin embargo, ello no impide que algunos taxa den origen a troglobios, como lo prueba la presencia de formas troglomorfas no-relictuales. La evolución posterior en zona tropical ha mantenido un espectro de diversidad animal y una fisonomía de las comunidades similar a la actual. Esto permite explicar que algunos troglobios antiguos, relictos, se hayan conservado en zona tropical, mientras que la mayoría de ellos son de origen reciente y poseen parientes epígeos taxonómicamente y geográficamente próximos, a veces cohabitando en la misma cueva o región (RODRIGUEZ & BOSQUE, 1990). Salvo estas "antiguas excepciones", que también pueden comprender troglófilos antiguos como p.ej. blatóidos, ortópteros, dípteros nematóceros (CHAPMAN, 1982, 1986), la mayoría de la fauna cavernícola (troglófila y troglobia) puede haber sido objeto de cambios a lo largo del tiempo (incluyendo extinciones, evolución filética y formación de nuevas especies), o de estasis, pero manteniendo un tipo de ecosistema y de biocenosis similares a los actuales, con predominio en las proporciones numéricas de los troglófilos.

Por otro lado, en zona templada, esta hipótesis supone la ocurrencia de un proceso acumulativo. Básicamente postula que, a diferencia de la teoría clásica, el papel del glaciario en zona templada no ha consistido en producir formas troglobias a través de aislamiento alopatrico (idea que cuestionamos), sino en permitir la supervivencia en el ambiente profundo de troglobios previamente formados por modos de especiación no-alopátricos. La adopción de una estrategia de la A permite resistir a condiciones adversas, y en este sentido está relacionada con la escasez de recursos y con mecanismos de economía de energía. Pero las condiciones adversas, a diferencia de la teoría clásica, no residen en el glaciario, sino en las severas características ecológicas del ambiente profundo, tanto en zona tropical como templada y bajo cualesquiera condiciones climáticas epígeas (lo mismo que ocurre, paralelamente, para el habitat abisal marino). El habitat hipógeo clásicamente ha sido considerado benigno en sus parámetros físicos; pero los datos actuales muestran que su ambiente profundo constituye un habitat extremo. El glaciario en zona templada puede haber aumentado algo el grado de adversidad en las cuevas, pero la adversidad ya existía previamente en el ambiente profundo; su acción más bien ha incidido sobre los ambientes superficial e intermedio, con devastadores efectos sobre los troglófilos templados.

En este modelo se parte en zona templada de un tipo de biocenosis durante el Terciario similar a la que actualmente encontramos en los trópicos, es decir, con predominio de troglófilos. En las zonas templadas de Europa reinaron condiciones de tipo tropical durante el

Mesozoico y el Terciario temprano, estando bien documentadas hasta el Eoceno, momento en el cual la temperatura media era 11-12°C más elevada que la actual. A partir de entonces hay un progresivo enfriamiento, con climas subtropicales, que alcanzan el Plioceno temprano. Para el Plioceno final las condiciones climáticas son parecidas a las actuales.

El enfriamiento se acentúa posteriormente, con fases glaciales Plio-Pleistocenas entre 2,5 millones de años y 10 mil años antes del presente, fecha en la que finaliza la última gran glaciación. En ese lapso existieron algo más de 20 épocas de hielo (glaciaciones) separadas por otros tantos interglaciares templados (con condiciones similares a las presentes). Durante los episodios fríos la temperatura media llegó a ser 8°C más baja que la actual y sobre las zonas bajas no-glaciadas y en las regiones periglaciares se desarrollaron condiciones de tundra y suelos helados. Bajo tales condiciones sería eliminada la mayor parte de la fauna troglóxena y troglófila, y sólo sobrevivirían algunos troglobios lo suficientemente modificados -anatómica y fisiológicamente- para resistir condiciones adversas. Algunos troglobios antiguos (restos de faunas de tipo tropical y subtropical) sobrevivirían diferencialmente, como lo prueban las numerosas distribuciones disyuntas observables en troglobios europeos. A la vez, los nuevos troglobios formados durante los interglaciares (pero bajo condiciones templadas, no tropicales), según su grado de resistencia a las condiciones adversas, serían incorporados y acumulados en el ecosistema hipógeo. También se acumularían -procedentes de los episodios fríos- troglobios de origen nivícola. Esta progresiva acumulación de sólo algunos troglobios, datantes de distintas épocas, iría dando origen al aumento en la proporción global de troglobios. A la vez, la progresiva fragmentación del karst en pequeñas unidades daría origen a numerosos fenómenos de microevolución, fragmentación específica y creación de endemismos. La competencia y supervivencia diferenciales permitirían la acumulación y multiplicación de formas troglobias. El resultado comparativo es la elevada proporción de troglobios (de muy distintas edades y procedencias) en la composición faunística regional.

CONTEXTO ADAPTATIVO DE LAS INNOVACIONES EVOLUTIVAS

En general, la morfología de los troglobios, estilizada y de apéndices largos, y el aumento de la dotación sensorial no-óptica, favorecen el comportamiento exploratorio y la búsqueda de recursos en un medio oscuro, a la vez que otros muchos aspectos de la comunicación intraespecífica en el ambiente de las cuevas. Las modificaciones de uñas y tarsos facilitan el desplazamiento sobre superficies rocosas verticales, húmedas y resbaladizas. Otro carácter relevante común en la mayoría de los troglobios es la presencia de una reducida tasa metabólica y la pérdida de ojos y pigmentación melánica. En el caso de caracteres troglomorfos que incluyen la creación o desarrollo de nuevas estructuras, su valor adaptativo es claro, y por ello son considerados el producto de un proceso evolutivo constructivo, sujeto a selección directa. El valor adaptativo de las reducciones estructurales no es claro, sin embargo, la evolución regresiva de los cavernícolas no es una simple rudimentación o degeneración de distintas partes y órganos del cuerpo.

En numerosos artrópodos la reducción de los ojos comienza por una fusión de omatidios y no por una simple reducción de ellos. En peces cavernícolas el crecimiento de los párpados o de la piel, hasta cubrir los ojos, precede a su reducción. En anfípodos e isópodos la pérdida del pigmento ocular es previa a la reducción. En fin, hay una gran variedad de procesos en los distintos grupos zoológicos, por lo cual no es posible generalizar, pero en todo caso parece ser que no se trata de un simple proceso degenerativo, ya que los eventos constructivos van asociados al entero proceso regresivo. La depigmentación corporal va unida a la pérdida de la cutícula y a la reducción de otras estructuras integumentarias, por lo que se trata de fenómenos asociados a la adaptación a un ambiente de alta humedad. Los procesos reductores van unidos al desarrollo de caracteres hipertrofiados que implican una adaptación positiva al ambiente de las cuevas. SKET (1985) ha destacado la importancia de los requerimientos energéticos en la economía del organismo como importante factor que influye en el desarrollo de los procesos reductores. Las hipótesis sobre la economía de energía en los cavernícolas sin duda tropiezan actualmente con la dificultad de cómo medir la importancia de estos requerimientos de las estructuras reducidas en proporción al conjunto del cuerpo. Pero su influencia, aunque difícil de medir, no deja de ser real.

La idea general postulada por SKET (1985) es que las estructuras sometidas a reducción, innecesarias en el medio hipógeo, tienen un costo en términos metabólicos y energéticos. Y que en un medio pobre en alimento, como las cuevas, su reducción es positivamente seleccionada. FONG (1985) indica que las cuevas son un medio ventajoso para los organismos que son capaces de reciclar su limitado pool de energía y así desarrollar otros caracteres adaptativamente ventajosos (distintos a estructuras innecesarias). FONG ha formulado esto como una operación indirecta hacia el desarrollo de caracteres regresivos. De hecho cada acción de la selección es en cierta medida indirecta. El valor adaptativo de un genoma o de un carácter sólo es medible en comparación con otro. La cuestión de si su acción es directa o indirecta puede ser reducida a un mero problema de la filosofía de cada investigador. En los artrópodos cavernícolas se da una especial combinación de procesos reductores, la cual puede ser designada como un tipo de pleiotropía (sensu lato). La reducción de los ojos generalmente se combina con la depigmentación y con la destrucción de la cutícula. Debido a que los ojos son de hecho estructuras integumentarias, es probable que todos estos procesos de reducción estén ligados genética o morfogenéticamente. En tal caso, el efecto de las reducciones en la economía energética es mucho más considerable.

WILKENS et al. (1979) y WILKENS (1986) prefieren explicar las reducciones como ventajas selectivas sin recurrir a la economía de energía. Para ellos la explicación reside en el alto grado de integración de diferentes genes relevantes en el complejo genético base del organismo. El troglomorfismo y las reducciones estructurales estarían gobernados simultáneamente por sistemas poligénicos o por

cambios en el dominio de unos centros formativos sobre otros durante la morfogénesis. Esta explicación es plausible, pero tampoco está en desacuerdo con la hipótesis de selección basada en la economía energética.

HUPPOP (1986) ha revisado detenidamente el papel del metabolismo en la evolución de los animales cavernícolas. La reducida tasa metabólica, generalizada entre los troglobios, se presenta también en otros medios, como los grandes fondos marinos. El denominador común para ambos medios parece residir en la relativa constancia de las condiciones ambientales combinada con la falta de predadores, por un lado, y la escasez general de alimento, por otro. La adaptación a un bajo consumo de alimento tiene un alto valor selectivo, y el poseer una reducida tasa metabólica es una característica particularmente exitosa bajo tales condiciones. En contraste, deja abierta la pregunta de en qué grado la economía energética representa una presión selectiva para la reducción de estructuras (transformadas en inútiles por la oscuridad). Si las reducciones son en parte causadas por limitación en el alimento, podrían representar una adaptación al ambiente de las cuevas en sentido constructivo también.

El troglomorfo se presenta en troglófilos y troglobios, residiendo su diferencia en una cuestión de grado. La definición de troglobio puede ser expresada como: especies que viven confinadas en el ambiente profundo de las cuevas y que muestran troglomorfo en un grado elevado, que ha ido más allá del alcanzado por otros miembros no-troglobios de su taxocenosis. CHRISTIANSEN (1962) ha propuesto una definición de este tipo, pero es obvio que resulta arbitrario elegir un punto a lo largo de la evolución troglomorfa para establecer que "el troglobitismo comienza aquí" (CHAPMAN, 1986). No obstante, es claro que los troglobios difieren de las formas ciegas y depigmentadas de medios transicionales como el edáfico o el intersticial; el conjunto de caracteres modificados es distinto y el troglomorfo está mucho más desarrollado en los troglobios. Los troglobios han evolucionado a partir de formas temporalmente marginales en el ambiente profundo. Una vez que una deriva adaptativa ocurre y se establece una población reproductora en la zona profunda, entonces ésta es sometida a una nueva y más fuerte presión de selección; su consecuencia es el troglomorfo. Los troglófilos, en cambio, están adaptados al ambiente intermedio, de atmósfera más ventilada, condiciones menos adversas y mayor cantidad y disponibilidad de recursos tróficos. Algunos troglófilos pueden vivir simultáneamente en cuevas y biotopos epígeos crípticos y transicionales; pero también puede darse el caso de poblaciones restringidas a cuevas, lo que resulta frecuente en zona tropical (Figura 15).

Desde un punto de vista genético el troglomorfo es un proceso evolutivo de transformación gradual. La visión gradualista es soportada por la observación de que muchas mutaciones con pronunciados efectos fenotípicos tienen tales efectos pleiotrópicos disruptivos sobre el desarrollo que reducen en gran medida la viabilidad del mutante. FISHER (1930) argumentó que un organismo, parecido a una máquina delicada, está tan intrincadamente construido que alteraciones mayores interrumpirían su funcionamiento. Tal argumento por analogía no constituye por supuesto una prueba, y está abierta la posibilidad de que mutaciones simples de amplio efecto puedan también resultar ventajosas (MAYNARD SMITH, 1983). No obstante, la mayoría de las diferencias morfológicas entre especies estrechamente relacionadas son poligénicas y han sido construidas por sustituciones de genes de pequeño efecto.

La evidencia de la morfología comparada y de la genética hacen a las visiones saltacionistas (no-gradualistas, p.ej. GOLDSCHMIDT, 1940; SCHINDEWOLF, 1936) insostenibles, y de hecho han sido desestimadas. No obstante, es igualmente falaz ver a cada una de las diferencias de caracteres entre taxa como un evento independiente, proveniente de cambios en la frecuencia de alelos en numerosos loci. Más bien parece lo más probable que, la transformación del desarrollo de caracteres integrados pueda tener una base genética relativamente simple. Por ejemplo, la poliploidía en plantas produce un cambio inmediato en numerosas características fisiológicas y bioquímicas, lo que permite la invasión de nuevos habitats (LEVIN, 1983). La no-ocurrencia de metamorfosis en el axolote mexicano (*Amblystoma mexicanum*) parece ser causada por una baja concentración de tiroxina, la cual, en salamandras no-neoténicas, induce cambios coordinados en muchos caracteres durante la metamorfosis. La sustitución de un simple gen en estas especies puede determinar que la metamorfosis ocurra o no (TOMPKINS, 1978). Esto no debería ser considerado como la evolución de un patrón de desarrollo *de novo* por una simple mutación; sino más bien como una deriva sencilla a lo largo de una trayectoria de desarrollo que presumiblemente ha ido siendo construida en millones de años durante la evolución de los vertebrados.

Algunos modelos abstractos de desarrollo, tal como los modelos de heterocronía y alometría previamente comentados, sugieren que los cambios complejos en la forma geométrica de los organismos pueden ocurrir por cambios simples en las tasas de desarrollo. RAUP (1962, 1966) ha mostrado que muchas de las diversas formas existentes de las conchas de los caracoles pueden ser generadas teóricamente variando sólo 4 parámetros básicos (la forma de la curva generatriz, la distancia entre la curva generatriz y el eje de revolución espiral de crecimiento, la tasa a la cual la curva generatriz se amplía, y la tasa a la cual se traslada esta última a lo largo del eje). Es por tanto concebible que las transformaciones del desarrollo bajo control de "reglas" matemáticas simples, tengan una base genética relativamente sencilla.

MAYR (1960) ha remarcado que los cambios mayores en los caracteres de un organismo usualmente se dan por intensificación, disminución, o cambio de función. La intensificación de una función es la base adaptativa para la progresiva elaboración de caracteres, tales como los molares en los perisodáctilos y roedores que se alimentan de hierbas duras, ricas en sílice, o para la hipertrofia de órganos sensoriales en los troglobios. De igual modo, muchos cambios evolutivos provienen de la reducción o pérdida de función de una estructura, como en los insectos sin alas, serpientes sin patas, o plantas parásitas sin clorofila. En algunos casos, la pérdida de una estructura es directamente adaptativa y éste parece ser el caso en el adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación en artrópodos terrestres troglobios; el aumento de la permeabilidad corporal resulta necesaria para controlar el balance hídrico y sobrevivir en la atmósfera saturada de humedad del ambiente profundo de las cuevas. La pérdida de ojos es más plausible que constituya una

ventaja adaptativa indirecta, al estar relacionada con otros caracteres positivamente seleccionados, como la depigmentación y el ahorro energético. También han sido propuestas hipótesis no-seleccionistas, como la teoría de las mutaciones neutras (KIMURA, 1983), pero éstas no resultan testables; a la vez, la alta convergencia de caracteres troglomorfo en distintas taxa sugiere que la acumulación al azar de mutaciones neutras difícilmente podría producir correlaciones positivas en diferentes caracteres en distintos grupos zoológicos. La pérdida de ojos ocurre también, en forma paralela, en el medio edáfico y en parásitos, por lo que su reducción parece ser seleccionada en base a su falta de utilidad, es decir, por disminución o pérdida de función.

Posiblemente la base más común de las transformaciones evolutivas reside en un cambio en alguna función característica. En los animales, un cambio en el comportamiento frecuentemente precede a cambios en caracteres morfológicos y fisiológicos; por ejemplo, la iguana marina de las Galápagos (*Amblyrhynchus cristatus*) se alimenta de algas submarinas, pero escasamente está más adaptada fisiológicamente para bucear que sus más terrestres relativos (DAWSON et al., 1977). Una innovación evolutiva puede haberse desarrollado para una función original, hasta el punto en que una nueva función resulta posible. La habilidad de la anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*) para matar presas y defenderse con choques eléctricos es una elaboración de un mucho más débil campo eléctrico generado por otros peces gymnotidos los cuales utilizan su electricidad para la orientación y comunicación en aguas oscuras. Una estructura que toma una nueva función es frecuentemente considerada una preadaptación. Esto no significa que ella ha evolucionado en anticipación de futuras necesidades (BOCK, 1959), sino meramente que su función ha cambiado más rápidamente que su estructura. Los progenitores de un grupo normalmente despliegan preadaptaciones para lo que luego serán adaptaciones distintivas del grupo; por ejemplo, plantas epífitas como las bromelias (bromeliáceas), las cuales no acceden al suelo del bosque húmedo tropical, se han desarrollado a partir de ancestros adaptados a la aridez. Un cambio evolutivo en una estructura frecuentemente moviliza cambios selectivos en otras estructuras. Los cambios incipientes en algunas características pueden ser también no-adaptativos, emergiendo las nuevas funciones adaptativas sólo más tarde. Caracteres que tienen pocas ventajas selectivas en un animal de pequeño tamaño pueden ampliarse por crecimiento alométrico en la medida en que el tamaño del cuerpo evoluciona, y pueden entonces resultar modificados para alguna función.

Es oportuno añadir una reflexión que se desprende de los análisis de ADN y de los estudios filogenéticos emprendidos en diversos grupos de organismos mediante técnicas de hibridación de ADN (AVISE, 1994; BURKE et al., 1991; FROST & HILLIS, 1990; GOODMAN, 1982; MIYAMOTO & GOODMAN, 1986; NEI, 1975; PATTERSON, 1987; SIBLEY & AHLQUIST, 1986; WILSON, 1977; WILSON et al., 1974). De la variabilidad genética oculta en los genes depende la variación fenética observable en los fenotipos. Lo genético -por un lado- y lo morfológico, anatómico, fisiológico y etológico -por otro- varían al cabo de generaciones, y es este doble acontecer lo que llamamos evolución. Guiado sólo por variaciones fenéticas, Darwin estableció su teoría de la selección natural. Aunque es indudable que lo genético determina lo fenético, según la moderna genética de poblaciones, lo fenético es a su vez lo que determina a la larga la selección de los genotipos que otorgan mayor supervivencia y mayor o mejor descendencia (fitness) a una especie adaptada a un medio dado. BUSH (1994) agrega la opinión de que, en subpoblaciones que se están adaptando a diferentes habitats, la deriva de habitat en respuesta a selección divergente permite adquirir y fijar diferencias genéticas. El cambio es entonces comandado por la preferencia de habitat o cualesquiera otros factores que incrementen la eficiencia y fitness en el nuevo ambiente. Los genotipos que experimentan superior fitness en el nuevo habitat prevalecerán y desplazarán a los de menor o intermedia fitness. Tal conclusión es particularmente aplicable a cavernícolas, ya que la deriva de habitat y la adaptación al ambiente profundo de las cuevas se desarrollan bajo fuerzas ambientales selectivas particularmente fuertes.

La teoría de la genética de poblaciones ha explicado adecuadamente el cambio morfológico. WRIGHT (1982) mostró que la evolución se concentra en ocasionales eventos rápidos que corresponden no a especiación, sino a cambios en las condiciones ecológicas (especialmente la disponibilidad de nuevos nichos ecológicos). La mayoría de las radiaciones adaptativas se han dado en este contexto, como lo prueban muchos grupos zoológicos altamente diversificados en islas de reciente formación. Los taxa superiores habitualmente emergen a través de evolución en mosaico, mientras que los caracteres individuales y los sets de caracteres de desarrollo integrado evolucionan cada uno de ellos procediendo típicamente a través de cambios graduales y etapas intermedias para las cuales las ventajas selectivas, especialmente los cambios de función, son generalmente visualizadas. En este sentido, el cambio macroevolutivo no está desacoplado de los eventos microevolutivos: los mecanismos de la microevolución, que suelen tener consecuencias de largo término si no son obliterados por la extinción, explican adecuadamente los fenómenos macroevolutivos, y los cambios macroevolutivos están siempre compuestos de eventos microevolutivos. Debido a que muchos caracteres, especialmente los caracteres funcionalmente relacionados, son integrados durante la ontogenia, el cambio morfológico coherente y sustancial puede algunas veces formarse claramente a través de simples cambios genéticos en mecanismos críticos de control del desarrollo. La integración del desarrollo, que evoluciona en el curso de la filogenia, constriñe la expresión de la variación genética, de modo que algunas vías de evolución resultan más probables que otras, y permiten el cambio evolutivo en caracteres complejos.

HOWARTH (1993) ha sugerido que el stress ambiental, como el ocasionado por la adversidad del ambiente profundo de las cuevas, puede interrumpir procesos bioquímicos, causando un incremento en las tasas de mutación y recombinación, así como otros cambios en el genoma y en los fenotipos. La adaptación a ambientes de alto stress, en esta perspectiva, juega un papel mayor en la evolución del troglomorfismo. Howarth considera que los troglobios, más que habitantes de las cuevas, son organismos que habitan en un medio subterráneo de vacíos interconectados de tamaño medio (mesocavernas y espacios menores) y que colonizan espacios del tamaño de cuevas (macrocavernas) sólo cuando éstas existen y reúnen condiciones de humedad y tróficas adecuadas. Su apreciación está basada

en el estudio ecológico de zonas lávicas, donde existe un ambiente crevicular en la lava (equiparable al MSS) y cuevas lávicas, y ambos ambientes comparten la misma fauna troglobia. Estos troglobios de regiones lávicas presentan similares caracteres que los troglobios de zonas kársticas: reducción o ausencia de ojos y pigmentos, cuerpo y apéndices elongados, apterismo y reducción de sus capacidades de dispersión, mayor número y ampliación de estructuras sensoriales. El similar troglomorfo revelaría que los troglobios son simplemente organismos altamente especializados para explotar recursos en cualquier tipo de sistema subterráneo con vacíos de tamaño medio. En este ambiente la humedad relativa es alta y los pequeños espacios son menos aireados que las cuevas, por lo que habitualmente tienen altas concentraciones de dióxido de carbono y otros gases de descomposición. Igualmente los recursos tróficos son escasos y consisten en detritos de materiales orgánicos transportados por la infiltración del agua y la gravedad.

La adaptación de los troglobios al ambiente profundo de las cuevas integra un evolucionado set de caracteres morfológicos, fisiológicos y etológicos, los cuales resultan necesarios para poder explotar los recursos de este ambiente y poder desenvolverse bajo condiciones adversas. Tradicionalmente el ambiente hipógeo era considerado benigno, al menos en sus parámetros físicos, y de condiciones relativamente constantes. Su adversidad mayor era identificada como biótica y concernía a la limitada cantidad de energía trófica disponible en el ambiente profundo. Pero a ello puede agregarse su compleja disposición tri-dimensional, laberíntica y de alta humedad; ésta puede dificultar enormemente el hallazgo de alimento y de pareja reproductora; y a ello se agrega la imposibilidad de migración o escape en caso de inundación o incremento en las concentraciones de gases, como el CO₂, que pueden alcanzar niveles subóptimos o incluso letales. De igual modo, las radiaciones producto de la desintegración de isótopos pesados frecuentemente exceden niveles peligrosos en el ambiente profundo.

Observaciones ecológicas en cuevas tropicales han mostrado que los troglobios parecen haber evolucionado a partir de formas menos especializadas que son frecuentemente accidentales en las mesocavernas (GALAN, 1995, 1996). La deriva adaptativa que permite el establecimiento de una población reproductora en el ambiente profundo puede ser facilitada en el límite de la distribución de la especie por stress, iniciando la divergencia troglobia. En la zona límite (o frontera gradacional) entre el ambiente intermedio y el profundo, interactúan dos factores: la disponibilidad de energía trófica habitualmente decrece y la intensidad del stress aumenta. Ello induce una más alta variación genética y fenotípica (PARSONS, 1987, 1991); los individuos que experimentan stress frecuentemente gastan más energía que los no-estresados; si la disponibilidad de alimento en esta frontera circunstancialmente es suficiente (similar a la dieta normal de la especie), los organismos colonizadores desplegarán una mayor habilidad para lidiar con el stress. Ello implica un más elevado coste energético, aumentando la selección natural para favorecer la pérdida de estructuras innecesarias (HOWARTH, 1993). Este mecanismo de feedback puede parcialmente explicar el ampliamente extendido fenómeno de las reducciones estructurales observado en muchos troglobios. PARSONS (1987, 1991) y HOFFMANN & PARSONS (1989) han hallado que la resistencia a diferentes stress ambientales son a menudo positivamente correlacionadas; una estrategia común para lidiar con condiciones adversas, en una gran variedad de organismos, consiste en la reducción de su tasa metabólica. Así, la reducida tasa metabólica que presentan los troglobios (HUPPOP, 1985) puede ser una adaptación a diversos stress, además de a la presumida resistencia al ayuno y a la anoxia. Una baja fecundidad también está asociada con los ambientes de alto stress y es una adaptación para lidiar con los costes energéticos (HOFFMANN & PARSONS, 1989). Los troglobios en general son estrategas de la K-A, en comparación con sus epígeos relativos (CULVER, 1982).

Otra pista para explicar la rápida divergencia es la neotenia. MATSUDA (1982) ha propuesto que muchas derivas adaptativas a nuevos habitats son facilitadas por neotenia inducida por stress. En su modelo, el stress ambiental afecta directamente los niveles hormonales, los cuales decrecen y retardan procesos de desarrollo, conduciendo a la expresión fenotípica de la neotenia. Estos cambios pueden entonces resultar fijados en la nueva población por asimilación genética. Dos factores facilitan el proceso: la plasticidad de responder al stress fenotípicamente es controlada siempre antes en el genotipo, y las recombinaciones y mutaciones causadas por el stress (PARSONS, 1991) pueden alterar la expresión de algunos genes, con lo cual son entonces fijados en la población por selección.

MATSUDA (1982) ha revisado la evidencia de neotenia inducida por stress en dos grupos: anfípodos talítridos y anfibios. En los anfípodos, la exposición a la luz afecta el nivel de hormonas de la glándula antenal que regulan el desarrollo. Los anfípodos terrestres que viven en la litera de hojarasca presentan caracteres neoténicos en comparación con sus ancestros que viven en ambientes más iluminados de habitats litorales. Significativamente, uno de los anfípodos talítridos más neoténicos es la forma cavernícola terrestre *Spelaeorchestia koloana*, de cuevas de Hawái (BOUSFIELD & HOWARTH, 1976).

Otros caracteres, los cuales son fenotípicamente controlados por el ambiente, tal como el tamaño del cuerpo y el crecimiento alométrico de estructuras, pueden resultar asimilados en el genoma de un modo similar a la neotenia durante episodios de severo stress y selección (MATSUDA, 1982). Por ejemplo, el tamaño adulto en muchos arácnidos es controlado fenotípicamente por la cantidad y calidad de presas comidas durante el desarrollo. Debido a que muchos cambios en el genoma inducidos por el stress provienen de la disrupción de las reacciones enzimáticas normales en las células, muchas de estas mutaciones resultan en una pérdida o reducción de estructuras. Esto ha sido sugerido para explicar la rápida evolución de ortópteros *Caconemobius* cavernícolas de Hawái (STONE et al., 1991), donde también ha sido indicada la evolución por neotenia del cixiido troglobio *Oliarius polyphemus* a partir del estado ninfal de un ancestro epígeo próximo (HOWARTH, 1993).

Si la adversidad del ambiente profundo es un factor determinante en la reducción de la tasa metabólica, es muy probable que ella determine diversos retardos en el desarrollo. Los troglobios a menudo presentan un largo desarrollo embrionario, un retardo en alcanzar la madurez sexual, y una extraordinaria longevidad. Estos cambios heterocrónicos afectan desigualmente a las tasas de desarrollo de

diferentes partes y órganos del cuerpo, pudiendo producir rasgos neoténicos en algunos caracteres y exagerado crecimiento alométrico en otros. A la vez pueden intervenir procesos bioquímicos que modifican la acción hormonal o inhiben la acción de sustancias inductoras actuando en la morfogénesis. El mecanismo genético responsable de la expresión de algunos caracteres puede resultar entonces reprimido o inhibido. La alta integración y conservatismo de los procesos de desarrollo hace posible el cambio coordinado que se manifiesta en el troglomorfismo, el cual puede involucrar entonces cambios genéticos relativamente sencillos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Desde un punto de vista metodológico, una de las mayores fuentes de error en el campo de la genética y la evolución (y éste podría aplicarse también a la bioespeleología) ha consistido en interpretar los resultados experimentales y los derivados de la observación atribuyéndolos a *una* causa, cuando en realidad se deben a *muchas* causas. Los fenómenos naturales, y en particular los biológicos, normalmente se encuentran afectados por diversos factores; todo lo que la ciencia experimental puede hacer es determinar las diferencias que se observan al modificar uno o más de esos parámetros; ninguno de ellos es "la" causa, con exclusión de los otros. Es en consecuencia erróneo creer que cuando un factor desempeña determinado papel, los demás no ejercen ninguno; es decir, la deducción de conclusiones negativas partiendo de observaciones positivas; ya que muy a menudo ocurre una múltiple interacción de factores, obviamente con distinto "peso"; incluso, unos factores pueden jugar un papel predominante bajo ciertas condiciones y otros hacerlo en otras. El hecho de haber encontrado evidencia de una causa, no implica que otras no puedan ni deban tenerse en cuenta (salvo que realmente se trate de factores mutuamente excluyentes). En un ecosistema abierto y gradacional como el cavernícola y en un resultado complejo como el troglomorfismo, sin duda actúan muy diversos factores que pueden operar de distinto modo en los diferentes grupos zoológicos involucrados; por ello, probablemente, la generalización en bioespeleología es una de las mayores fuentes de error.

No obstante, la repetición de los mismos fenómenos en organismos muy diversos y las conclusiones que es posible extraer del análisis comparado de faunas regionales, pueden indicar algunas grandes líneas seguidas en la evolución de los troglobios y en los cambios implicados en su troglomorfismo. Este último no difiere entre troglobios templados y tropicales (Figura 16), y su análisis permite cuestionar algunas ideas clásicas que han sustentado hasta hace poco el desarrollo de la bioespeleología (Figura 17), entre ellas: el modelo alopátrico de especiación por aislamiento pasivo; el papel del glaciarrismo como fuerza conductora del proceso de evolución troglobia; el concepto de las cavernas como entidad única; el troglomorfismo como resultado de ortogénesis; la gran antigüedad filética de todos los troglobios; y la necesidad de mucho tiempo y condiciones constantes para producir los caracteres troglomorfos. La relictualidad de algunos troglobios parece emerger como un resultado histórico. La evidencia positiva puede resumirse en que: hay troglobios troglomorfos tropicales y templados, en distintas litologías, en el ambiente profundo de las cuevas (ambiente) y sistemas de vacíos similares a éstas, y éstos comprenden formas relictas y no-relictuales cuyas proporciones relativas pueden ser explicadas por un modelo acumulativo histórico. La ocupación del ambiente profundo sigue un modelo de colonización activa, esencialmente no-alopátrico, que tiene en cuenta la zonación existente en las cuevas y la adversidad creciente del habitat hipógeo. La existencia de ejemplos con buenas dataciones de edades absolutas en cuevas tropicales (principalmente cuevas anchihalinas -blue holes- y cuevas lávicas) demuestran que la evolución troglobia puede ser rápida. El troglomorfismo aparece como un proceso epigenético, adaptativo, producto de la evolución en mosaico de caracteres nuevos, que incluyen a la vez hipertrofia y reducción de estructuras, cambios fisiológicos y funcionales bajo control genético y morfogenético, y cambios en la estrategia de vida. En el cambio morfológico a menudo operan procesos alométricos y heterocrónicos, particularmente procesos de neotenia asociados o inducidos por la adversidad del medio.

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

La similitud de resultados en el troglomorfismo exhibido por los cavernícolas de distintos grupos zoológicos y de las más diversas regiones del globo, nos inclinan a proponer que dos grandes grupos de factores gobiernan esta alta convergencia: (1) Similares fuerzas selectivas, determinadas por la alta adversidad del ambiente profundo (el cual es extenso y relativamente homogéneo en sus características tróficas y físicas); y (2) Similares factores de integración en el desarrollo y en la forma, los cuales intervienen en la respuesta adaptativa de los organismos al ambiente (Figura 17).

El nivel de análisis tradicional para explicar el cambio morfológico en la evolución ha sido el estudio de la acción de los genes y del cambio en la frecuencia de genes. El postulado central en la genética de poblaciones es la situación de equilibrio bajo las condiciones de Hardy-Weinberg, pero ello supone un sistema cerrado; la evolución es el proceso por el cual los organismos cambian gradualmente a lo largo del tiempo, en un sistema abierto. Las mutaciones, la selección natural y la deriva genética producen cambios; los dos primeros factores actúan de manera sistemática, mientras que el último es esencialmente un proceso dispersivo, cuya dirección es por tanto imprevisible (STANSFIELD, 1984). Recientemente ha sido puesto un mayor énfasis en comprender más altos niveles de organización

biológica, tales como el desarrollo y las constricciones impuestas por la historia filogenética (FUTUYMA, 1986), ya que el desarrollo es fundamentalmente epigenético y no puede ser explicado sencillamente en términos de la acción primaria de los genes.

Existe una alta discrepancia, normalmente de varios miles de genes, entre la capacidad codificante del genoma y los genes identificados en cualquier organismo, correspondiendo por tanto a funciones que aún quedan por descubrir (STANIER et al., 1996). Igualmente es muy elevada la cantidad de DNA considerado repetitivo y cuyas funciones se desconocen. Se conoce por otra parte que el 85% o más del genoma puede intervenir en los procesos de desarrollo y su expresión en los fenotipos. En consecuencia, difícilmente hoy en día -contra la normal creencia- puede un genetista determinar los mecanismos a través de los cuales las diferencias genéticas entre especies relacionadas producen diferencias en los fenotipos. Las causas, múltiples, del troglomorfoismo tienen su propio nivel de análisis en la ecología evolutiva y del desarrollo.

El presente trabajo es una simple contribución para tratar de dotar de mayor contenido empírico al cuerpo teórico de la biospeleología, el cual muestra progresivamente un poder explicativo mayor y menos abstracto. La evolución de los cavernícolas, por su singularidad, induce a múltiples reflexiones; el ecosistema hipógeo, por su carácter simplificado, facilita la experimentación y la comprobación de hipótesis y resultados; y por todo ello aporta información para seguir avanzando.

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo ha contado con una subvención del Departamento de Ordenación del Territorio y Medio Ambiente del Gobierno Vasco, Viceconsejería de Ordenación del Territorio y Biodiversidad. Agradezco especialmente al Viceconsejero Abel Muniategi Elorza y a los técnicos de dicho departamento por su interés y apoyo para la realización del proyecto.

El trabajo ha contado con la dotación de equipos, colecciones e infraestructura de la Sociedad de Ciencias Aranzadi, de la cual el autor es miembro. Agradezco de modo especial a Juanxo Agirre Mauleón, Rafael Zubiría, Francisco Etxeberria e Imanol Goikoetxea por su inestimable colaboración y ayuda.

Algunas ideas sintéticamente expuestas en GALAN & HERRERA (1998) han sido desarrolladas e incluidas para permitir la comprensión del conjunto. Aunque en todos los casos es citada la fuente, agradezco especialmente a Francisco HERRERA su autorización para incluirlas. La visión global que pone en relación mecanismos de desarrollo, procesos genéticos y especiación simpátrica es nuestra, pero se ha beneficiado de conceptos expuestos, aisladamente, por ALBERCH (1982), FUTUYMA (1986) y BUSH (1994), con quienes estoy en deuda por su esclarecedora orientación. Agradezco especialmente a Franco URBANI su información sobre la importancia de la radioactividad natural en cuevas y las concentraciones de gas radon. Por último, agradezco a Francisco HERRERA (Sociedad Venezolana de Espeleología) y a Mikelo ELORZA (Sociedad de Ciencias Aranzadi) por la revisión crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

BIBLIOGRAFIA

- ALBERCH, P. 1982. Developmental constraints in evolutionary processes. In: BONNER, J. (ed.), Evolution and development. Dahlem Conf. Report nº 20, Berlin, pp: 313-332.
- ALBERCH, P. & J. ALBERCH. 1981. Heterochronic mechanisms of morphological diversification and evolutionary change in the neotropical salamander *Bolitoglossa occidentalis* (Amphibia: Plethodontidae). *J. Morphol.*, 167: 249-264.
- ALBERCH, P. & E. GALE. 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: digital reduction in amphibians. *Evolution*, 39: 8-23.
- ALBERCH, P.; S. GOULD; G. OSTER & D. WAKE. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5: 296-317.
- ALLEGRUCCI, G. et al. 1982. Natural and experimental interspecific hybridization between populations of *Dolichopoda* cave crickets. *Experientia*, 38: 96-98.
- ATCHLEY, W. & J. RUTLEDGE. 1980. Genetic components of size and shape. I. Dynamics of components of phenotypic variability and covariability during ontogeny in the laboratory rat. *Evolution*, 34: 1161-1173.
- AULER, A. 1995. Evidências de dissolução por ácido sulfúrico na espeleogenese no Grupo Una, Bahía. *Anais de 8º Simpósio de Geologia de Minas Gerais - SBG Núcleo MG*, Bol.13: 93-94.
- AVISE, J. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, XIV, 511 pp.
- BARR, T. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology*, 2: 35-102.
- BELLES, X. 1987. Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibérica i les illes Balears. CSIC, Monogr. Cientif., 4. Ed. Moll, Mallorca, 207 pp.
- BERNARD, F. 1937. Recherches sur la morphogenése des yeux composés d'Arthropodes: Développement, Croissance, Réduction. *Bull. Biol. France Belgique, Suppl.* 23: 12 p.
- BESHARSHE, J. & J. HOLSINGER. 1977. *Gyrinophilus subterraneus*, a new troglobitic salamander from Southern West Virginia.

- Copeia: 624-634.
- BOCK, W. 1959. Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution*, 13: 194-211.
- BOUSFIELD, E. & F. HOWARTH. 1976. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes. VIII. Terrestrial Amphipoda (Talitridae), including a new genus and species with notes on its biology. *Pacific Insects*, 17: 144-154.
- BOWMAN, T.; S. GARNER; R. HESSLER; T. ILIFFE & H. SANDERS. 1985. Mictacea, a new order of Crustacea Peracarida. *Journal of Crustacean Biology*, 1: 74-78.
- BRANDON, R. 1971. North American troglobitic salamanders: some aspects of modification in cave habitats, with special reference to *Gyrinophilus palleucus*. *NSS Bull.*, 33: 1-22.
- BURKE, T. et al. 1991. DNA fingerprinting: approaches and applications. *Experientia*, Supplement. Basel.
- BUSH, G. 1975. Modes of animal speciation. *Annu.Rev.Ecol.System.*, 6: 339-364.
- BUSH, G. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(8): 285-288.
- CAHN, P. 1959. Comparative optic development in *Astyanax mexicanus* and two of its blind cave derivatives. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 115: 72-112.
- CHAPMAN, P. 1982. The ecology of caves in the Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Cave Science*, 9: 142-162.
- CHAPMAN, Ph. 1986. Non-relictual cavernicolous invertebrates in tropical Asian and Australasian Caves. *Com. 9º Congr.Internac.Espeleol.*, Barcelona, 9: 155-158.
- CHRISTIANSEN, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 76-78.
- CHRISTIANSEN, K. 1985. Regressive evolution in Collembola. *NSS Bull.*, 47: 89-100.
- COINEAU, N. & C. BOUTIN. 1989. Progenesis as a processus of evolution in some interstitial Crustacea. *Com. 7º Inter.Meiofauna Conf.*, Vienna. pp: 7.
- CONANT, R. 1958. A field guide to reptiles and amphibians. Houghton Mifflin, Boston.
- CULVER, D. 1982. Cave life. Evolution and ecology. Harvard Univ.Press. Cambridge.190 pp.
- CULVER, D. & D. FONG. 1986. Why all cave animals look alike. *Stygologia*, 2: 208-216.
- CULVER, D. et al. 1990. Morphology of cave organisms - it is adaptive? *Mém.Biospéol.*, 17: 13-26.
- DANIELOPOL, D. & G. BONADUCE. 1990. The colonization of subsurface habitats by Loxoconchidae Sars and Psammocytheridae Klie. *Ostracoda and Global events, 10th Int.Symp.Ostracoda*, 1-22.
- DANIELOPOL, D. & R. ROUCH. 1991. L'adaptation des organismes au milieu aquatique souterrain. Réflexions sur l'apport de recherches écologiques récentes. *Stygologia*, 6(3): 129-142.
- DAWSON, W.; G. BARTHOLOMEW & A. BENNETT. 1977. A reappraisal of the aquatic specialization of the Galápagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Evolution*, 31: 891-897.
- DECU, V. et al. 1987. Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Spel. E. Racovitza & Soc.Venezol.Espeleol.*, Bucarest, 219 pp.
- DENT, J. 1968. Survey of amphibian metamorphosis. In: ETKIN & GILBERT (eds.). *Metamorphosis*. Appleton - Century - Crofts, New York, pp: 271-311.
- DHOUAILLY, D. 1973. Dermo-epidermal interactions between birds and mammals: differentiation of cutaneous appendages. *Jour. Embryol. Exp. Morphol.*, 30: 587-603.
- FISHER, R. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford, England.
- FONG, D. 1985. A quantitative genetic analysis of regressive evolution in the amphipod *Gammarus minus*. *Northwest Univ.*, Evanston, 1-90.
- FONG, D. 1988. Morphological evolution of the amphipod *Gammarus minus* in caves: quantitative genetic analysis. *Am.Midl.Nat.*, 121: 361-378.
- FRAZZETTA, T. 1975. Complex adaptations in evolving populations. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- FROST, D. & D. HILLIS. 1990. Species in concept and practice: Herpetological applications. *Herpetologica*, 46: 87-104.
- FUTUYMA, D. 1986. *Evolutionary Biology*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 600 pp.
- GADOROS, M. 1986. Cave radioactivity - theory and data. *Proc. 9º Congr.Internat.Speleol.*, Barcelona, 2: 88-90.
- GADOROS, M. 1989. On the ionization of cave air. *Proc.10º Congr.Internat.Speleol.*, Budapest, 3: 776-777.
- GALAN, C. 1982. Notas sobre una anguila blanca (*Synbranchus marmoratus*) colectada en un río subterráneo del NE de Venezuela. *Bol.SVE*, 10(19): 129-131.
- GALAN, C. 1991. El karst de la Fila de las Cuevas (zona kárstica de Mata de Mango), Estado Monagas, Venezuela. *Bol.SVE*, 25: 1-12.
- GALAN, C. 1991b. Disolución y génesis del karst en rocas carbonáticas y rocas silíceas: un estudio comparado. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, 43: 43-72.
- GALAN, C. 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, 45: 1-163.
- GALAN, C. 1993b. Estudio de la fauna cavernícola de la Sierra de Aralar (Navarra). Trabajo realizado para Dpto. Obras Públicas, Transporte y Comunicaciones del Gobierno de Navarra, Pamplona. *Inf. int.* 33 pp.
- GALAN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol.SVE*, 29: 2-38.
- GALAN, C. 1995b. Nota preliminar sobre a biocenose cavernícola na Toca Sem Fim, Minas Gerais, Brasil. *O Carste, Grupo Bambuí de*

- Pesquisas Espeleológicas, 7(4): 72-77.
- GALAN, C. 1996. Notas sobre la fauna cavernícola del norte de Bahía, Brasil. *Bol.SVE*, 30: 14-20.
- GALAN, C. 1999. Comparación entre la Fauna Cavernícola de regiones Templadas y Tropicales (con especial énfasis en la fauna de Navarra y fauna Neotropical): Un nuevo modelo sobre la Ecología y Evolución de los animales cavernícolas. Trabajo realizado para el Gobierno de Navarra, Dpto. Obras Públicas, Pamplona, Inf. int. 32 pp.
- GALAN, C. 2002. Hallazgo de un río subterráneo de leche de luna (mondmilch) en la sima-mina de Alzola (Gipuzkoa): descripción de la cavidad y de sus espeleotemas. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, Inédito.
- GALAN, C. 2002. Ecología de la cueva de Guardetxe y del MSS circundante: un estudio comparado de ecosistemas subterráneos en materiales del Cretácico tardío del Arco Plegado Vasco. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, Inédito.
- GALAN, C. 2002. El río subterráneo de Ekain, su fauna cavernícola y la génesis de sus cuevas (macizo de Izarraitz, Gipuzkoa, País Vasco). *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, Inédito.
- GALAN, C. & F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución (Cave fauna: environment and evolution). *Bol.SVE*, 32: 13-43.
- GALAN, C. & J. LAGARDE. 1987. La sima Coycoy de Acurigua, Sierra de San Luis, Estado Falcón. *Rev.Ambito*, Caracas, 2-3: 96-100.
- GALAN, C. & F. URBANI. 1987. El desarrollo de la Espeleología y aspectos generales de las áreas cársicas venezolanas. En: DECU, V. et al. Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. ISE.Racovitza, Rumania & SVE, Venezuela. pp: 15-22.
- GALAN, C. & A. VILORIA. 1993. Resultados de la Expedición SVE-SCA a la región de Río de Oro - Río Aricuisá (Sierra de Perijá, Venezuela). *Karaitza, UEV*, 2: 7-18.
- GALIANA, A. et al. 1993. Assortative mating and sympatric speciation. *Evolution*, 47: 432-444.
- GERHART, J. et al., 1982. The cellular basis of morphogenetic change: group report. In: BONNER, J. (ed.), *Evolution and development*. Springer-Verlag, Berlin. pp: 87-114.
- GOLDSCHMIDT, R. 1938. *Physiological genetics*. McGraw-Hill, New York.
- GOLDSCHMIDT, R. 1940. *The material basis of evolution*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- GOODMAN, M. 1982. *Macromolecular sequences in Systematic and Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York.
- GOULD, S. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, 41: 587-680.
- GOULD, S. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- GOULD, S. & E. VBRA. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8: 4-15.
- GOURBAULT, N. 1972. Recherches sur les Triclades Paludicoles hypogés. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 73: 1-249.
- GREENSLADE, P. 1983. Adversity selection and the habitat templet. *Amer.Natur.*, 122: 352-365.
- GUERRANT, E. 1982. Neotenic evolution of *Delphinium nudicaule* (Ranunculaceae): a hummingbird pollinated larkspur. *Evolution*, 36: 699-712.
- HALL, B. 1984. Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms. *Biol. Rev.*, 59: 89-124.
- HAMILTON-SMITH, E. 1971. The classification of cavernicoles. *NSS Bull.*, 33(1): 63-66.
- HAMPE, A. 1960. La compétition entre les éléments osseux du zeugopode de poulet. *Jour. Embryol. Exp. Morphol.*, 8: 241-245.
- HANKEN, J. 1984. Miniaturization and its effect on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 55-75.
- HERRERA, F. 1995. Las comunidades de artrópodos del guano de guácharos en la cueva del Guácharo, Venezuela. *Bol.SVE*, 29: 39-46.
- HOBBS, H. et al. 1977. A review of the troglobitic decapod crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contrib.Zool.*, 244: 1-183.
- HOFFMANN, A. & P. PARSONS. 1989. An integrated approach to environmental stress tolerance and life-history variation: desiccation tolerance in *Drosophila*. *Biol.Journ.Linnean Soc.*, 37: 117-136.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann.Rev.Entomol.*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F. 1986. The tropical cave environment and the evolution of troglobites. 9º *Congres.Internat.Espeleol.*, Comunicaciones. Barcelona, pp: 153-155.
- HOWARTH, F. 1987. The evolution of non-relictual tropical troglobites. *Internat.Jour.Speol.*, 16: 1-16.
- HOWARTH, F. 1991. Hawaiian cave faunas: macroevolution on young islands. In: DUDLEY Ed. *The unity of evolutionary biology*. Vol1. Dioscorides, Portland, pp: 285-295.
- HOWARTH, F. 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabiting arthropods. *American Naturalist*, 142: S65-S77.
- HÜPPOP, K. 1985. The role of metabolism in the evolution of cave animals. *NSS Bull.*, 47: 71-77.
- HÜPPOP, K. 1986. Oxygen consumption of *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): a comparison of epigeal and hypogean populations. *Environ.Biol.Fishes*, 17(4): 200-308.
- HUXLEY, J. 1932. *Problems of relative growth*. MacVeagh, London. (Second edition 1972, Dover, New York).
- ICRP - International Commission on Radiological Protection. 1987. Lung cancer risk from environmental exposure to radon daughters. *Ann. ICRP, Publ. 50 & 60*.

- LIFFE, T. 1990. Crevicular dispersal of marine cave fauna. *Mém.Biospéol.*, 17: 93-96.
- JERISON, H. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York.
- KANE, T. & D. CULVER. 1991. The evolution of troglobites: *Gammarus minus* (Amphipoda: Gammaridae) as a case study. *Mém.Biospéol.*, 18: 3-14.
- KANE, T. & D. CULVER. 1992. Biological processes in space and time: Analysis of adaptation. In: CAMACHO, A. (Ed.). *The Natural History of Biospeleology*. Monograf. Mus.Nac.Cienc.Nat., Madrid, pp: 377-399.
- KIMURA, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge Univ.Press, New York.
- KLIMCHOUK, A. & V. NASEDKIN, 1992. Radon in the caves of the Commonwealth of Independent States. *The Light, News of Kiev Karst & Speol.Center*, 4(6): 21-35.
- KLIMCHOUK, A.; V. NASEDKIN & K. CUNNINGHAM. 1995. Speleothems of aerosol origin. *NSS Bull.*, 57: 31-42.
- KOLLAR, E. & C. FISHER. 1980. Tooth induction in chick epithelium: expression of quiescent genes for enamel synthesis. *Science*, 207: 993-995.
- KONDRASHOV, A. & M. MINA. 1986. Sympatric speciation: When it is possible?. *Biol.J.Linnean Soc.*, 27: 201-223.
- LEVIN, D. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *Amer. Natur.*, 122: 1-25.
- LINDER, H. 1985. Gene flow, speciation, and species diversity patterns in a species-rich area: the Cape flora. In: VRBA, E. ed., *Species and speciation*, pp. 53-57. *Transvaal Museum Monograph N° 4*, Pretoria, South Africa.
- MAGNIEZ, G. 1985. Regressive evolution in *Stenasellids* (Crustacea, Isopoda, Asellota, of underground waters). *NSS Bull.*, 47: 118-122.
- MATHIEU, J. & M. TURQUIN. 1992. Biological processes at the population level. II. Aquatic populations *Niphargus* (stygobiont amphipod) case. In: CAMACHO, A. (Ed.). *The Natural History of Biospeleology*. Monograf. Mus. Nac. Cienc. Nat., Madrid, pp: 263-293.
- MATSUDA, R. 1982. The evolutionary process in talitrid amphipods and salamanders in changing environments, with a discussion of "genetic assimilation" and some other evolutionary concepts. *Canadian Journ. Zool.*, 60: 733-749.
- MAYNARD SMITH, J. 1983. The genetics of stasis and punctuation. *Annu. Rev. Genet.*, 17: 11-25.
- MAYNARD SMITH, J. et al. 1985. Developmental constraints and evolution. *Quart. Rev. Biol.*, 60: 265-287.
- MAYR, E. 1960. The emergence of evolutionary novelties. In: TAX, S. (ed.). *The evolution of life*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp: 349-380.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press. Cambridge. 797 pp.
- MAYR, E. 1983. Towards a new philosophy of biology observations of an evolutionist. *Harvard Univ.Press*, 12 pp.
- MITCHELL, R. 1969. A comparison of temperate and tropical cave communities. *Southwest.Naturalist*, 14: 73-88.
- MURRAY, J. 1981. A pre-pattern formation mechanism for animal coat markings. *J. Theor. Biol.*, 88: 161-199.
- MIYAMOTO, M. & M. GOODMAN. 1986. Biomolecular systematics of Eutherian Mammals: phylogenetic pattern and classification. *Systematic Zool.*, 35: 230-240.
- NEI, M. 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. Amsterdam.
- NEWMAN, W. 1983. Origin of the Maxillopoda; uralacostracan ontogeny and progenesis. In: *Crustacean. Issues 1. Crustacean phylogeny*, 105-119.
- NOBLE, G. 1931. *The biology of the Amphibia*. McGraw-Hill, New York.
- OHDNER, N. 1952. Petits Opisthobranches peu connus de la côte méditerranéenne de France. *Vie Milieu*, 3(2): 136-147.
- OLSON, E. & R. MILLER. 1958. *Morphological integration*. University of Chicago Press, Chicago.
- ORGHIDAN, T. et al. 1977. *Résultats des expéditions biospéologiques Cubano-Roumaines á Cuba. 2*. Editura Acad. Rep. Soc. Romania, Bucuresti. 420 pp.
- OTTE, E. & J.A. ENDLER (Eds.). 1989. *Speciation and its consequences*. Sinaver Assoc.Inc. Publish., Sunder.
- PARSONS, P. 1987. Evolutionary rates under environmental stress. *Evolutionary Biology*, 21: 311-347.
- PARSONS, P. 1991. Evolutionary rates: stress and species boundaries. *Ann.Rev.Ecol.System.*, 22: 1-18.
- PARZEFALL, J. 1986. On the heredity of behaviour patterns in cave animals and their epigean relatives. *NSS Bull.*, 47: 128-135.
- PATTERSON, C. 1987. *Molecules and Morphology in evolution: conflict or compromise?* Cambridge Univ. Press.
- PECK, S. 1986. Evolution of adult morphology and life-history characters in cavernicolous Ptomophagus beetles. *Evol.*, 40(5): 1021-1030.
- PECK, S. 1990. Eyeless arthropods of the Galápagos Islands, Ecuador: composition and origin of the cryptozoic fauna of a young, tropical, oceanic archipelago. *Biotropica*, 22: 366-381.
- PEREIRA, V. 1989. Uma nova espécie de anfípode cavernícola do Brasil, *Hyalella caeca* sp.n. (Amphipoda, Hyalellidae). *Revista bras. Zool.*, 6(1): 49-55.
- PIRES, A. 1987. *Poticoara brasiliensis*: a new genus and species of Spelaeogriphacea (Crustacea: Peracarida) from Brazil with a phylogenetic analysis of the Peracarida*. (* Publication N° 616 of the Instituto Oceanográfico, Universidade de Sao Paulo). *Journal of Natural History*, 21: 223-238.
- POULSON, T. 1963. Cave adaptation in amblyopsid fishes. *Am.Mid.Nat.*, 70: 257-290.

- POULSON, T. 1981. Variation in life history of Linyphiid cave spiders. Proc. 7^o Int.Congr.Speol., 60-62.
- RACOVITZA, E. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. Arch.Zool.exp.et gen. (Biospeologica I), 4e série, 6: 371-488.
- RAFF, R. & T. KAUFMAN. 1983. Embryos, genes, and evolution: the developmental-genetic basis of evolutionary change. Macmillan, New York.
- RAUP, D. 1962. Computer as aid in describing form in gastropod shells. Science, 138: 150-152.
- RAUP, D. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. J. Paleontol., 40: 1178-1190.
- RAUP, D. & S. GOULD. 1974. Stochastic simulation and evolution of morphology - towards a nomothetic paleontology. Syst. Zool., 23: 305-322.
- RIEDL, R. 1977. A systems-analytical approach to macroevolutionary phenomena. Quart. Rev. Biol., 52: 351-370.
- RIEDL, R. 1978. Order in living organisms: A systems analysis of evolution. (English edition 1978, trans. R. Jeffries). Wiley, New York.
- RISKA, B. & W. ATCHLEY. 1985. Genetics of growth predicts patterns of brain-size evolution. Science, 229: 668-671.
- RODRIGUEZ, G. & C. BOSQUE. 1990. A stygobiont crab, *Chaceus caecus* n.sp., and its related stygophile species, *Chaceus motiloni*, Rodríguez 1980 (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae) from a cave in the Cordillera de Perijá, Venezuela. Mém.Biospéol., 17: 127-134.
- RODRIGUEZ, G. & F. HERRERA. 1994. A new troglophilic crab, *Chaceus turikensis*, from Venezuela, and additional notes on the stygobiont crab *Chaceus caecus*, Rodríguez & Bosque 1990 (Decapoda, Brachyura: Pseudothelphusidae). Mém.Biospeol., 21: 121-128.
- ROMER, A. 1956. Osteology of the reptiles. University of Chicago Press, Chicago.
- ROUCH, R. & D. DANIELOPOL. 1987. L'origine de la faune aquatique souterraine, entre le paradigme du refuge et le modèle de la colonisation active. Stygologia, 3: 345-372.
- SAJO-BOHUS, L.; E. GREAVES; J. PALFALVI; G. MERLO & F. URBANI. 1995. Primeras mediciones de las concentraciones de radón en cuevas venezolanas. Bol.SVE, 29: 17-19.
- SBORDONI, V. 1980. Strategie adattative negli animali cavernicoli: uno studio di genetica ed ecologia di popolazione. Proc. Acad. Nat. Lincei, 51: 61-100.
- SCHINDEWOLF, O. 1936. Paleontologie, Entwicklungslehre, und Genetik. Bornträger, Berlin.
- SCHMINKE, H. 1981. Adaptation of Bathynellacea to life in the interstitial (Zoea theory). Int.Rev.ges.Hydrobiol., 66(4): 575-637.
- SEMENOVA, L. 1961. Relation of cuticle structure in chilopods to the condition of existence. Zool.Journ., 40.
- SIBLEY, C. & J. AHLQUIST. 1986. Reconstructing Bird Phylogeny by comparing DNAs. Scientific American 254(2): 82-92.
- SICKEL, W. 1973. Energy in vertebrate photoreceptor function. In: LANGER (ed.), Biochemistry and physiology of visual pigments. Berlin, 195-202.
- SKET, B. 1985. Why all cave animals do not alike: A discussion on adaptive value of reduction processes. NNSS Bull., 47(2): 78-85.
- SONDHI, K. 1963. The biological foundations of animal patterns. Quart. Rev. Biol., 38: 289-327.
- STANSFIELD, W. 1984. Genética. 2^a Edición. McGraw-Hill, México, 405 pp.
- STANIER, R.; J. INGRAHAM; M. WHEELIS & P. PAINTER. 1996. Microbiología (Segunda Edición). Ed.Reverté, Barcelona, 750 pp.
- STERN, C. 1968. Genetic mosaics and other essays. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- STONE, F.; P. AYE & O. NAKASATO. 1991. Chromosomal changes in relation to rapid evolution of Hawaiian crickets in the genus *Caconemobius*. Abstracts XVII Pacific Science Congress, Honolulu, p.132.
- TEIXEIRA, N.; M. FAISCA & J. CRISPIM. 1991. Preliminary data on radon concentration in some Portuguese show caves. 5^o Int.Conf. Natur.Radiat.Environment., Salzburg, 22-28 Sept. 1991.
- TOMPKINS, R. 1978. Genic control of axolotl metamorphosis. Amer. Zool., 18: 313-319.
- TURING, A. 1952. The chemical basis of morphogenesis. Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B) 237: 37-72.
- URBANI, F. 1977. Nuevos comentarios sobre estudios realizados en las formas cársicas de las cuarcitas del Grupo Roraima. Bol.SVE, 8(15): 71-77.
- URBANI, F. 1996. Venezuelan cave minerals: a review. Bol.SVE, 30: 1-13.
- VANDEL, A. 1965. Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals. Pergamon Press, Oxford, 524 p.
- WADDINGTON, C. 1956. Principles of embryology. Allen and Unwin, London.
- WESSELS, N. 1982. A catalogue of processes responsible for metazoan morphogenesis. In: J. BONNER (ed.), Evolution and development. Springer-Verlag, Berlin, pp: 115-154.
- WESTHEIDE, W. 1987. Progenesis as a principle in meiofauna evolution. Jour.Nat.Hist., London, 21: 843-854.
- WILKENS, H. 1986. The tempo of regressive evolution: studies of the eye reduction in stygobiont fishes and decapod crustaceans of the Gulf coast and West Atlantic region. Stygologia, 2: 130-143.
- WILKENS, H. 1988. Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). Evol.Biol., 23: 271-367.
- WILKENS, H.; N. PETERS & C. SCHEMMEL. 1979. Gesetzma Bigketen der regressiven Evolution. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 79: 123-140.
- WILLIAMS, N. 1984. An apparent disjunction between the evolution of form and substance in the genus *Tetrahymena*. Evolution, 38: 25-33.

- WILSON, A. 1977. Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.*, 46: 573-639.
- WILSON, A. et al. 1974. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proceed. Nation. Acad. Sc. USA*, 71(7): 2843-2847.
- WOLPERT, L. 1982. Pattern formation and change. In: J. BONNER (ed.). *Evolution and development*. Springer-Verlag, Berlin, pp: 169-188.
- WRIGHT, S. 1982. Character change, speciation, and the higher taxa. *Evolution*, 36: 427-443.
- YAGER, J. 1987. *Cryptocorynetes haptodiscus*, new genus, new species, and *Speleonectes benjamini*, new species, of remipede crustaceans from anchialine caves in the Bahamas, with remarks on distribution and ecology. *Proceed. Biol. Soc. Washington*, 100: 302-320.
- YARBOROUGH, K. 1978. Airborne alpha radiation in natural caves administered by the National Park Service., *Nat. Cave Managem. Proceed.*, Big Sky, 1977, pp: 125-132.

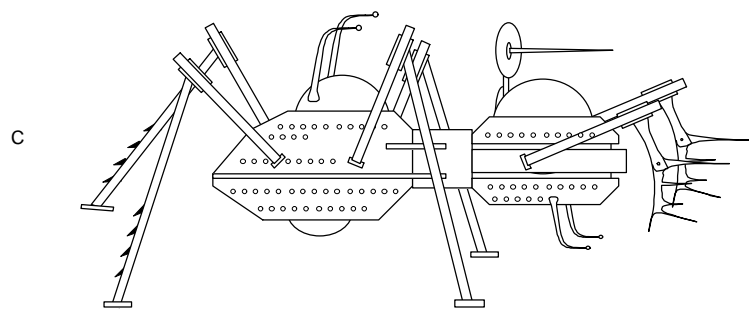
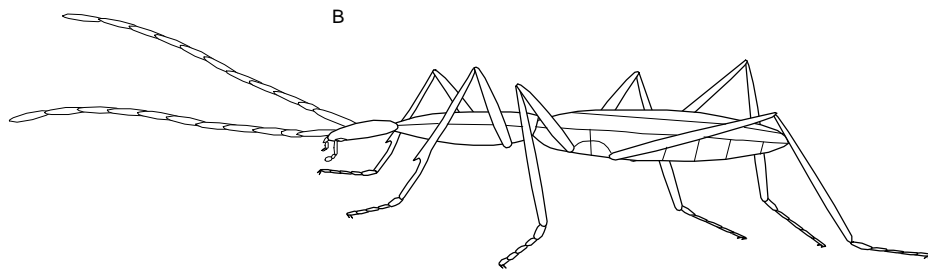
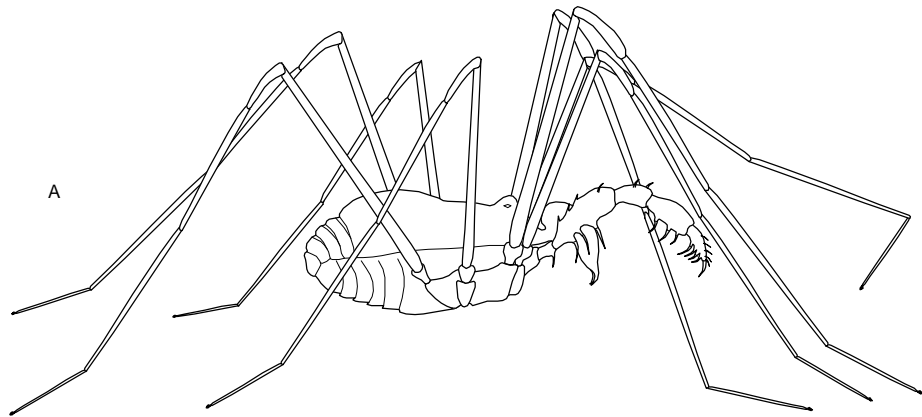


Figura 1. Diseño comparado de un opilión troglóbico tipo *Peltonychia* (A), de un coleóptero troglóbico tipo *Aphaenops* (B), y de un vehículo explorador espacial de un cómic, similar a los módulos de aterrizaje reales diseñados para las misiones a la Luna o a Marte (C). (Fuente: BELLES, 1987; GALAN, 1993; modificado).

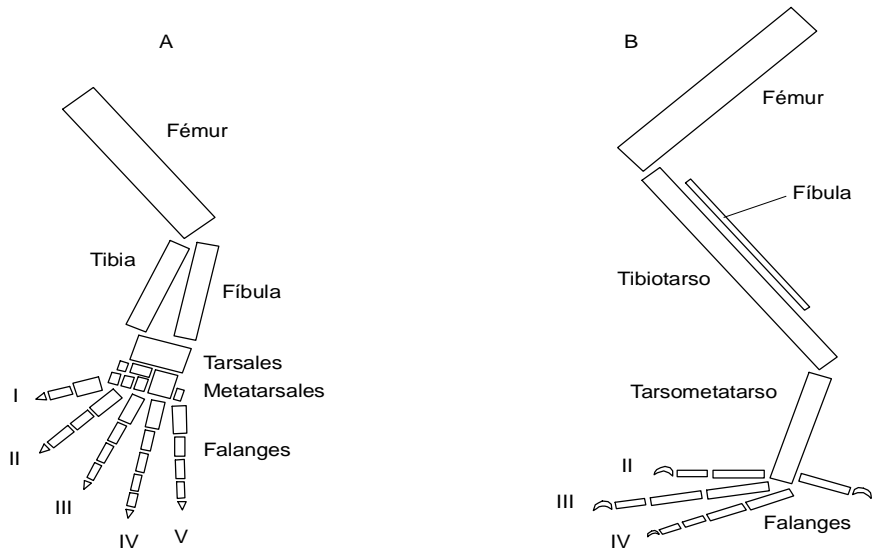


Figura 2. Fusión y reducción de elementos. El esqueleto (esquemático) de la extremidad posterior de un reptil (A) y de un ave (B). En el ave, algunos de los huesos tarsales han resultado fusionados con la tibia, y otros con los metatarsales; el número de dedos y falanges es menor y la fíbula se ha reducido en tamaño. (Fuente: ROMER, 1956; modificado).

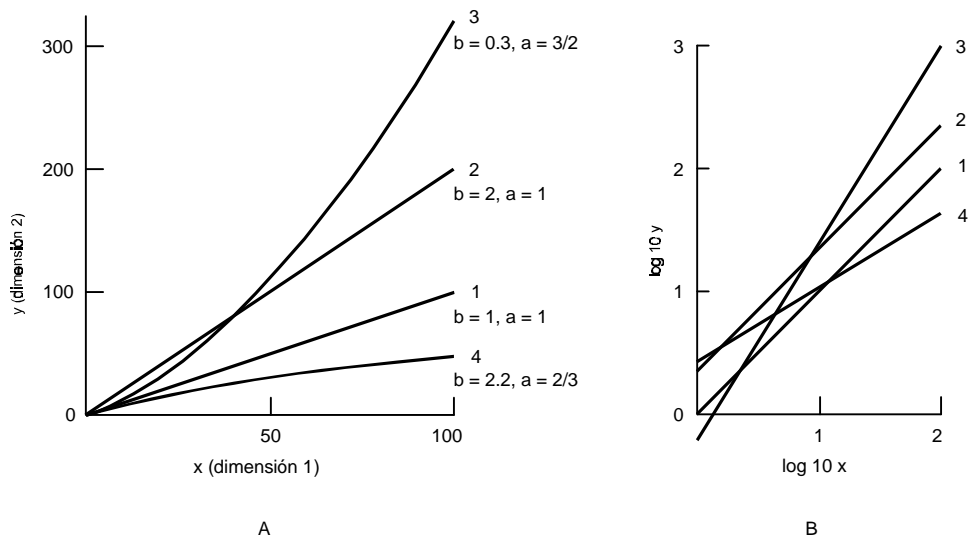


Figura 3. Crecimiento alométrico. (A) Trazado aritmético de dos longitudes, x é y , de dos estructuras o dimensiones. Las curvas 1 y 2 muestran crecimiento isométrico ($a = 1$); en la curva 1, la dimensión 2 iguala a la dimensión 1 ($b = 1, a = 1$); en la curva 2, la dimensión 2 es el doble de grande ($b = 2$) que en la curva 1. Las curvas 3 y 4 muestran alometría positiva ($a > 1$) y negativa ($a < 1$), respectivamente. (B) Trazado logarítmico de las mismas curvas. Las curvas 1 y 2 tienen pendiente 1, pero difieren en el intercepto. En la curva 3 la pendiente es más grande que 1, y en la curva 4 es menor que 1.

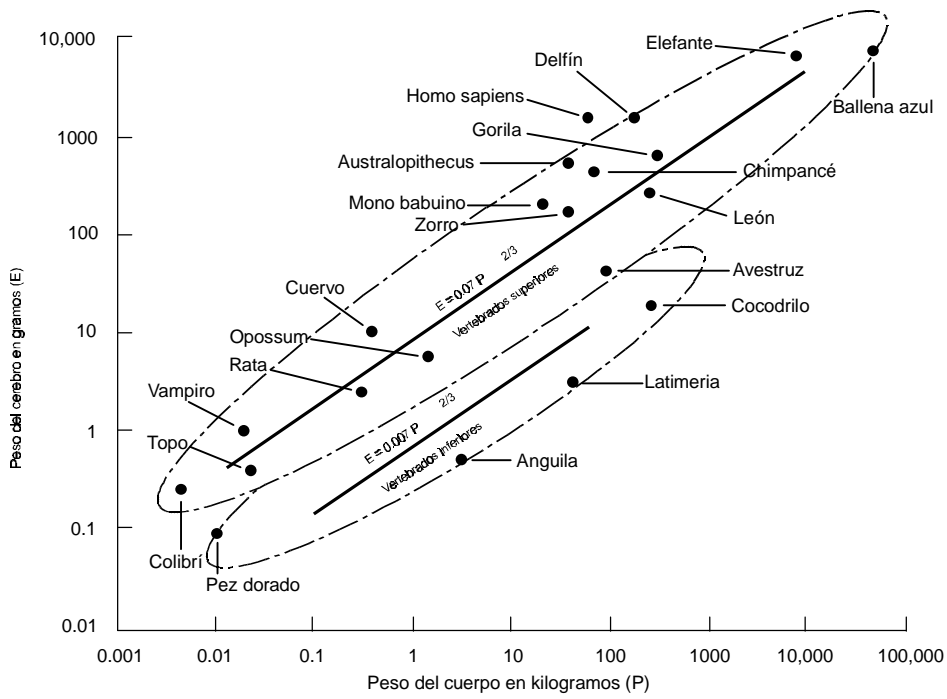


Figura 4. Alometría interespecífica, ilustrada por la relación entre el peso del cerebro y el peso del cuerpo en los vertebrados. Los ejes son logarítmicos, ya que las especies grandes tienen relativamente grandes cerebros. Los cerebros de los endotermos ("vertebrados superiores") son 10 veces más grandes que los de los ectotermos de tamaño comparable. (Fuente: JERISON, 1973; modificado).

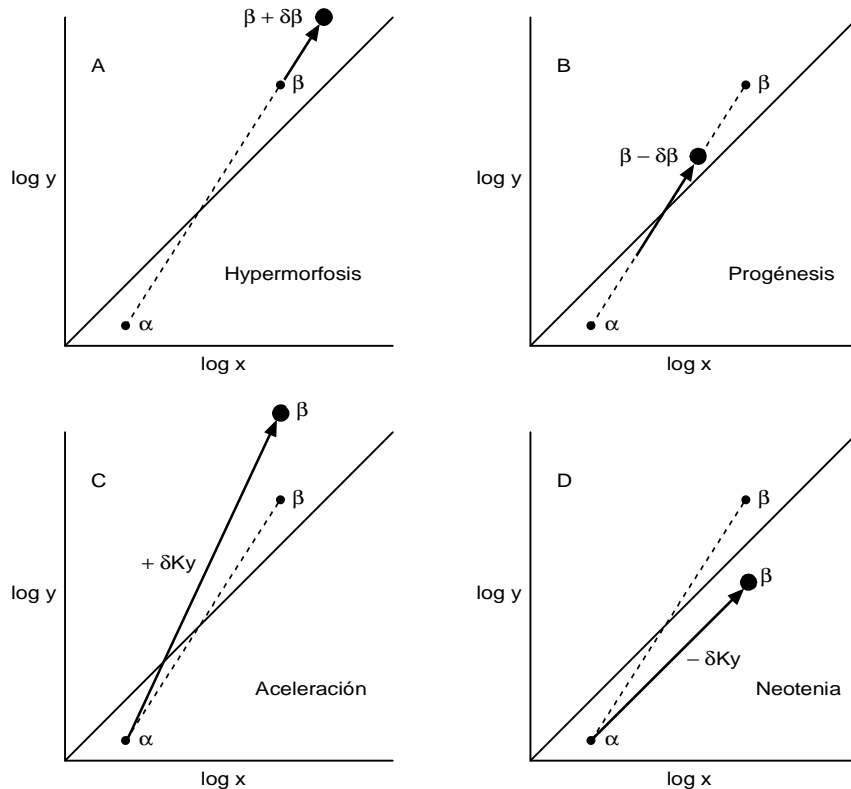


Figura 5. Diagramas de algunas formas de heterocronía. La línea de trazos representa la trayectoria ancestral del cambio ontogenético, expresando el crecimiento de dos estructuras, con valores x e y , dibujados sobre ejes logarítmicos. La pendiente excede de 1 (línea sólida), por lo cual representa alometría positiva. El crecimiento procede de la edad a a las edad b . (A) Hypermorfosis en un descendiente: la extensión del desarrollo de la edad b a $b + db$ resulta en peramorfosis, en este caso una mayor relación y/x en la madurez. (B) Progénesis en un descendiente: el desarrollo cesa a la edad $b - db$, conduciendo a una morfología juvenil en la madurez (paedomorfosis). (C) Aceleración de la tasa de desarrollo de y (p.ej. incrementando a), lo que conduce a peramorfosis. (D) Por Neotenia, un decremento de la tasa de desarrollo de y en relación a x , una condición juvenil (paedomorfosis) del carácter y , pero no del carácter x , es expresado en el estado adulto.

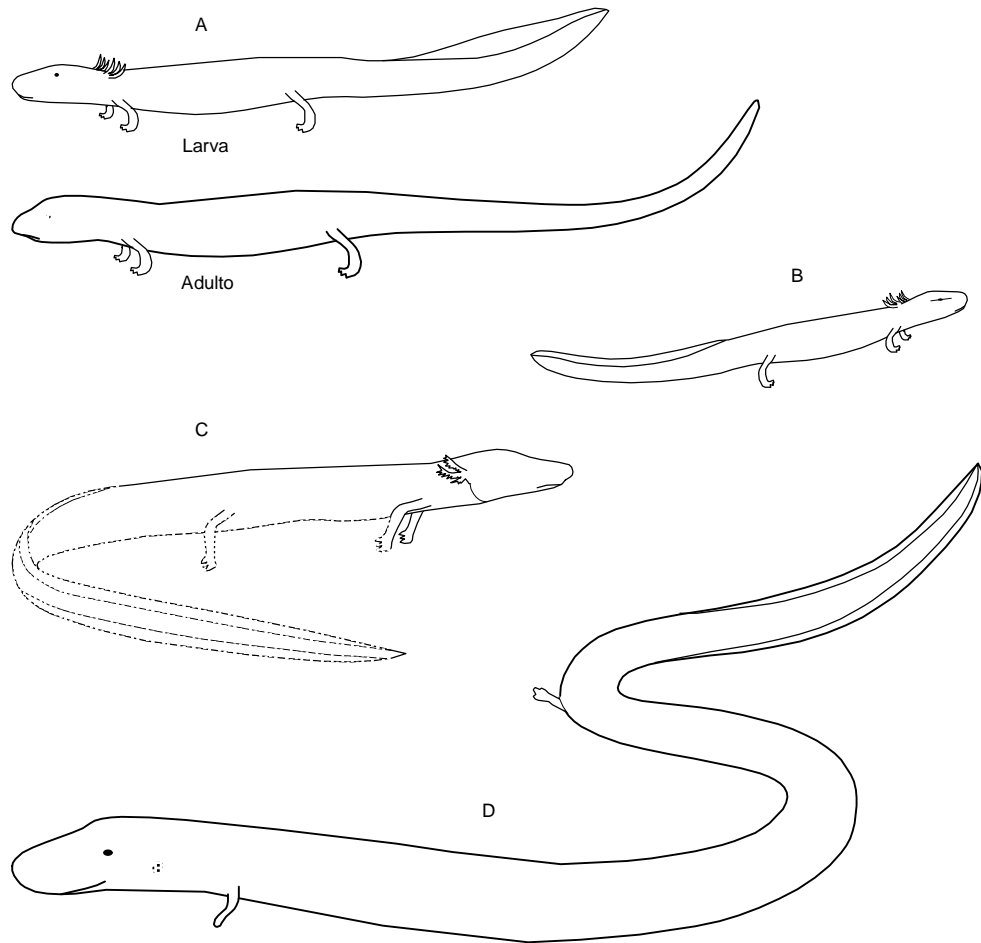


Figura 6. Neotenia en salamandras. (A) Larva y adulto no-neoténico de *Typhlotriton spelaeus*. (B) Adulto de *Eurycea neotenes*, con agallas, como la larva de *Typhlotriton*. (C) Un derivado de *Eurycea altamontana* modificado y neoténico, la salamandra de cueva *Typhlomolge rathbuni*. (D) Una forma neoténica no-relacionada, *Amphiuma means*, en la cual las agallas son retenidas en el estado adulto, pero son internas. (Fuente: CONANT, 1958; y NOBLE, 1931; modificado).

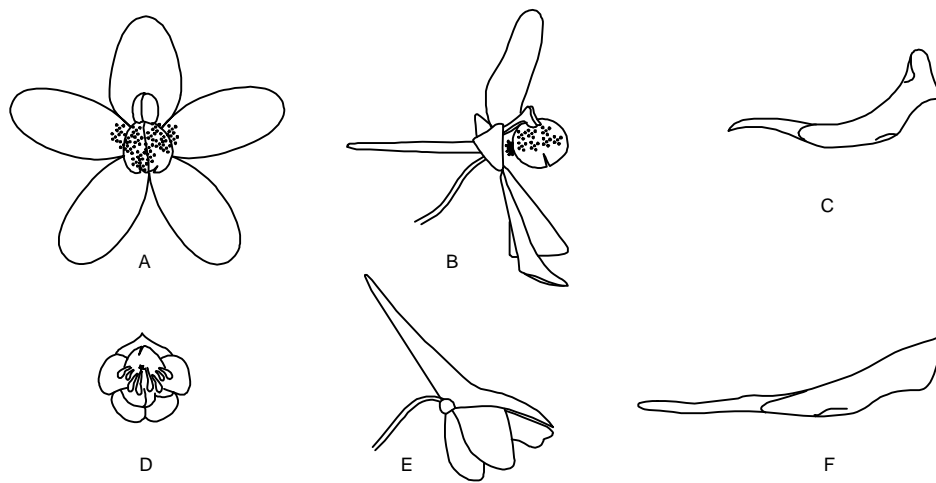


Figura 7. Heterocronía en la evolución de la forma de la flor en *Delphinium*. (A, B, C) Visión frontal, lateral, y del pétalo superior izquierdo de *D. decorum*, representando la condición ancestral. (D, E, F) Visión frontal, lateral, y del pétalo superior izquierdo de *D. nudicaule*, representando la condición derivada. La flor madura de *D. nudicaule* se asemeja al capullo de *D. decorum*, y por tanto es neoténica; el pétalo superior de *D. nudicaule* es relativamente elongado, una condición peramórfica. (Fuente: GUERRANT, 1982; modificado).

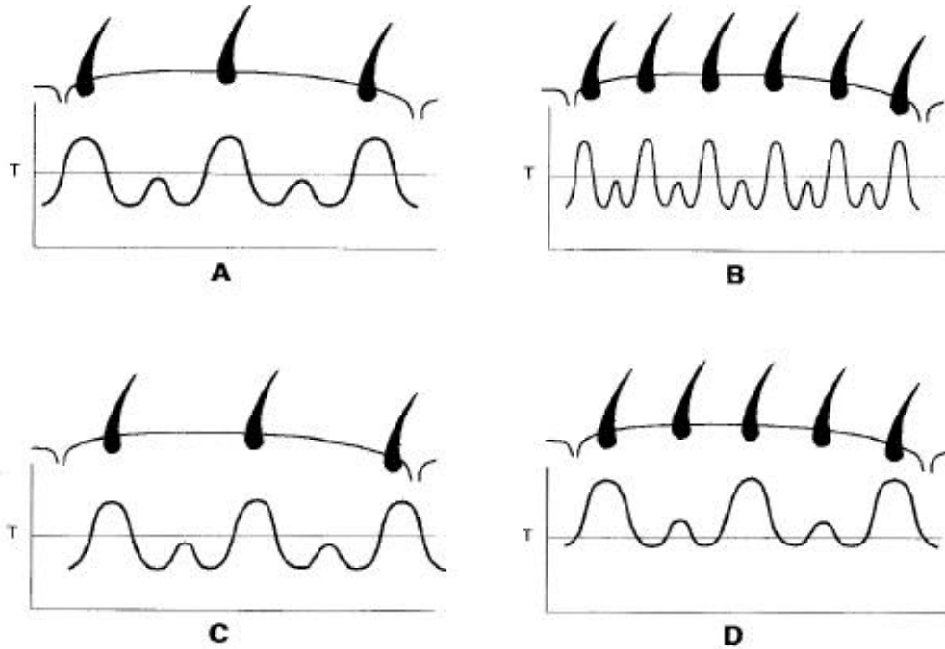


Figura 8. Cambios hipotéticos en un prepatrón subyacente (A) de un morfógeno, o material que induce la formación de sedas. Si la concentración del morfógeno excede un límite T, se forma una seda. Un cambio en la cinética de síntesis del morfógeno puede cambiar el patrón de espaciamiento (B) o la posición de los picos del morfógeno (C); un incremento en la concentración del morfógeno puede cambiar también el número de sedas. (Fuente: TURING, 1952; modificado).

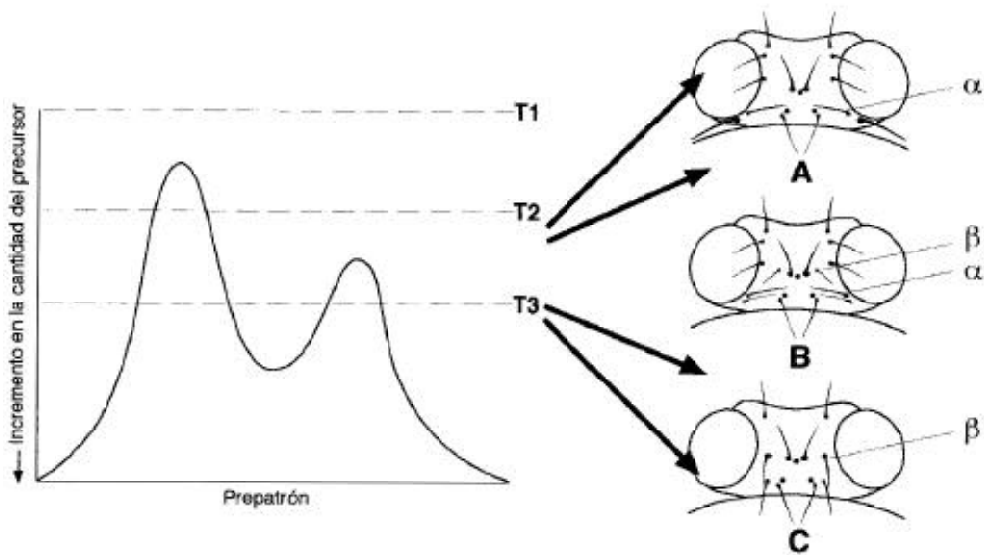


Figura 9. Modelo de Sonchi sobre el origen de un patrón neomórfico ("nuevo"). Si el primer pico del prepatrón está entre los niveles T1 y T2, se produce el tipo silvestre del patrón de sedas y ocelos (A) en *Drosophila subobscura*. Si el segundo pico excede el nivel T3, se forman sedas adicionales (B): la seda α se duplica y se forman nuevas sedas β . Estas nuevas sedas son desconocidas en los drosófilidos normales, pero tienen su contraparte en *Auiacigaster leucopeza*, un miembro de una familia relacionada. (Fuente: SONCHI, 1962; modificado).

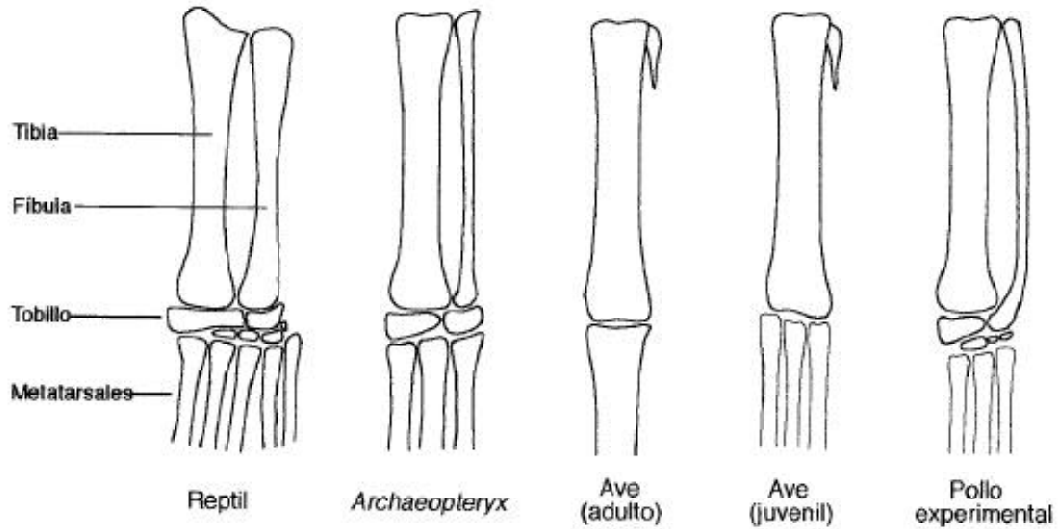


Figura 10. Desarrollo de los huesos de la pierna y tobillo de los pollos experimentales de Hampé (derecha), comparado con su estado en los reptiles, *Archaeopteryx*, y su forma normal en aves modernas. (Fuente: FRAZZETTA, 1975; modificado).

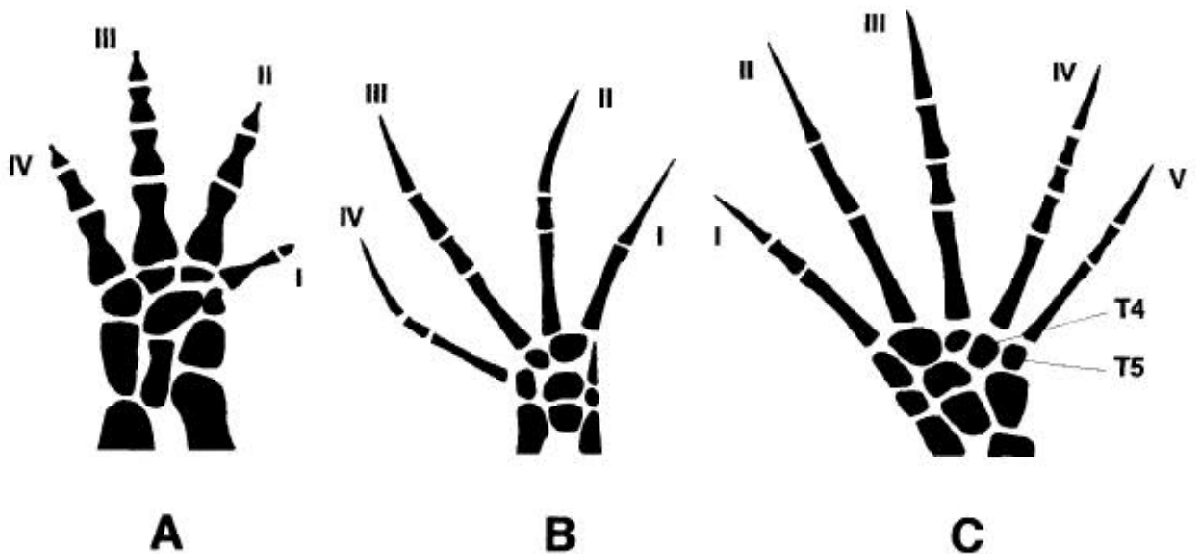


Figura 11. Visión dorsal de la pata posterior izquierda de la salamandra *Hemydactylum scutatatum* (Plethodontidae); los cuatro dedos son la condición normal de esta especie (A). Pata posterior izquierda del axolotele *Ambystoma mexicanum* (Ambystomatidae) tratada con un inhibidor de mitosis en el estado inicial de su desarrollo (B). Pata posterior derecha del mismo axolotele; control sin tratamiento, mostrando la condición normal de cinco dedos (C). La pata tratada experimentalmente es más pequeña que la de control, le falta el dedo post-axial y algunas falanges, y se asemeja a la condición de *Hemydactylum*. (Fuente: ALBERCH & GALE, 1985; modificado).

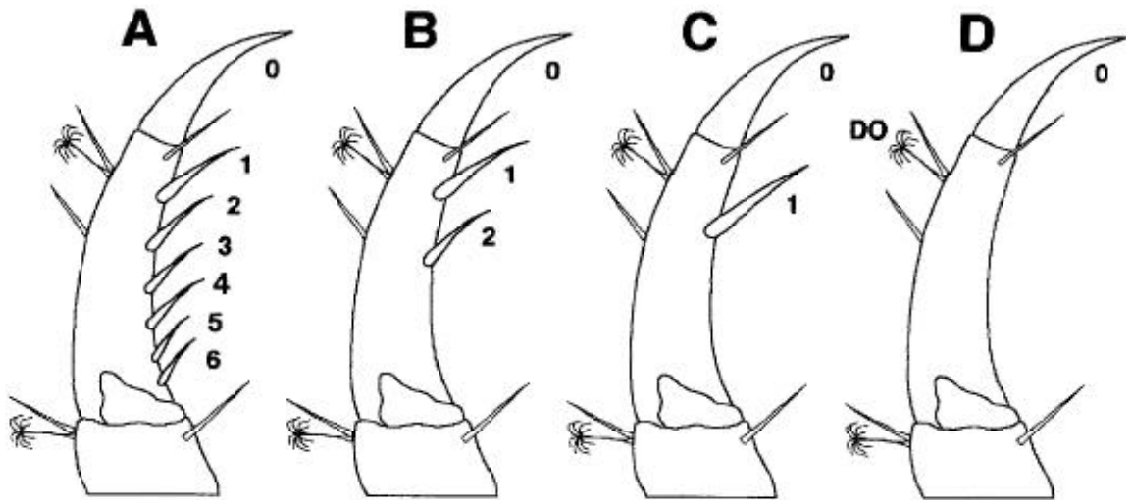


Figura 12. Reducción del número de espinas en el margen esternal de los dactilopodios de los pereópodos 2-7 en Asellota. Visión caudal. DO = Organum dactylano. La uña terminal es la espina esternal número 0. (A) *Proasellus meridanus* (Racovitza), (Asellidae), Oeste de Francia. (B) *Stenaseellus virei* Dolitus, subsp. *virei*, (Stenaseellidae), Sur de Francia - País Vasco. (C) *Stenaseellus virei*, subsp. *hussoni* Magniez, zona central Nord-Pirenaica. (D) *Proasellus acutianus* Argano & Henry, (Asellidae), Italia. (Fuente: MAGNIEZ, 1985; modificado).

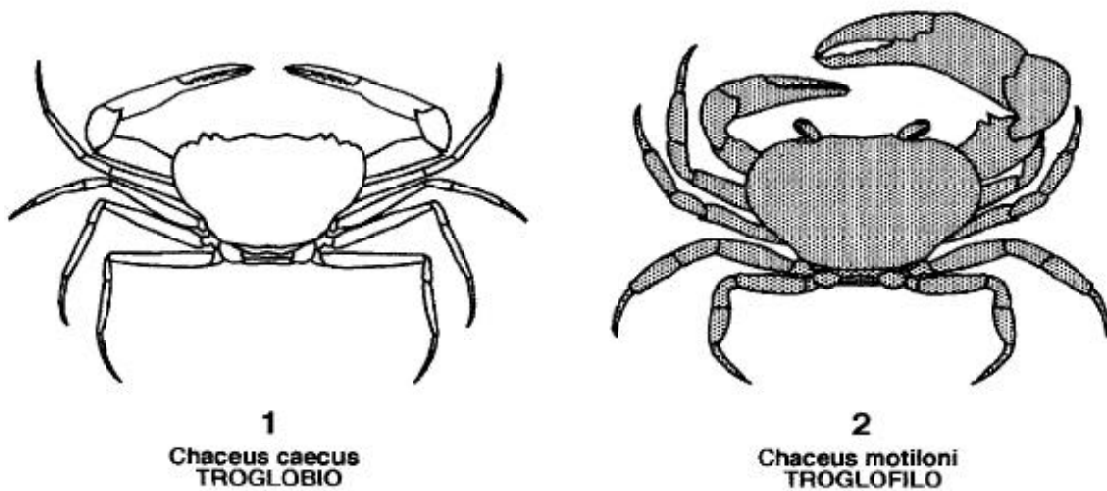
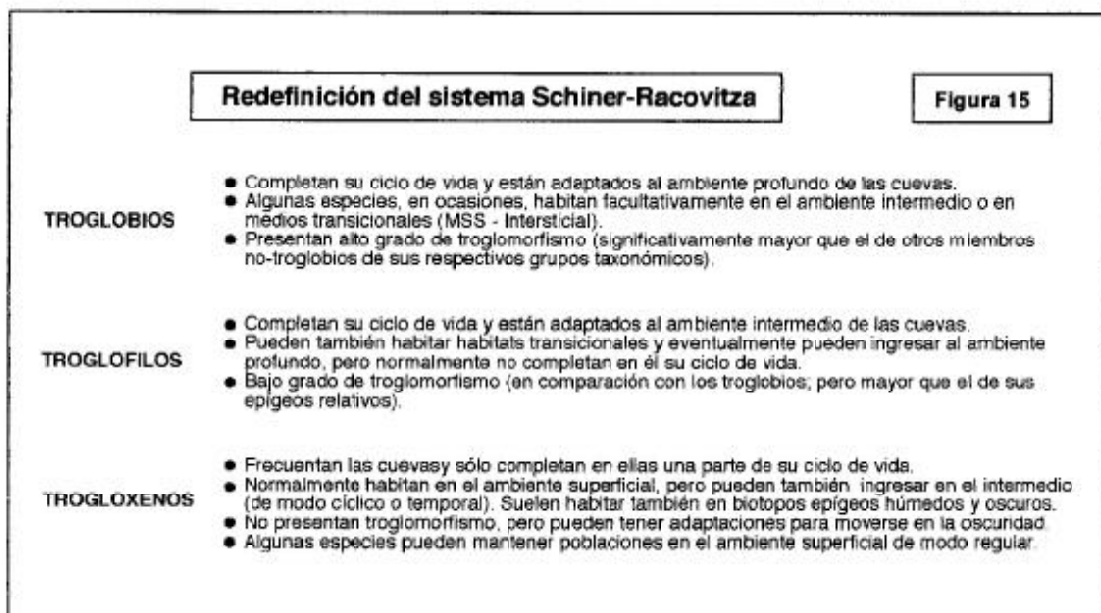
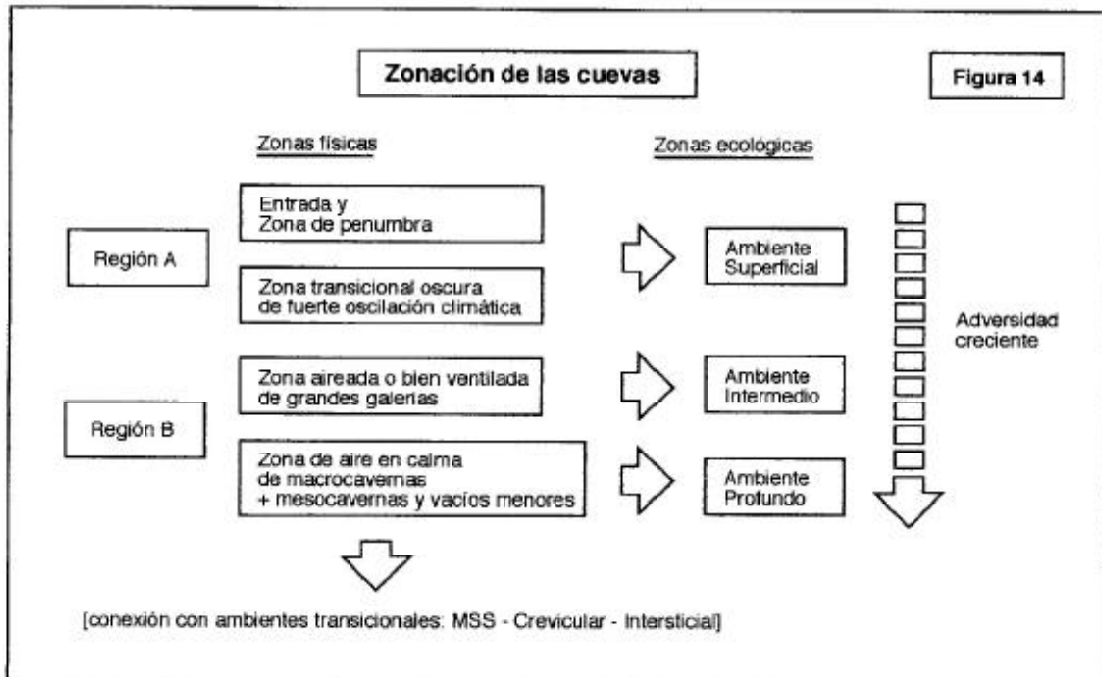


Figura 13. Morfología comparada de dos especies de Decapoda Pseudothelphusidae de Venezuela. La forma troglobia es estilizada, con apéndices elongados, depigmentada y anoftalma; hembras con pocos juveniles de gran tamaño. La forma troglófila es robusta, con pereópodos anchos, quelas desiguales y muy robustas, ojos bien desarrollados y color marrón rojizo o chocolate; juveniles numerosos y de pequeño tamaño.



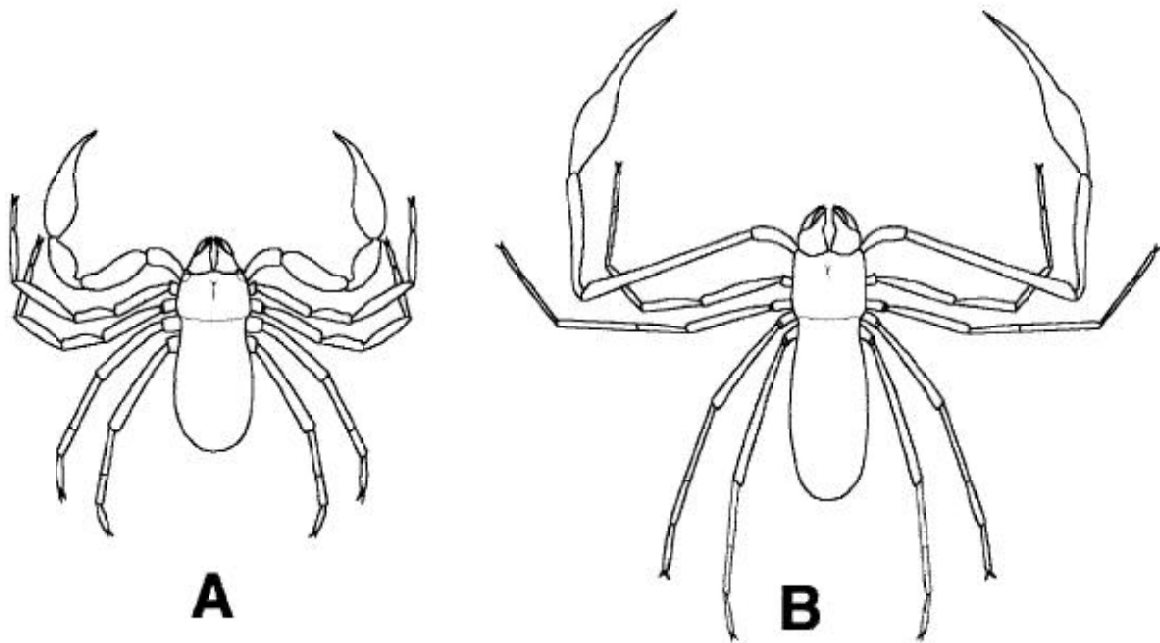


Figura 16. Morfología comparada de un pseudoescorpión epigeo *Obisium* (A) con la forma troglomorfa *Neobisium* (*Blotrus*) *brevii* (B), ambos de zona templada. (Esquemático). La morfología del cuerpo y apéndices de A, se asemeja también a la de las formas troglófilas tropicales de los géneros *Parachernes* y *Bituberochernes*, de cuevas de Cuba, mientras que la morfología de B es similar a la de las formas troglomorfas de *Antilobisium*. Compárese también con los ejemplos respectivos de decápodos tropicales de la Figura 13. (Fuente: GALAN, 1993; ORGHIDAN et al., 1977).

Figura 17. NUEVOS MODELOS Y VISION EMERGENTE EN BIOESPELEOLOGIA.

