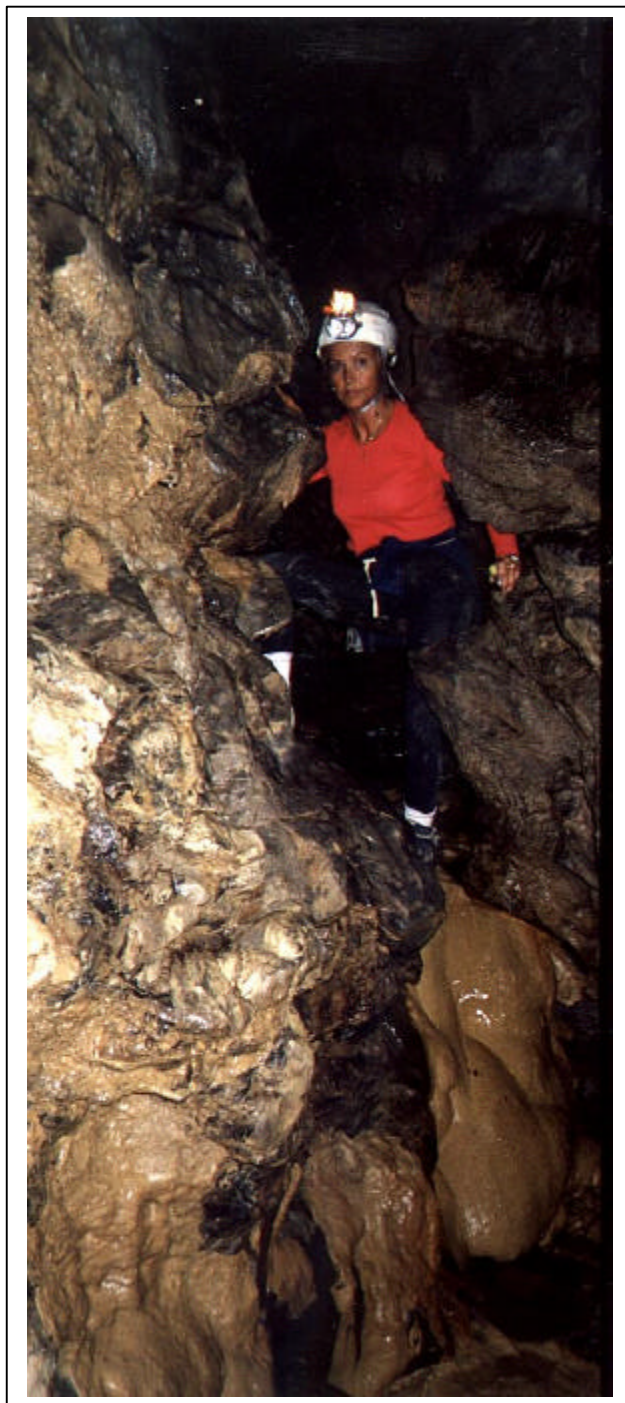


Ecología de la cueva de Guardetxe y del MSS circundante:  
un estudio comparado de ecosistemas subterráneos en materiales del  
Cretácico tardío del Arco Plegado Vasco.

Ecology of Guardetxe cave and surrounding MSS: a comparative study of subterranean  
ecosystems in Late Cretacic terrains of the Basque Folded Arch.



Carlos Galán.  
Sociedad de Ciencias Aranzadi.  
Diciembre de 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.

Ecology of Guardetxe cave and surrounding MSS: a comparative study of subterranean  
ecosystems in Late Cretacic terrains of the Basque Folded Arch.

## **Carlos GALAN**

Sociedad de Ciencias Aranzadi  
Alto de Zorroaga, 20014 San Sebastián (Spain)  
E-mail: cegalham@yahoo.es  
Enviado para publicar Enero 2003.

**Palabras clave:** Bioespeleología, Fauna cavernícola, Ecología, Zoología, Biodiversidad.

**Key words:** Biospeleology, Cave fauna, Ecology, Zoology, Biodiversity.

## **RESUMEN**

Se estudia la fauna de la cueva de Guardetxe (Usurbil, Gipuzkoa) y del MSS adyacente. Se describe el grado de troglomorfismo de esta fauna, su abundancia y sus preferencias tróficas y ecológicas. Son citados 27 taxa del MSS y 62 del ecosistema de la cueva. Las principales diferencias abióticas residen en el tamaño de los vacíos, variables climáticas y cantidad de carbono orgánico en las arcillas. Se comparan las biocenosis respectivas, encontrando diversas relaciones e intercambios. No obstante, existen factores limitantes que condicionan la presencia de organismos manteniendo cada biotopo y biocenosis su individualidad. Se discute el significado ecológico y evolutivo de estos datos.

## **ABSTRACT**

The faunal composition and ecology of Guardetxe cave (Usurbil, Gipuzkoa) and adjacent MSS is studied. The troglomorphic degree, its abundance, trophical and ecological preferences are described. 27 MSS taxa and 62 cave species are mentioned. The main abiotical differences between ecosystems lie in the empty void size, climatic variability and organic carbon amount in the clays. Cave and MSS biocoenoses are compared, finding several relations and exchanges. Nevertheless, there are limiting factors wich condition the presence of organisms and supporting the integrity of each biotope and biocoenoses. The ecological and evolutionary meaning of these data is discussed.

## **INTRODUCCION**

Las investigaciones sobre fauna cavernícola efectuadas durante la última década han mostrado que la fauna troglobia se ha diferenciado y habita preferentemente en el ambiente profundo de las cuevas, constituido en gran parte por mesocavernas (sistema de vacíos en la roca con diámetros de entre 0.1 y 20 cm) (PECK, 1990; HOWARTH, 1993; GALAN, 1991, 1995; GALAN & HERRERA, 1998).

La presencia de troglobios en macrocavernas accesibles al ser humano (diámetros mayores de 20 cm) se produce sólo cuando éstas reúnen condiciones ecológicas adecuadas, similares a las de su habitat de origen. Generalmente, esto ocurre en el ambiente profundo de aire en calma de muchas cavernas, pero no en todas las cavernas ni en todos los biotopos de éstas.

Los ambientes superficial e intermedio de las cuevas (zonas de entrada y galerías amplias ventiladas) a menudo no reúnen las condiciones ecológicas adecuadas para la vida de los troglobios, y la presencia de troglobios en ellas es sólo circunstancial o temporal. No obstante, hablar de troglobios es una gran generalización, ya que esta categoría ecológica reúne organismos de muy diferentes grupos zoológicos y, por lo tanto, con requerimientos ecológicos variables. Por otro lado, la frontera entre los distintos ambientes de una caverna no suelen ser límites estrictos, sino zonas de contacto en las que los parámetros bióticos y abióticos muestran una gradación o clina. Así se explica p.ej. que diversos troglobios predadores lleguen a aproximarse a la zona de entrada de las cuevas en busca de presas, aunque la mayor parte de su ciclo de vida (incluyendo la reproducción) se desarrolla en el ambiente profundo, de menores recursos tróficos (GALAN & HERRERA, 1998).

Simultáneamente, la investigación del MSS (un medio subterráneo más superficial, distinto a cavernas) ha mostrado que algunos organismos similares a troglobios pueden encontrarse en este medio hipógeo, que infrayace al suelo. La fauna del MSS puede incluir, junto a una amplia representación de fauna edáfica o endógea, algunas especies comparables a los troglobios. Y también organismos singulares del MSS, que difieren tanto de las formas del edáfico como de los cavernícolas estrictos, con adaptaciones propias para desenvolverse en este medio (JUBERTHIE & DELAY, 1981; RACOVITZA, 1983; OROMI et al., 1986; HOWARTH, 1993; GALAN, 2001).

Por otro lado, debido a que muchos organismos cavernícolas han colonizado las cuevas procediendo desde la superficie, a través de medios transicionales (edáfico, intersticial, MSS), el estudio comparado del MSS puede permitir entender algunas de las vías seguidas en la colonización del medio hipógeo profundo y la evolución que han experimentado estos organismos en su progresiva adaptación a la vida subterránea.

El objeto del presente trabajo es el de comparar ambos ecosistemas subterráneos (MSS y cavernas), tanto en sus características abióticas (de los diferentes biotopos) como en sus representaciones faunísticas. Los taxa de grupos zoológicos con representación en ambos medios pueden suministrar información particularmente interesante sobre lo que tienen en común y lo que los diferencia. El estudio comparado de ecosistemas es pues una herramienta más para entender mejor aspectos clave de la evolución de los organismos. Y, por lo tanto, para definir ésta con mayor rigor y precisión.

## **ALGUNOS ANTECEDENTES**

### **1. El medio subterráneo superficial (MSS).**

El MSS comprende la zona superficial de degradación de la roca situada por debajo de los horizontes del suelo y los espacios (de al menos varios milímetros) entre fragmentos de roca sueltos no colmatados por materiales finos. Fue descrito inicialmente de esquistos y terrenos cristalinos situados en la proximidad de calizas (JUBERTHIE et al., 1980) y posteriormente fue hallado en calizas (JUBERTHIE & DELAY, 1981), aunque generalmente en el karst está mucho peor representado, debido a su colmatación por arcillas de descalcificación (terra rossa), que quedan como residuo de la disolución de la caliza. Lo más sorprendente de este medio hipógeo que infrayace al suelo es que en él se encontraron, junto a fauna edáfica o endógea, algunas especies comparables a los troglobios.

RACOVITZA (1983) mostró que en algunos casos estudiados en Rumania existía cierta continuidad de habitat entre las cavernas y el MSS, el cual se extendía fuera del karst. Algunas poblaciones de coleópteros Bathysciinae y Trechinae raras en el karst ha sido encontrado que son abundantes en el MSS; existe también el caso inverso; y por último, el caso de MSS que alberga sus propias y singulares poblaciones de invertebrados.

Medios subterráneos equiparables al MSS han sido encontrados en zonas tropicales bajo distintas litologías (espacios entre bloques o coluviones recubiertos por un espeso colchón edáfico) en África, Sudamérica e islas del Pacífico (LELEUP, 1952, 1956; GALAN, 1991, 1995; HOWARTH, 1991). Un sistema de vacíos interconectado similar puede presentarse también en áreas volcánicas, y ha sido reportado para las islas Galápagos, Canarias y Hawaii (PECK, 1990; OROMI et al., 1986; HOWARTH, 1993).

En el País Vasco el MSS no había sido investigado. Los primeros estudios en la región fueron efectuados por el autor en años recientes (GALAN, 2001). Debido a que generalmente el MSS requiere que se den condiciones especiales para su existencia (depósitos coluviales y clásticos de ladera, o depósitos de morrenas, cubiertos por el suelo, pero no colmatados) y que a menudo es un medio no muy extenso y circunscripto a áreas que poseen características litológicas y geomorfológicas favorables, son estas condiciones las que precisamente presenta el área objeto de estudio.

### **2. Contexto geológico general.**

El Arco Plegado Vasco es una compleja zona de contacto entre la placa tectónica Europea y la placa Ibérica, la cual forma en el relieve una serie de alineaciones montañosas que constituyen la prolongación de la zona Nord-Pirenaica francesa en la región vasca. La estructura de los Pirineos vascos intercepta oblicuamente la línea de costa, entre Castro Urdiales y Bilbao, y se prolonga bajo el Mar Cantábrico hasta el talud continental en el banco Le Danois, a unos 50 km al NW de Bilbao.

Los principales macizos kársticos y cavidades de la región vasca se desarrollan en calizas del Cretácico temprano y del Jurásico, pero estas potentes series carbonatadas se han revelado poco propicias para el desarrollo del compartimento subterráneo superficial (MSS) u otros medios hipógeos con vacíos de tamaño medio. En cambio, en materiales del Cretácico tardío se encuentran también macizos kársticos con cuevas (y con una muy interesante fauna troglobia) a la vez que poseen condiciones más propicias para la existencia del MSS (GALAN, 1993, 2001), por todo lo cual son estos terrenos los más adecuados para el estudio de diferentes ecosistemas subterráneos (objetivo principal de este trabajo) y para entender las vías seguidas en el poblamiento del karst por comunidades de invertebrados.

### 3. Selección del área de estudio.

La cueva de Guardetxe se localiza en el monte Andatza, en un afloramiento de calizas de edad Maestrichtiense (Cretácico tardío) con intercalaciones de margas y calizas arenosas. Estructuralmente el área forma parte del Anticlinorio Norte del Arco Plegado Vasco, formado por el macizo paleozoico de Cinco Villas y el pliegue N120 que lo prolonga por el N de Gipuzkoa y Bizkaia hasta el W de Gernika. El pliegue se hunde progresivamente hacia el W y su cobertura mesozoica está fuertemente dislocada, con cabalgamientos e incluso corrimientos horizontales.

El macizo que nos ocupa es de moderada extensión y se sitúa muy cerca de la desembocadura del río Oria en el Mar Cantábrico, inmediatamente al Sur de las localidades de Aguinaga y Usurbil, a escasos 8 km al SW de San Sebastián y a 25 km de la frontera con Francia. La elección de esta localidad para nuestro estudio (entre muchas otras) se debe a que el afloramiento calcáreo posee un activo sistema hidrológico kárstico, el cual incluye una cueva de varios cientos de metros de desarrollo y otras cavidades menores, y está contorneado por materiales no-kársticos (de distintas litologías) propicios para la existencia de distintos ecosistemas subterráneos (además del cavernícola), en el MSS y medios similares (creviculares).

### 4. Contexto bioespeleológico.

El ecosistema de la cueva de Guardetxe es notable zoológicamente por albergar, entre otros taxa, los únicos representantes conocidos del primitivo género troglobio *Kobiella* (Bathysciinae) y de los muy modificados troglobios del grupo pirenaico de los *Aphaenops* (Trechinae), representados por *Hydraphaenops galani*, el único taxa del grupo que alcanza Gipuzkoa y sólo conocido de esta cavidad y de una segunda localidad hipógea en el macizo de Ernio. Por su pertenencia a las dos subfamilias más troglomorfas de coleópteros, nos inclinamos a pensar que estos taxa, y otros raros taxa de artrópodos troglobios, podrían ser encontrados en el MSS o medios similares en la región.

Las investigaciones bioespeleológicas más recientes han mostrado que los cavernícolas más modificados o troglobios no son exclusivos de las cuevas ni del karst, sino más bien se trata de habitantes de sistemas hipógeos con vacíos de tamaño medio, que se pueden presentar en distintas litologías. Los troglobios en el karst están relativamente confinados en el ambiente profundo ("deep cave" environment), constituido sobre todo por mesocavernas, donde la humedad relativa es muy alta, los recursos tróficos escasos, y la atmósfera poco ventilada -con elevadas concentraciones de gases, bajo contenido de oxígeno y radioactividad natural elevada- (GALAN & HERRERA, 1998). Los peculiares caracteres anatómicos y fisiológicos de los troglobios (denominados troglomorfismo) son adaptaciones necesarias para poder vivir en este ambiente hipógeo de condiciones ecológicas extremas. Condiciones en parte similares se pueden presentar en la zona profunda de cuevas y MSS en zonas lávicas (HOWARTH, 1993).

En regiones donde faltan las cavernas, pueden existir sistemas de vacíos equiparables a mesocavernas (tipo MSS), los cuales pueden poseer una fauna hipógea característica. También en la periferia de los cuerpos calcáreos puede existir un MSS cuya red de vacíos esté en comunicación con las cavernas en caliza, pudiendo en este caso compartir ambos medios representantes faunísticos de algunos grupos zoológicos (RACOVITZA, 1983).

En el área de estudio que nos ocupa, el afloramiento de calizas compactas Maestrichtienses donde se desarrolla la cueva de Guardetxe, está contorneado (debido a cambios laterales y verticales de facies) por calizas margosas y margas de transición, las cuales entran en contacto con margas arenosas y esquistos calcáreos. Los sondeos efectuados en estos terrenos (GALAN, 2001) revelaron la presencia de dos tipos de MSS sobre calizas margosas y esquistos, con una fauna singular, que incluía: isópodos Oniscidae, arácnidos Agelenidae, ácaros Rhagidiidae, diplópodos Iulidae, colémbolos Entomobryidae, dípteros Sciaridae, Phoridae y Mycetophilidae, y coleópteros Bathysciinae (Cholevidae: Leptodirinae). Algunos de éstos taxa presentaban cierto grado de troglomorfismo.

Estos resultados preliminares revelaban el interés que presentaba el área de estudio para efectuar nuevos sondeos y estudiar con mayor detalle las representaciones faunísticas del MSS y de las cuevas próximas, siendo uno de los objetivos el tratar de descubrir si los coleópteros troglobios u otros taxa troglobios de la cueva se encontraban en el MSS, o si había algún tipo de intercambios entre las respectivas faunas.

## MATERIAL Y METODOS

El objetivo central de este trabajo es el estudio ecológico de la cueva de Guardetxe y del MSS circundante. Como ha sido dicho en el apartado previo, una prospección preliminar fue efectuada mediante sondeos y reveló la existencia de medios hipógeos tipo MSS en zonas de roca fisurada y coluviones en estaciones cercanas a la cueva (GALAN, 2001). A la vez, la cueva en sí, presenta una variedad de biotopos que sostienen distintas asociaciones de animales. El estudio comparado de estos ecosistemas es el objeto de este trabajo y puede permitir testar diferentes implicaciones biológicas y evolutivas hipotetizadas a partir del descubrimiento del MSS.

Metodológicamente, el trabajo implicó, en primer lugar, un reconocimiento geomorfológico detallado del área de estudio mediante sondeos, a fin de seleccionar los puntos de muestreo más idóneos. El aspecto central consistió en el muestreo biológico en sí, para el cual se utilizó el sistema de cebos descrito en GALAN (2001). Mediante cebos orgánicos dispuestos en un recipiente en el fondo del

sondeo, se atrae a los organismos a esos puntos y se facilita su captura. Esta es realizada manualmente mediante el uso de pinzas, pinceles y tubo aspirador. El material colectado es preservado en alcohol etílico al 75% para su posterior estudio en laboratorio. Cebos similares son colocados en distintos biotopos de la cueva a fin de determinar los grupos taxonómicos presentes y su abundancia relativa (GALAN, 1993). El contenido de carbono orgánico en arcillas (en los sondeos y cueva) es calculado con el método de la sal de Mohr y expresado en % de peso seco (ANDERSON, 1977; JACKSON, 1982).

Este trabajo implicó salidas sucesivas, ya que conviene dejar pasar un tiempo de 15-20 días entre la colocación de los cebos y su revisión. Los trabajos en el MSS y cuevas fueron efectuados a lo largo de 12 salidas de campo escalonadas en primavera-verano de 2001 y 2002, con objeto de cubrir las fechas de mayor actividad biológica de los organismos. Posteriormente el material colectado fue separado en laboratorio y los organismos se clasificaron hasta donde resultó taxonómicamente posible (mediante la bibliografía disponible y material de comparación de la Colección de Bioespeleología de la SCA). Los datos ecológicos fueron procesados. Se realizó una evaluación cuantitativa de la abundancia relativa de los distintos taxa.

Por último, se efectuó el estudio comparado de las asociaciones faunísticas encontradas en los diferentes biotopos hipógeos. Los resultados del estudio son expuestos en los siguientes apartados.

## RESULTADOS

### SITUACION GEOGRAFICA Y GEOLOGICA DE LAS ESTACIONES DE MUESTREO

La cueva de Guardetxe se desarrolla sobre un banco de calizas compactas de edad Maestrichtiense, contorneado por calizas margosas y margas areniscosas, las cuales alternan con materiales argilíticos y esquistosos también margocalcáreos. La cavidad y los sondeos del MSS están situados en esta banda geológica Maestrichtiense y en terrenos margocalizos inmediatos datados del Cenomanense superior a Maestrichtiense (Cretácico tardío).

Entre Orio y San Sebastián, en la región objeto de estudio, el anticlinorio N del Arco Plegado Vasco presenta una cobertura Mesozoica fuertemente dislocada por la proximidad del macizo paleozoico de Cinco Villas y la extrusión del Keuper a lo largo de una falla del zócalo oblicua al pliegue N120.

Estructuralmente, el Keuper del corredor de Andoaín y del valle del Urumea se continúa con el que aflora en sentido E-W entre La Florida y Recalde. Al S de Oriamendi esta alineación constituye un anticlinal que se prolonga hacia el W formando el cabalgamiento del monte Andatza.

Los materiales del Keuper constituyen el núcleo del anticlinal La Florida-Recalde. El anticlinal es disimétrico y de orientación ESE-WNW. En su extrusión, el Keuper desplazó parte de los materiales del Jurásico y Cretácico temprano de los flancos del pliegue, iniciando en el flanco N un cabalgamiento que se continúa por el borde septentrional del monte Andatza, en dirección E-SW, a lo largo de una distancia total de 15 km. Así mismo, en el flanco S, el contacto del Lías con el Cretácico tardío es anormal, y el Lías cabalga sobre el Cretácico mediante una lámina delgada del Keuper.

La zona objeto de estudio es atravesada por el cabalgamiento citado del monte Andatza, el cual pone en contacto el techo de las formaciones margocalizas del Cretácico tardío (situadas al N) con rocas detríticas del Cretácico temprano (situadas al S), las cuales forman una sucesión flyschoides de areniscas y esquistos calcáreos.

El Cretácico tardío forma un anticlinal ENE-WSW, cuyo flanco N está en contacto normal con la cadena costera Eocena. Sobre el flanco S, entre Usurbil y el monte Andatza, el Cretácico tardío contacta con el Cretácico temprano en el cabalgamiento antes citado, el cual sólo se pone de manifiesto por la datación de las capas: de edad Maestrichtiense para el techo de las formaciones margocalizas del Cretácico tardío y de edad Albense superior - Cenomanense inferior para los materiales detríticos del Cretácico temprano (IGME, 1971). El cabalgamiento del Andatza constituye en consecuencia un pliegue falla de gran envergadura, pero sus límites en campo son poco discernibles.

En el Cretácico tardío de Gipuzkoa se distinguen habitualmente tres formaciones (sólo dos de ellas están presentes en el área de estudio):

(1) Una *Formación margocaliza de base*, atribuible al Cenomanense superior - Coniaciense, que señala el paso del complejo supraurgoniano al flysch del Cretácico tardío. Consta de una secuencia de calizas margosas, margocalizas y margas, de color verdoso a gris-amarillento. Esta formación de base sólo se individualiza en algunas partes, como por ejemplo entre Deba y Zumaia, o entre Zegama y Alsasua. Pero en el resto de Gipuzkoa (incluyendo la región objeto de estudio) no es separable de la siguiente formación.

(2) Un *Flysch margocalizo (areniscoso)*, de edad Cenomanense superior a Maestrichtiense, el cual comprende en la región una serie de bancos delgados de caliza (2 a 10 cm) y margas, ambos finamente areniscosos (= calcarenitas), y de color gris claro, azulados, o verdoso-amarillentos. En este flysch son características las micritas arenoso-limosas, limonitas o fangolitas arenosas y argilitas limosas (IGME, 1971).

(3) Un *Flysch de capas rojas*, de edad Maestrichtiense - Danés, cuya composición litológica es parecida a la "formación margocaliza de base" (Cenomanense), de la cual se diferencia por contener óxidos de hierro que le dan habitualmente, pero no siempre, un color rojo-vinoso. Constituye una alternancia de bancos de calizas litográficas o microcristalinas con fractura concoidea y colores claros, desde rosado o rojo-vinoso hasta verdoso o grisáceo. La presencia del color rojo ha inducido a denominar esta formación como "flysch

de capas rojas”, pero el color rojo no es un carácter constante y no permite establecer conclusiones cronoestratigráficas. Precisamente en Usurbil y en el área de estudio en el Andatza, esta serie presenta colores gris-claro o verdosos. La serie comprende muy diversas biomicroritas y microritas arcillosas y limosas. Las margocalizas de este tramo en Usurbil han sido datadas mediante su microfauna de edad Maestrichtiense (IGME, 1971).

El sistema de la cueva de Guardetxe se desarrolla sobre un banco de calizas compactas de esta última formación y los sondeos del MSS han sido efectuadas sobre calizas margosas y margas también de esta formación, y sobre “esquistos” y margas areniscosas de la formación infrayacente anterior (Cenomanense - Maestrichtiense).

La Figura 1 muestra un esquema geológico de la región de estudio y áreas próximas, con la localización de la cueva de Guardetxe, la surgencia del sistema y los sondeos del MSS. Las coordenadas UTM de la cueva de Guardetxe son las siguientes: N 4.790.600, E 574.600, altitud 140 m.snm. La cavidad es una sima-sumidero y a 900 m al NE de su boca se encuentra la surgencia del sistema, en la cota 35 m.snm. El drenaje subterráneo entre ambos puntos sigue los tramos calizos más compactos del afloramiento Maestrichtiense, capturando también la infiltración local sobre las calizas. Los sondeos con resultados positivos se distribuyen sobre la zona próxima a la cueva, al N, NE y E de la misma. Los materiales calcáreos en la zona tienen un buzamiento SSE de 35 a 40°.

## **EL SISTEMA DE LA CUEVA DE GUARDETXE**

La cueva de Guardetxe (Guardetxe aurreko leizea 1) se abre en el fondo de una pequeña depresión o valle cerrado. La boca, de 3 m de diámetro, es una sima-sumidero de 4 m de desnivel. En ella se sume un pequeño río que brota de un manantial a unos 50 m de la cueva. El curso epigeo presenta pérdidas sobre la caliza antes de su ingreso en la cueva. Al pie de la sima de entrada parte una galería descendente, amplia (5 m de ancho) pero de techo bajo, que lleva a una sala con grandes bloques donde existen varias continuaciones. Hacia el W sigue una galería de 30 m que finaliza en una zona estalagmítica. Esta galería presenta dos accesos al nivel activo inferior.

Hacia el E, tras pasar una galería estrecha con numerosas espeleotemas, la cavidad sigue en galería única de 100 m de largo. Esta galería alterna ampliaciones o salas (algunas de considerables dimensiones) con pasos estrechos y posee numerosos rellenos arcillosos y espeleotemas, incluyendo algunos grandes gours secos. La primera sala presenta una sima de 12 m que comunica directamente con una chimenea del río subterráneo que recorre el nivel inferior.

El nivel inferior es una galería-meandro con numerosos gours y marmitas recorridos por un pequeño curso de agua que recoge todas las filtraciones locales. La galería, de 60 m, finaliza en estrechamiento impracticable. Las paredes son de roca, con formas de disolución y coladas estalagmíticas, pero sin rellenos de arcilla. Algunos gours y coladas se han formado sobre antiguas marmitas de gigante del cauce. Dos cortas galerías de reducidas dimensiones enlazan el nivel superior con el inferior. Estas son caóticas y presentan rellenos de bloques entre los que se infiltra el agua. La más amplia es descendente y presenta una sima de 7 m, que se puede bajar en oposición, la cual comunica con el río al pie de la sima de 12 m de la sala. La otra enlaza con el inicio de la galería del río directamente, pero presenta diversos pasos estrechos. En total la cavidad tiene 252 m de desarrollo y -27 m de desnivel. La extensión máxima de la cueva en sentido W-E es de 130 m en planta. Ver plano en Figura 2.

Aunque no se aprecia en superficie, por la espesa cobertura edáfica y vegetal, la amplitud de las galerías interiores muestra que en parte del afloramiento Maestrichtiense hay bancos relativamente gruesos de caliza compacta en los que se desarrolla la cueva. El río subterráneo se dirige a lo largo del afloramiento hacia la surgencia de Illumbe o Guardetxe 6, situado en los mismos terrenos en la cota 35 m.snm. y a 900 m de distancia al NE de la boca. A lo largo del trayecto subterráneo hay algunas depresiones superficiales y cavidades menores, incluyendo una sima de 10 m (Guardetxe 5), pero sin comunicación practicable con el colector. En algunas partes de la superficie afloran calizas margosas, mucho menos compactas que el banco en que está la cueva. La surgencia forma una pequeña cueva de 2m de largo donde el agua emerge de una poza o estanque a través de un estrecho sifón. Su régimen es permanente y el caudal medio ha sido estimado en 10 lt/sg.

En cuanto a las características climáticas de la cueva, la temperatura del aire en las galerías interiores oscila entre 11 y 13°C. La temperatura del agua en el río subterráneo, gours y surgencia es de 12°C. La humedad relativa oscila entre 91 y 95 % en las galerías cercanas a la entrada y entre 97 % y valores de saturación en la zona profunda.

## **SONDEOS Y FAUNA DEL MSS**

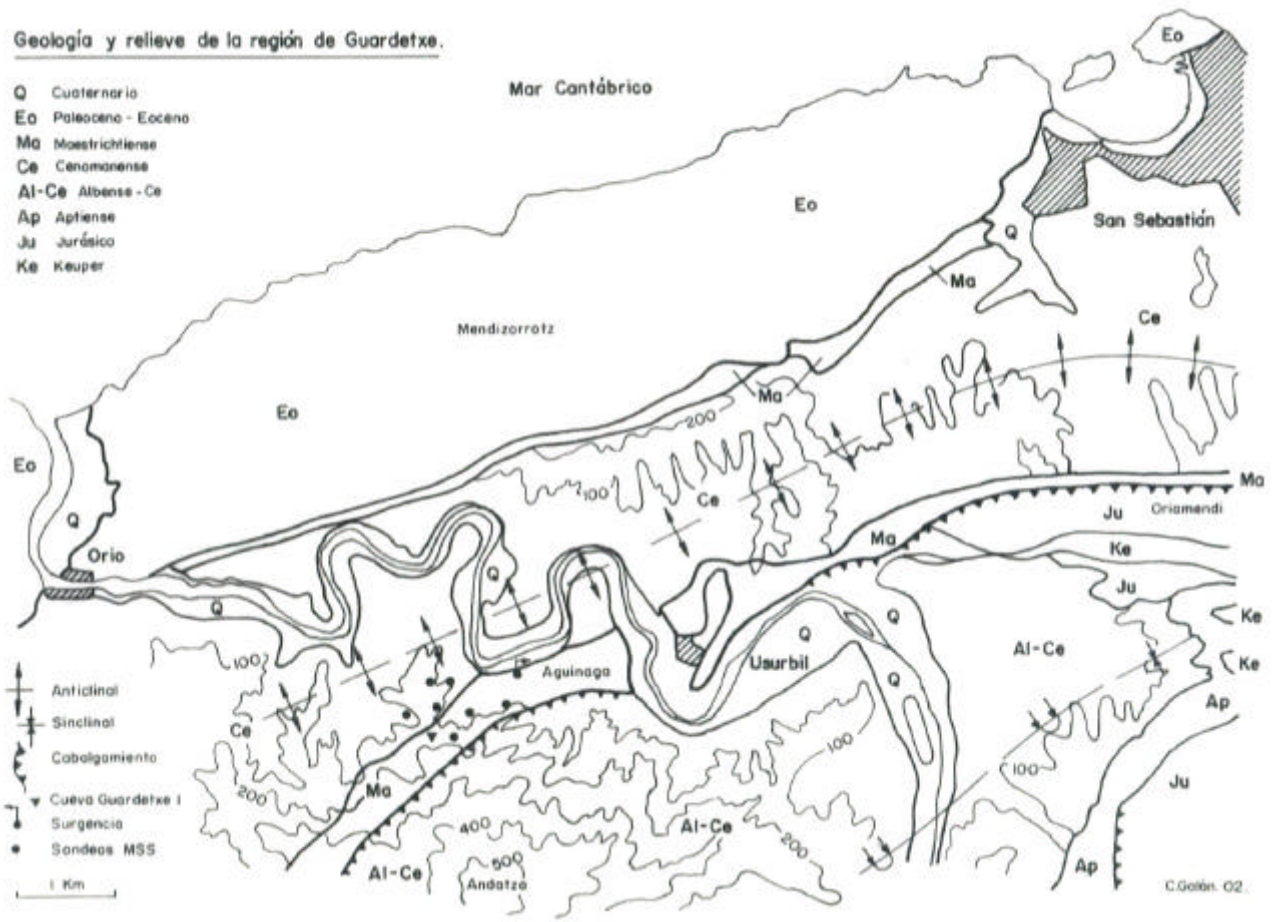
Los sondeos efectuados en áreas próximas a la cueva de Guardetxe han dado resultados positivos en 7 casos. Los resultados pueden ser sintetizados en la existencia de dos tipos de MSS distintos.

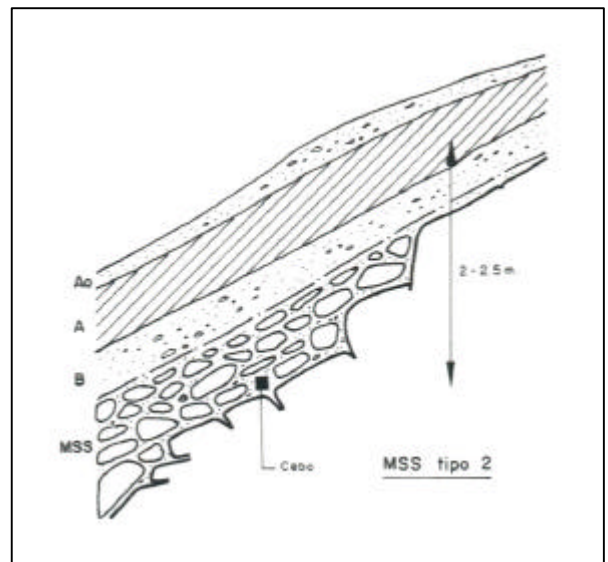
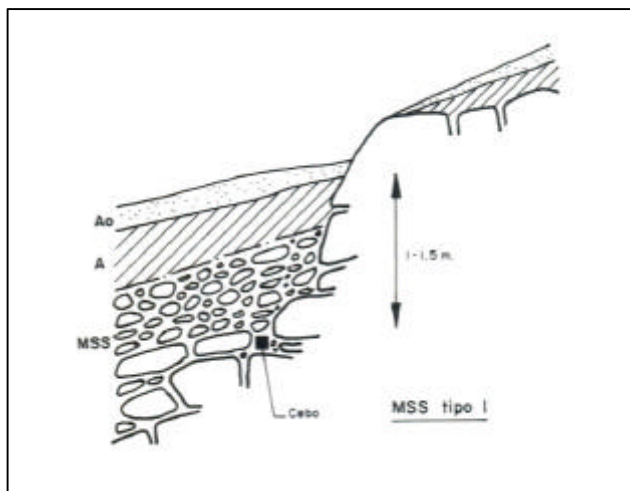
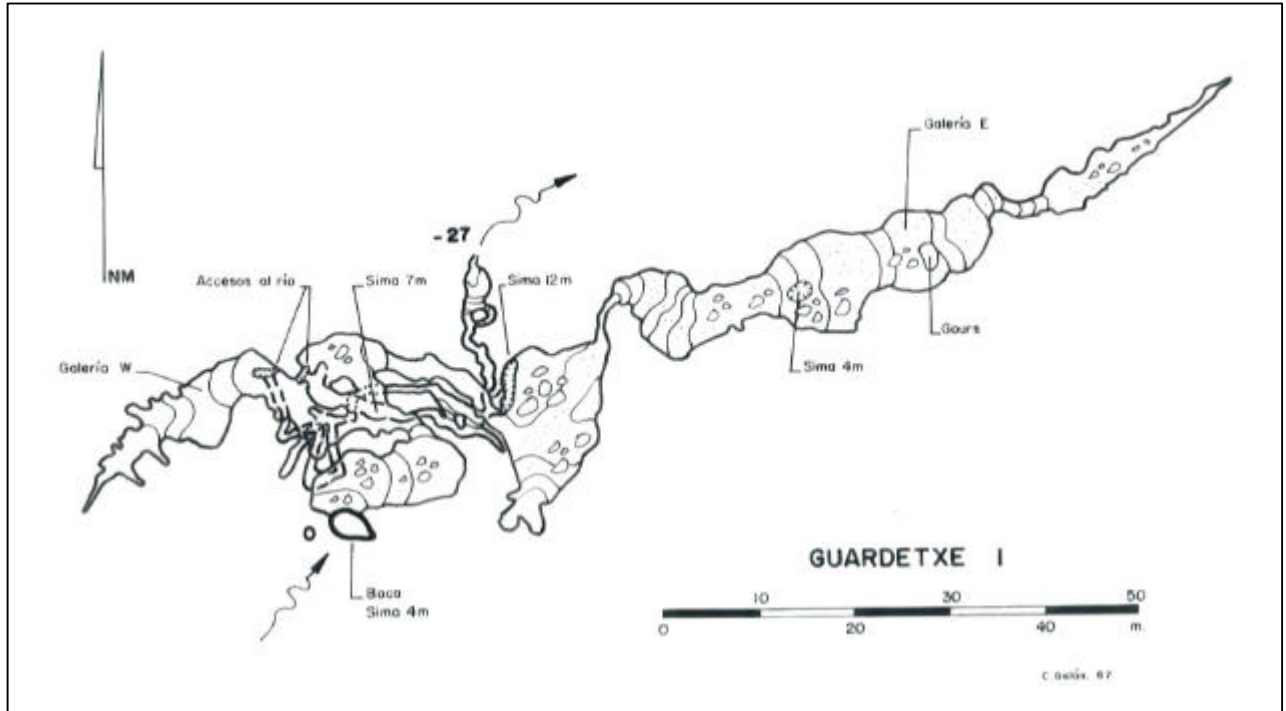
### **MSS 1.**

Sondeos sobre calizas margosas y margas de transición (corresponde a los sondeos con fauna hipógea de tipo 5 en GALAN (2001). El MSS se desarrolla en la interfase entre la zona de desagregación de las calizas margosas y suelos delgados sin horizonte B, clasificados como Leptosoles dístricos y réndricos. Los vacíos del MSS comprenden las fisuras abiertas en las calizas y margas y los

**Geología y relieve de la región de Guardetxe.**

- Q Cuaternario
- Eo Paleoceno - Eoceno
- Ma Maestrichiense
- Ce Cenomansense
- Al-Ce Albense - Ce
- Ap Aptiense
- Ju Jurásico
- Ke Keuper







espacios entre bloques y fragmentos sueltos, cubiertos por un espesor variable de suelo de en torno a 1 m de potencia. Su posición fisiográfica es esquematizada en la Figura 3.

Las estaciones (en número de 3 sondeos) son en todos los casos muy húmedas. La temperatura ambiente es de 12-13°C. La red de vacíos apreciable a simple vista es de débil dimensión (2-5 mm) y parece tener continuidad con las calizas infrayacentes. El paso de calizas margosas a las calizas compactas del afloramiento de la cueva corresponde a un cambio lateral de facies. Los fragmentos de roca sueltos están tapizados de arcilla, y hay también cierta cantidad de arcilla entre las fisuras y bloques. Estas arcillas poseen un contenido de carbono orgánico de 5,24 % de peso seco. La fauna está representada por 7 taxa:

- Arachnida. Acarina. Rhagidiidae.
- Crustacea. Isopoda. Oniscidae. *Porcellio scaber* Lat.
- Collembola. Entomobryidae. morfotipo 1.
- Collembola. Isotomidae. psb. *Isotoma* sp.
- Diptera. Mycetophilidae. *Rhymossia fenestralis* Meigen.
- Diptera. Mycetophilidae. *Messala saundersi* Curtis.
- Coleoptera. Bathysciinae (Cholevidae: Leptodirinae). *Bathysciola schiodtei rugosa* (Sharp).

Adicionalmente hay micelios de hongos (Fungi: Ascomycetes) + Actinomycetes (más próximos a las bacterias que a los hongos).

Los colémbolos Entomobryidae y coleópteros Bathysciinae son muy abundantes; los Isotomidae se encuentran en menor número; de las dos especies de dípteros Mycetophilidae se encuentran adultos, jóvenes y larvas, siendo bajo el número de adultos; los ácaros Rhagidiidae son abundantes; los isópodos terrestres *Porcellio* son escasos y aparentemente proceden del suelo superior, removido al excavar el sondeo.

Presentan troglomorfismo, en diverso grado, los ácaros Rhagidiidae y colémbolos Entomobryidae (depigmentación y anoftalmia); los coleópteros Bathysciinae son anoftalmos, de facies bathyscioides y presentan la coloración marrón característica de los coleópteros troglobios. Los colémbolos Isotomidae son anoftalmos pero de coloración grisácea y muchos menos estilizados que los Entomobryidae. Destaca la gran talla relativa para su grupo de los ácaros Rhagidiidae (próxima al milímetro y visibles a simple vista; en el edáfico existen muchos ácaros, pero se trata de microfauna, no apreciable a simple vista), los cuales son de hábitos carnívoros. Los dípteros Mycetophilidae presentan pigmentación melánica pero son microftalmos y de pequeña talla. Los isópodos Oniscidae son oculados y pigmentados.

## MSS 2.

Sondeos en esquistos y margocalizas areniscosas Cenomanenses (corresponde a los sondeos con fauna hipógea de tipo 6 en GALAN (2001). El MSS se desarrolla en la zona de desagregación de la roca caja, bajo suelos más espesos (en torno a 2 m) clasificados como Cambisoles y Leptosoles dístricos o húmicos. Los vacíos del MSS son de débil dimensión. Su posición fisiográfica es esquematizada en la Figura 4.

Las estaciones (en número de 4 sondeos) son menos húmedas que en el tipo anterior y la temperatura oscila en horas diurnas entre 12 y 17°C. Las estaciones de orientación N son más húmedas y los sondeos tienen temperatura más baja (en torno a 12°C), mientras que en orientaciones S y W el ambiente es más seco y la temperatura oscila con mayor amplitud. El MSS no parece tener continuidad en las calizas adyacentes; los espacios entre fisuras y láminas de roca contienen rellenos detríticos arcillosos y arenosos, que las colmatan parcialmente. Las arcillas analizadas poseen un contenido de carbono orgánico de 10,82 % de peso seco, muy similar al del suelo superior, el cual alcanza 12,25 %. La fauna está representada por 20 taxa:

- Anelida. Oligochaeta. Lumbricidae.
- Arachnida. Opiliones. Travuniidae. *Peltonychia clavigera* Simon.
- Arachnida. Opiliones. Ischyropsalidae. *Ischyropsalis nodifera* Simon.
- Arachnida. Araneida. Erigonidae. *Lessertia* sp.
- Arachnida. Araneida. Linyphiidae. *Centromerus* sp.
- Arachnida. Araneida. Argiopidae. *Meta* sp.
- Arachnida. Araneida. Agelenidae. *Tegenaria* sp.
- Arachnida. Araneida. Agelenidae. *Chorizomma subterranea* Simon.
- Arachnida. Araneida. Pisauridae. *Dolomedes* sp.
- Crustacea. Isopoda. Oniscidae. *Oniscus asellus* Linné.
- Crustacea. Isopoda. Oniscidae. *Porcellio scaber* Lat.
- Diplopoda. Iulidae. *Iulus* sp. (cf. *Iulus pusillus* Leach).
- Chilopoda. Lithobiidae. *Lithobius* sp. juveniles.
- Collembola. Onychiuridae. *Onychiurus* sp.
- Collembola. Hypogastruridae. psb. *Protachorutes* sp.

- Collembola. Isotomidae. psb. *Isotoma sp.*
- Collembola. Entomobryidae. morfotipo 2.
- Diptera. Sciaridae. *Lycoria sp.*
- Diptera. Phoridae. *Phora aptina* L.
- Diptera. Phoridae. *Phora pusilla* Meigen.

Por su abundancia destaca la gran cantidad de isópodos terrestres, colémbolos, dípteros y araneidos. No todas las especies están presentes en todos los sondeos, pero la representación de estos grupos es siempre elevada, encontrándose tanto adultos como juveniles y, en el caso de los dípteros, numerosas larvas y pupas. Los colémbolos son extraordinariamente abundantes en número en las estaciones N más húmedas; en cambio, en las estaciones S son predominantes los araneidos e isópodos. Los opiliones, diplópodos y quilópodos son raros, y en el caso de *Ischyropsalis* y *Lithobius* sólo se han encontrado juveniles de pequeña talla. Los diplópodos sólo presentaron una abundancia media en 2 de los 4 sondeos, en los cuales también se presentaron oligoquetos Lumbricidae.

De los taxa citados sólo presentan troglomorfismo (despigmentación, anoftalmia y morfología estilizada) los colémbolos Entomobryidae morfotipo 2 y, en menor medida, *Onychiurus sp.*, que son anoftalmos. El diplópodo *Iulus* carece de ocelos; su morfología lo asemeja a la forma epígea *I. pusillus* Leach, ya que su anteuúltimo segmento termina en borde anguloso, no prolongado en punta, sus antenas son más largas que la longitud de la cabeza y posee coloración marrón; su talla es grande, de 25 mm. El resto de los taxa parecen ser formas comunes en el medio edáfico o endógeo del suelo superior. Muchos de estos taxa se presentan también en la cueva, en zonas próximas a la entrada. Todos los arácnidos, isópodos, quilópodos y dípteros son formas oculadas y pigmentadas.

## FAUNA DE LA CUEVA

La cueva de Guardetxe, al ser una sima-sumidero abierta en zona boscosa, y poseer diversos biotopos, permite la existencia de una abundante y diversa representación de organismos. Numerosos troglógenos habitan en la zona de entrada, otras especies utilizan el guano de quirópteros, existe también una poco estudiada fauna acuática, y 22 taxa troglófilos y troglóbios se encuentran en las galerías interiores. En total hemos contabilizado la presencia de al menos 62 especies. Expondremos los datos separándolos por zonas y categorías ecológicas.

### 1. Fauna troglóxena.

Incluye a todas aquellas especies que no completan su ciclo vital en la cueva. Algunas especies, como se verá, ingresan accidentalmente a la cueva, mientras que la inmensa mayoría habita de modo regular en la zona de entrada. Algunos troglógenos, como los quirópteros y diversos arácnidos pueden penetrar de modo regular a considerable distancia de la boca. Han sido colectados 34 taxa:

- Anelida. Oligochaeta. Lumbricidae.
- Mollusca. Gastropoda. Cyclophoridae. *Cochlostoma hidalgoi* (Crosse).
- Mollusca. Gastropoda. Cyclophoridae. *Cochlostoma sp.*
- Mollusca. Gastropoda. Ellobiidae. *Carychium tridentatum* Risso.
- Mollusca. Gastropoda. Elonidae. *Elona quimperiana* (Férussac).
- Mollusca. Gastropoda. Zonitidae. *Retinella incerta* (Draparnaud).
- Mollusca. Gastropoda. Zonitidae. *Retinella sp.*
- Mollusca. Gastropoda. Zonitidae. *Oxychillus lucidus* (Draparnaud).
- Mollusca. Gastropoda. Clausilidae. *Laminifera (Neniatlanta) pauli* Mabille.
- Mollusca. Gastropoda. Hygromiidae. *Hygromia limbata* (Draparnaud).
- Arachnida. Opiliones. Gyantidae. *Gyas titanus* Simon.
- Arachnida. Opiliones. Leiobunidae. *Leibunum rotumdum* Latreille.
- Arachnida. Araneida. Dycytidae. *Amaurobius sp.*
- Arachnida. Araneida. Argiopidae. *Meta bourneti* Simon.
- Arachnida. Araneida. Agelenidae. *Chorizomma subterranea* Simon.
- Crustacea. Isopoda. Oniscidae. *Oniscus asellus* Linné.
- Diptera. Sciaridae. *Lycoria sp.*
- Diptera. Mycetophilidae. *Rhymossia fenestralis* Meigen.
- Diptera. Mycetophilidae. *Messala saundersi* Curtis.
- Diptera. Tipulidae. *Tipula sp.*
- Diptera. Culicidae. *Culex pipiens pipiens* L.
- Diptera. Phoridae. *Phora aptina* L.
- Diptera. Phoridae. *Phora pusilla* Meigen.

- Trichoptera. Limnephilidae. *Micropterna nycterobia* Mc Lachlan.
- Lepidoptera. Geometridae. *Triphosa dubitata* (Linnaeus).
- Lepidoptera. Noctuidae. *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus).
- Coleoptera. Carabidae. Pterostichinae.
- Coleoptera. Staphylinidae.
- Coleoptera. Curculionidae.
- Coleoptera. Scarabeidae. *Ontophagus* sp.
- Amphibia. Urodela. Salamandridae. *Triturus alpestris*.
- Amphibia. Anuros. Bufonidae. *Bufo bufo* (Linnaeus).
- Mammalia. Chiroptera. Rhinolophidae. *Rhinolophus euryale* Blasius.

Adicionalmente, en la galería próxima a la sima de entrada (a 20 y 35 m de la boca) han sido hallados restos óseos de *Equus caballus* (caballo), *Canis familiaris* (perro), *Ovis aries* (oveja), y micromamíferos (Rodentia: *Apodemus* sp.), seguramente caídos o arrastrados por las aguas que ingresan al sumidero. En un lateral de la galería de acceso al río se encontró también un cráneo de perro soldado y recubierto por una colada estalagmítica.

Los taxa citados en la lista se limitan generalmente a frecuentar la zona de entrada, donde ingresan abundantes recursos tróficos de origen vegetal y animal procedentes del bosque superior. De los moluscos, *Oxychillus lucidus* es una forma subtroglófila que habitualmente preda sobre lepidópteros y puede reproducirse y habitar de modo permanente en la zona de entrada. Igualmente, entre los arácnidos, *Meta bourneti* y *Chorizomma subterranea* pueden frecuentar galerías alejadas de la boca y reproducirse en ellas si el alimento es suficiente, por lo que pueden comportarse como troglófilas, pero no poseen rasgos anatómicos modificados.

Los requerimientos de los troglóxenos son variados. Así por ejemplo, los moluscos citados habitualmente acuden a las bocas de las cuevas por encontrar en ellas abundante humedad y un suministro regular de materiales de origen vegetal. Los tricópteros suelen ser veraneantes y los lepidópteros invernantes; entre los dípteros, la mayoría son invernantes pero *Culex pipiens* completa un período de letargo para aumentar su contenido graso antes de la reproducción; las larvas de *Rymosa* y otros mycetofílicos construyen telas rudimentarias para capturar ácaros y colémbolos, de los cuales se alimentan. Los coleópteros citados seguramente aprovechan el ingreso de restos orgánicos y los ejemplares de *Triturus* observados aparentemente se mantienen en el río subterráneo alimentándose de crustáceos. Los araneidos y opiliones son activos depredadores de otros invertebrados.

Mención especial merecen los quirópteros *Rhinolophus euryale*, ya que aparte de invernar y reproducirse en el interior de la cueva, se alimentan en el exterior pero descansan en horas diurnas, generando acumulaciones de guano que son utilizadas por otros invertebrados, como veremos en el siguiente apartado.

## 2. Fauna guanófila y guanobia.

En los depósitos de guano activo de *Rh.euryale* han sido encontrados numerosos dípteros braquíceros (y sus larvas), coleópteros Staphylinidae (numerosas larvas e imagos) y colémbolos. Los taxa presentes son los siguientes:

- Collembola. Onychiuridae. *Onychiurus* sp.
- Collembola. Hypogastruridae. psb. *Protachorutes* sp.
- Diptera. Phoridae. *Phora aptina* L.
- Diptera. Phoridae. *Phora pusilla* Meigen.
- Diptera. Helomyzidae. *Thelida atricornis* (Meigen).
- Coleoptera. Staphylinidae. psb. *Quedius* sp.

La mosca del guano *Thelida atricornis* y los estafilínidos completan todo su ciclo vital en las acumulaciones de guano fresco, por lo que son guanobios estrictos, mientras que *Phora aptina* y los colémbolos son menos dependientes de la presencia de quirópteros, ya que pueden utilizar otros restos orgánicos en descomposición. Serían por consiguiente formas guanófilas. Igualmente, otros troglófilos y troglobios pueden acercarse a los rellenos de guano para preda sobre su abundante fauna, entre ellos, quilópodos *Lithobius* y coleópteros *Trechus*.

## 3. Fauna acuática.

El río subterráneo y gours de la cueva sostienen una importante población del anfípodo gammárido *Echinogammarus berilloni* Catta. La especie también es muy abundante en la poza que se forma en la surgencia del sistema. La especie es oculada y de hábitos omnívoros, alimentándose de todo tipo de epidermis vegetales, bacterias, diatomeas y partículas detríticas muy pequeñas.

Habitualmente considerada troglóxena, pueden mantener poblaciones cavernícolas troglófilas, como es el caso en la cueva de Guardetxe.

Seguramente otros crustáceos (como cladóceros, ostrácodos, copépodos e isópodos acuáticos) habitan en las aguas subterráneas, pero la microfauna de Guardetxe hasta el momento no ha sido estudiada.

#### 4. Fauna troglófila y troglobia.

Completan su ciclo vital en la cueva y presentan adaptaciones para la vida en ella. La diferencia anatómica entre troglófilos y troglobios reside en una cuestión de grado: mientras los troglobios presentan acentuado troglomorismo (generalmente son anoftalmos, depigmentados, de cuerpo y apéndices elongados), los troglófilos han desarrollado estas características en grado menor (habitualmente son microftalmos, parcialmente depigmentados y de morfología robusta o menos elongada). Ecológicamente los troglófilos habitan en el ambiente intermedio de las cuevas y pueden en ocasiones encontrarse en otros biotopos epígeos húmedos y oscuros, distintos a cuevas, mientras que los troglobios habitan en el ambiente profundo de las cuevas ("deep cave" environment) y están restringidos a éstas. Las adaptaciones fisiológicas y metabólicas son más acentuadas en los troglobios.

En la cueva de Guardetxe han sido encontrados los 22 taxa siguientes (10 de ellos troglófilos, precedidos en la lista por un signo +, y 12 troglobios, precedidos de un guión):

- Arachnida. Pseudoscorpionida. Neobisiidae. *Neobisium (Blothrus) vasconicum* Nonidez.
- + Arachnida. Opiliones. Travuniidae. *Peltonychia clavigera* Simon.
- + Arachnida. Opiliones. Ischyropsalidae. *Ischyropsalis nodifera* Simon.
- Arachnida. Araneida. Linyphiidae. *Troglohyphantes allaudi* Fage.
- + Arachnida. Araneida. Linyphiidae. *Troglohyphantes furcifer* Simon.
- Crustacea. Isopoda. Trichoniscidae. *Trichoniscoides cavernicola* Budde-Lund.
- Diplopoda. Iulidae. *Mesoiulus cavernarum* Verhoeff.
- Chilopoda. Lithobiidae. *Lithobius derouetae sexusbispiniger* Demange & Serra.
- + Chilopoda. Lithobiidae. *Lithobius tricuspis multidentis* Demange.
- + Chilopoda. Lithobiidae. *Lithobius tricuspis mononyx* Latzel.
- + Chilopoda. Lithobiidae. *Lithobius pilicornis doriae* Pocock.
- Collembola. Entomobryidae. *Pseudosinella subterranea* Bonet.
- + Collembola. Entomobryidae. *Tomocerus minor* Lubbock.
- + Collembola. Entomobryidae. psb. *Pogognathellus flavescens*.
- + Diplura. Campodeidae. *Campodea* sp.
- + Coleoptera. Carabidae. Trechinae. *Trechus barnevillei* Pandellet.
- Coleoptera. Carabidae. Trechinae. *Hydraphaenops galani* Español.
- Coleoptera. Carabidae. Pterostichinae. *Trogloorites breuilli mendizabali* Jeannel.
- Coleoptera. Bathysciinae (Cholevidae: Leptodirinae). *Bathysciola schiodtei rugosa* (Sharp).
- Coleoptera. Bathysciinae (Cholevidae: Leptodirinae). *Josettekia mendizabali* (Bolívar).
- Coleoptera. Bathysciinae (Cholevidae: Leptodirinae). *Speocharidius breuilli* Jeannel.
- Coleoptera. Bathysciinae (Cholevidae: Leptodirinae). *Kobiella galani* Español.

En general los troglófilos son fáciles de ver y muchos de ellos son abundantes en las primeras galerías de la cueva (en torno a la bifurcación -zona de bloques- de donde parten las galerías superior e inferior, y en el acceso al río) mientras que los troglobios se restringen casi exclusivamente a las galerías profundas de aire en calma. Los troglófilos frecuentan también la zona de entrada y los alrededores de los depósitos de guano, mientras que los troglobios resultan poco visibles por habitar en mesocavernas, pero esta dificultad puede ser subsanada mediante el empleo de cebos, los cuales atraen a los mismos.

Los opiliones, araneidos y quilópodos troglófilos, y los coleópteros *Trechus barnevillei* son oculados. Los colémbolos *Tomocerus* y *Pogognathellus* y los dipluros *Campodea* son depigmentados y anoftalmos, pero este carácter es compartido con los representantes edáficos de sus grupos. El resto de los taxa citados son troglobios.

En esta biocenosis existe un nivel trófico de detritívoros constituido por los isópodos, diplópodos, colémbolos, dipluros y coleópteros Bathysciinae, y otro nivel de predadores integrado por arácnidos, quilópodos y coleópteros Carabidae. Los opiliones *Peltonychia* e *Ischyropsalis* son omnívoros de hábitos micrófagos y en parte se comportan como detritívoros.

En general, la abundancia de los distintos taxa guarda relación con su talla y su papel trófico, estando los predadores en una proporción de 1/10 a 1/50 en relación a los detritívoros. En el mismo nivel trófico, las formas de menor talla tienen una representación numérica mucho mayor, pero su biomasa total por especie es semejante. Prácticamente todos los troglófilos, excepto los opiliones *Peltonychia* y dipluros *Campodea*, son abundantes. Pero cuando se colocan cebos los dipluros *Campodea* aparecen en grandes números.

Entre los troglobios la abundancia de los taxa que acuden a los cebos es la siguiente: los colémbolos Entomobryidae y coleópteros Bathysciinae son muy abundantes, predominando los primeros en número y los segundos por su biomasa (numéricamente la relación sería 500:100). No obstante, no todas las especies están igualmente representadas: para un valor de 100 ejemplares para *Bathysciola*, los *Speocharidius* y *Josettekia* alcanzan valores en torno a 20, y *Kobiella* de sólo 1. Los isópodos Trichoniscidae y diplópodos *Mesoiulus* tienen una abundancia media, en torno a 20-10. Los pseudoscorpiones *Neobisium* y araneidos *Troglohyphantes* se encuentran en menor número, en torno a 10-5, siendo algo más abundantes los quilópodos *Lithobius* predadores. Los carábidos *Trogloorites* son raros (menos de 5) y los *Hydraphaenops* extraordinariamente raros (en torno a 1).

No se puede hacer una comparación estricta entre troglófilos y troglobios, ya que los primeros predominan en las zonas próximas a la entrada, y los segundos en biotopos de la zona profunda. Puede decirse que a los cebos que atraen muchos troglobios sólo acuden algunos troglófilos (y en bajo número), como p.ej. es el caso de opiliones *Ischyropsalis*, *Lithobius tricuspis*, colémbolos *Tomocerus* y, en mayor número (como ha sido indicado) dipluros *Campodea*. La fauna que acude a los cebos igualmente aporta una información fragmentaria, ya que hay taxa que a menudo se esconden en microespacios y anfractuosidades en las inmediaciones del cebo (siendo por tanto difíciles de ver) mientras que los detritívoros que se alimentan directamente del cebo resultan más conspicuos.

Debido a que muchos troglófilos y troglobios incluyen la arcilla en su dieta, hemos medido el contenido de carbono orgánico en varios puntos de la cueva. En las galerías amplias, con suelo de bloques, las arcillas analizadas poseen un contenido de carbono orgánico de 0,48 % de peso seco. En las galerías de la zona profunda, con abundantes depósitos arcillosos y espeleotemas, las arcillas tienen un contenido de carbono orgánico más bajo, en torno a 0,20 % de peso seco. Asimismo hemos observado que en las primeras galerías, próximas a la entrada, las aguas del sumidero se infiltran en el suelo de bloques para luego reaparecer en la galería del río, y en su recorrido dejan abundantes restos orgánicos particulados y depósitos de crecida, los cuales faltan en las galerías profundas de la parte E de la cueva. En esa zona recorrida por las aguas de infiltración del sumidero la abundancia de troglófilos es considerable, mientras que los troglobios son escasos y parecen rehuir esta zona.

En cuanto a biodiversidad taxonómica, es notable el elevado número de taxa troglófilos de quilópodos *Lithobius* y de taxa troglobios de coleópteros Bathysciinae (y en menor medida Carabidae). Particularmente, el que se presenten en la cueva dos subespecies de *Lithobius tricuspis* parece contradecir la acepción de las subespecies como razas geográficas; evidentemente se trata de taxa que difieren morfológicamente (por debajo del nivel específico) y que probablemente tengan distintas preferencias ecológicas, con lo que serían morfo-ecotipos. En cuanto a los Bathysciinae, todos ellos de similar talla y preferencias dietarias, vale la pena distinguir entre la especie de *Bathysciola*, presente también en el MSS, de valencia ecológica amplia y estrategia oportunista, y los restantes taxa. El hallazgo juntos de *Josettekia* y *Speocharidius* no es infrecuente en cuevas guipuzkoanas, y probablemente posean requerimientos tróficos diferentes, los cuales no conocemos, aunque también puede ser que exista una fuerte competencia interespecífica. Los extraordinariamente raros *Kobiella* son probablemente los más modificados y troglomorfo, lo que sugiere que su rareza sea debida a que están más profundamente enfeudados en la red de mesocavernas del karst. Su mayor resistencia a condiciones adversas, unido al carácter laberíntico de su biotopo, puede en parte explicar que acuda a los cebos sólo en bajo número.

Destaca también el elevado endemismo de estos taxa. Los 22 taxa citados tienen una distribución restringida a la región vasco-cantábrica, incluyendo la zona nordpirenaica vasco-francesa. 14 taxa (3 troglófilos y 11 troglobios) son endemismos vascos, 7 exclusivamente Gipuzkoanos y 2 de ellos prácticamente están restringidos a la zona de Guardetxe y afloramientos próximos. Citaremos resumidamente su distribución.

*Neobisium vasconicum* es endémico de cuevas de Ernio y Aralar. *Troglohyphantes allaudi* es endémico de Gipuzkoa y Bizkaia. *T.furcifer* se distribuye en el País Vasco y zonas limítrofes con Logroño. *Trichoniscoides cavernicola* es endémico del País Vasco y Santander. *Mesoiulus cavernarum* está restringido a Gipuzkoa. *Lithobius derouetae sexusbispiniger* sólo es conocido de la cueva de Guardetxe (Gipuzkoa) y de la cueva de Ojo Guareña (Burgos). *L.t.multidens* es endémico de Gipuzkoa y Navarra. *L.t.mononyx* es endémico de Gipuzkoa (sólo conocido de los macizos de Unanue y Usurbil). *Hydraphaenops galani* sólo es conocido de la cueva de Guardetxe y del Sistema de Leizeaundia (Ernio). *Trogloorites breuili* es endémico de Gipuzkoa y Navarra (Ernio, Aralar y Urbasa). La subespecie *T.b. mendizabali* se restringe al macizo de Ernio - Pagoeta (incluyendo Guardetxe) y a las cuevas de Ekain. *Josettekia mendizabali* y *Speocharidius breuili* son endemismos gipuzkoanos, restringidos al macizo Ernio - Pagoeta - Guardetxe. *Kobiella galani* es endémico exclusivamente de la cueva de Guardetxe. De los 12 taxa troglobios, 11 especies y 4 géneros (*Trogloorites*, *Josettekia*, *Speocharidius* y *Kobiella*) son endémicos de la región vasca. El género monoespecífico *Kobiella* es un endemismo exclusivo de la cueva de Guardetxe.

Taxonómicamente la subfamilia Bathysciinae, clásicamente incluida en Catopidae, equivale hoy a Leptodirinae, que queda incluida en Cholevidae o en Leiodidae (su posición es controvertida); la mayoría de los autores opta por citarla como Bathysciinae, incluyendo entreparéntesis su equivalencia con Cholevidae: Leptodirinae y sin pronunciarse sobre la validez de las diferentes reordenaciones propuestas. Nosotros seguimos aquí este último criterio. La especie *Euryspeonomus mendizabali* Bolívar ha sido recientemente transferida al género *Josettekia* (FRESNEDA, 1999), el cual previamente sólo comprendía a *Josettekia angelinae* Bellés & Deliot, descrita de la cueva de Astiz o Akelar (Sierra de Aralar). También ha sido propuesto pasar el género *Kobiella* a subgénero monoespecífico de *Speocharidius* (FRESNEDA & SALGADO, 2000), un cambio de categoría discutible, ya que se basa en los caracteres diferenciales reconocidos previamente para separarlo de *Speocharidius*. Nosotros optamos por mantener su denominación hasta que se decanten las opiniones.

## COMPARACION DE RESULTADOS

De los 27 taxa presentes en el MSS, la inmensa mayoría son no-trogloformas y están presentes también entre la fauna troglóxena o guanobia de la cueva. Los araneidos *Tegenaria*, *Dolomedes*, *Lessertia* y *Centromerus*, isópodos *Porcellio*, diplópodos *Iulus* y colémbolos *Isotoma*, no han sido hallados en Guardetxe; sin embargo, taxa de estos géneros han sido encontrados en diversas ocasiones en la zona de entrada de otras cuevas de Gipuzkoa (GALAN, 1993).

La fauna troglófila de la cueva comparte con el MSS los opiliones *Peltonychia clavigera* e *Ischyropsalis nodifera*, y quilópodos *Lithobius sp.*, pero salvo *Peltonychia* adultos, en el caso de *Ischyropsalis* y *Lithobius* la representación del MSS está compuesta sólo por juveniles.

La fauna troglobia de la cueva comparte con el MSS el coleóptero *Bathysciola schiodtei rugosa* y colémbolos Entomobryidae, pero los dos morfotipos de Entomobryidae del MSS difieren a nivel específico de la forma troglobia *Pseudosinella subterranea* y de las formas troglófilas (*Tomocerus minor*, *Pogonognathellus flavescens*) de la cueva. Estas dos especies de Entomobryidae del MSS son troglomorfas, pero su troglomorfismo es menos acentuado que en los troglobios *Pseudosinella*. Adicionalmente el MSS posee una forma muy troglomorfa de ácaros Rhagidiidae, no hallada en la cueva, y que posiblemente constituya una nueva especie.

Un primer resultado comparativo es que la mayoría de los representantes hallados en el MSS se encuentran también entre la fauna troglóxena o guanobia de la cueva, pero lo inverso no ocurre, es decir, muchos taxa troglóxenos no se presentan en ningún caso en el MSS estudiado. Esto ocurre p.ej. para infinidad de moluscos, opiliones *Leiobonum* y *Gyas*, araneidos *Amaurobius*, dipluros, dípteros Tipulidae, Culicidae y Helomyzidae, tricópteros, lepidópteros, diversos coleópteros (Carabidae, Staphylinidae, Curculionidae, Scarabeidae), y vertebrados (urodelos, anuros y quirópteros). Aparentemente están excluidos del MSS las especies de talla grande o muy grande y muchas otras cuyos requerimientos dietarios o ecológicos no se encuentran en el MSS.

Un segundo resultado es que algunos troglófilos, como opiliones y quilópodos, pueden estar presentes en su estadio juvenil en los pequeños espacios del MSS (caso p.ej. de *Ischyropsalis* y *Lithobius*), o incluso en su forma adulta si se trata de taxa de pequeña talla (como los opiliones *Peltonychia*, de 2-3 mm de talla). Igualmente el MSS posee formas cuyo troglomorfismo es comparable al de taxa troglófilos de la cueva. Este sería el caso de los colémbolos Entomobryidae, cuyo troglomorfismo es de similar rango al de las especies troglófilas de *Tomocerus* y *Pogonognathellus*.

La fauna troglobia de la cueva sólo comparte con el MSS la especie citada de *Bathysciola*, un troglobio poco modificado y de valencia ecológica amplia. De hecho el género *Bathysciola* representa el estadio menos evolucionado en la evolución troglomorfa de los Bathysciinae y el género contiene muy diversas especies endógeas, muscícolas y cavernícolas poco especializados. Los taxa más modificados de Bathysciinae (*Josettekia*, *Speocharidius* y *Kobiella*) no han sido hallados en el MSS de la región. Lo mismo cabe decir de los Trechinae y Pterostichinae troglobios.

No obstante, el MSS de tipo 1 tiene la singularidad de contener un taxa de Rhagidiidae altamente modificado, cuyo troglomorfismo es elevado. En la biocenosis del MSS esta especie desempeña el papel de predador, ocupando el vértice de la pirámide trófica de la biocenosis del MSS.

Otros aspectos ambientales comparativos serían los siguientes:

En primer lugar, hay dos grandes tipos de MSS: el tipo 2 está mayoritariamente compuesto por fauna del edáfico, mientras que el tipo 1 presenta una mezcla de elementos en la cual predomina una fauna hipógea variablemente troglomorfa. El MSS de tipo 1 comparte algunos elementos con la fauna troglobia y troglófila de la cueva, mientras el de tipo 2 lo hace con la fauna troglóxena y, en menor medida, con algunos taxa troglófilos y en este caso representado por formas juveniles.

El MSS en su conjunto recibe una gran cantidad de materia orgánica del suelo superior y es un medio rico en recursos tróficos y cercano a la superficie. En el MSS de tipo 2 las arcillas poseen un contenido de carbono orgánico similar al del suelo superior (10,82 % de peso seco versus 12,25 % en el suelo), mientras que en el tipo 1 el contenido decrece a la mitad (5,24 %). En la cueva, los contenidos de carbono orgánico en la arcilla son muy inferiores (0,48 % a 0,20 %), lo que representa una fracción de 1/10 a 1/20 del contenido de carbono en el MSS 1. Adicionalmente, podría decirse que en el MSS los organismos disponen de un volumen de arcilla, mientras que en la cueva ésta se limita a una película o film superficial.

Climáticamente, el MSS 2 es un ambiente más seco y eurytermo que la zona de entrada de las cuevas. En el MSS 1 la humedad relativa es más considerable y el ambiente puede ser considerado isotérmico, teniendo un parecido mayor con los ambientes superficial e intermedio de la cueva, pero menor que el ambiente profundo. La inmensa mayoría de los troglobios son estenotermos y estenohigrobios, con requerimientos muy estrictos en este sentido. La adaptación a la vida cavernícola ha hecho permeables sus tegumentos, perdiendo la capacidad de regulación hídrica corporal, motivo por el cual sólo pueden habitar en ambientes con un grado higrométrico de saturación o próximo a la saturación. Esta condición raramente se encuentra en el MSS.

## INTERPRETACION

La presencia de algunos troglobios (p.ej. *Bathysciola*) y troglófilos (*Peltonychia*, *Ischyropsalis* y *Lithobius*) tanto en el medio cavernícola como en el MSS prueban que este último es un habitat transicional entre los medios epigeos y las cavernas. Esta continuidad es físicamente evidente y, de hecho, es conocida tanto por el tránsito de agua y aire a través del karst como por la transferencia obligatoria de materia orgánica desde la superficie hacia la profundidad del karst. De ella depende tróficamente la

supervivencia de los troglobios, ya que en último término el ecosistema subterráneo es ampliamente dependiente de un flujo de materia y energía procedente de superficie.

Pero la presencia simultánea de especies como las citadas (o de representantes distintos de una misma familia, p.ej. colémbolos Entomobryidae) muestra a la vez que es posible la libre circulación de los organismos entre ambos medios, tanto en sentido remontante como descendente (gravitatorio). Sin embargo, la abundante fauna del suelo no invade el medio hipógeo. En sentido inverso, los cavernícolas estrictos o troglobios, que a menudo se enfrentan a una escasez de recursos tróficos, no recurren a una fuente de suministros tan rica y próxima como lo es el MSS. Es decir, existen condiciones y factores limitantes que permiten mantener y diferenciar poblaciones singulares de organismos a uno y otro lado de la frontera o ecotono representado por el MSS.

La interfase suelo - roca madre en la región muestra dos tipos de MSS distintos, uno predominante edáfico y que apenas se distingue por su composición faunística del edáfico, y otro con una biocenosis original que incluye tanto elementos hipógeos como edáficos.

Como en toda frontera gradacional, las condiciones bióticas y ambientales difieren a uno y otro lado de la misma, y es necesario entender su singularidad y su dinamismo para poder comprender en qué medida existe un intercambio de organismos y genes a través de las mismas.

Una primera constatación, en la región, es la de que el MSS es un medio relativamente raro, de escasa extensión, y hasta ahora sólo detectado localmente en condiciones geomorfológicas particulares (coluviones no colmatados) (GALAN, 2001). Incluso en las litologías aparentemente más favorables (del Cretácico tardío), su extensión es reducida y circunscripta a condiciones locales: sólo 7 sondeos sobre 24 dieron resultados positivos en la zona del monte Andatza en cuanto al hallazgo del MSS y, de éstos, sólo 3 presentaron fauna hipógea de tipo similar (MSS 1) al descrito originalmente por JUBERTHIE et al. (1980). A diferencia de la zona pirenaica, esta escasa presencia del MSS en la región vasca, parece en gran medida condicionada por factores geomorfológicos y climáticos, los cuales gobiernan la alteración de la roca en la zona de desagregación superficial y generan suelos predominantes arcillosos que tienden a colmatar los vacíos del MSS (GALAN, 2001 y este trabajo).

La segunda constatación, a nuestro entender, es el factor tamaño de los vacíos subterráneos, un factor al que autores como HOWARTH (1983) asignaron gran importancia para la definición de distintos habitats en el medio cavernícola. Nosotros también hemos insistido repetidas veces en el tamaño de los espacios para definir habitats hipógeos y medios transicionales (GALAN, 1982, 1991, 1993; GALAN & URBANI, 1987). El MSS en la región posee una red de vacíos que alcanza dimensiones de entre 2 y 5 mm. Esto lo hace distinto a un medio intergranular como el edáfico, pero a la vez ocupa el rango inferior en la escala de las mesocavernas. Aunque el MSS presenta condiciones climáticas muy semejantes a la de la zona de entrada de las cuevas, podría decirse que existe una barrera mecánica ligada al tamaño de los módulos de apertura de la red de fisuras del karst y del MSS. Ambos son de débil dimensión, milimétrica, y por lo tanto completamente distintos a las macrocavernas y a la mayor parte de la red de mesocavernas. Este factor explicaría el porqué muchos artrópodos, tanto troglóxenos como troglófilos y troglobios, no estén representados en el MSS. Más claramente, el ejemplo de la presencia en el MSS de formas juveniles de opiliones y quilópodos troglófilos, pero no adultos, confirmaría la importancia de este factor dimensional.

Pero lo inverso no ocurre. Es decir, no existe una limitación de talla para que organismos del MSS pudieran colonizar y vivir en meso y macrocavernas. En tal caso, otros deben ser los factores limitantes que intervienen.

En este último sentido, tanto el edáfico como el MSS poseen una capacidad biogénica claramente superior a la de las cavernas. La calidad y cantidad de alimento para los organismos difiere considerablemente en unos y otros medios. En el edáfico y MSS el contenido de carbono orgánico es del orden de 10 a 20 veces superior al de las arcillas de las cuevas. Por otro lado, la fuente de producción primaria (los vegetales verdes de superficie) están muy próximos al MSS y aseguran un suministro constante. En el MSS de tipo 2 las faunas del MSS y del edáfico apenas se diferencian, pero incluso en el MSS de tipo 1, las hifas de hongos y diversos dípteros epígeos acceden continuamente desde la superficie al MSS. Más importante aún, a nuestro entender, es que el contenido de limo arcilloso en el MSS es elevado y ocupa un importante volumen en la red de vacíos que dejan las fisuras y fragmentos de roca. El MSS, por lo observado en la región de Guardetxe en este trabajo, aunque no es un medio intergranular como el edáfico, en parte se asemeja a él; para los organismos que habitan en el MSS los limos arcillosos, ricos en materia orgánica (sobre todo de origen vegetal), ocupan un espacio en tres dimensiones. Por el contrario, los depósitos arcillosos de la caverna constituyen un espacio en dos dimensiones sobre la roca caliza; son pobres en materia orgánica; ésta es de origen tanto animal como vegetal, (incluyendo poblaciones bacteriales quimioautótrofas); y el suministro es más discontinuo y está más alejado de superficie. Los materiales aportados por las aguas de infiltración al limo subterráneo llegan a la caverna con un retardo mayor (dependiente del ciclo hidrológico) y están más degradados y finamente particulados o disueltos. Por tanto, los cavernícolas troglobios y troglófilos detritívoros y omnívoros utilizan recursos tróficos diferentes a los del MSS, tanto en calidad como en cantidad. Igualmente, para los cavernícolas troglobios y troglófilos, tanto detritívoros como sobretodo predadores, la fauna troglóxena en su conjunto (los animales vivos, sus producciones y sus restos) constituyen un aporte orgánico (de origen animal) de gran importancia en su dieta, la cual es mucho más pobre en recursos que en el MSS. Es decir, los recursos tróficos constituyen factores limitantes de primer orden, que permiten diferenciar las biocenosis del MSS y de las cavernas.

Probablemente muchos organismos del edáfico y también del MSS resultan excluidos de las cavernas simplemente por razones tróficas. Igualmente muchos cavernícolas (de cualquier categoría ecológica) no están adaptados para utilizar los recursos tróficos del MSS o para competir con los organismos del MSS en su utilización. Esto explica que organismos tan abundantes en el edáfico (y también en el MSS) como los ácaros, faltan casi por completo en las cavernas; igualmente, aunque la abundancia de los colémbolos es notable en todos los habitats hipógeos, la composición taxonómica cambia por completo al pasar de un medio a otro. Los colémbolos

típicos del suelo (como onychiúridos, isotómidos e hypogastrúridos) decrecen enormemente en las cavernas, limitándose a biotopos determinados (detritos vegetales, guano), mientras que la representación de entomóbryidos troglobios aumenta considerablemente. Los taxa de Entomobryidae del MSS tipo 1 muestran un troglomorfismo incipiente, equiparable al de los troglófilos, pero bastante menor que el de los taxa troglobios del género *Pseudosinella*.

Otro ejemplo curioso es aportado por los dipluros *Campodea*. Difíciles de ver en la cueva, acuden en grandes números a los cebos, lo que significa que habitualmente permanecen ocultos en microespacios. Sin embargo, no aparecen en el MSS. En ambos casos se utiliza el mismo tipo de cebo, es decir, que no existe una razón trófica o dietaria para que estén en la cueva y no en el MSS; y tampoco parece existir una limitación espacial. En tal caso es muy probable que la predación o la competencia intervengan como factores limitantes, que los excluyen del MSS.

Un ejemplo inverso es suministrado para la fauna acuática por los anfípodos *Echinogammarus berilloni*. La especie se presenta en la surgencia del sistema y en el río de la cueva. En otras localidades de Gipuzkoa hemos encontrado a esta especie en surgencias y sumideros, pero no en los ríos subterráneos del endokarst, donde habitan anfípodos troglobios (*Niphargus*, *Pseudoniphargus*) e isópodos (*Stenasellus*, *Proasellus* del grupo *spelaeus*). Probablemente los *Echinogammarus* no siempre encuentran suficientes recursos tróficos en el endokarst, pero incluso cuando sí los hay no resisten la competencia de los anfípodos e isópodos troglobios. En la cueva de Guardetxe, donde faltan los troglobios anteriores, y por tanto su competencia, los *Echinogammarus* no tienen problemas en mantenerse con éxito en el río subterráneo.

La interpretación general del estudio comparado muestra que el MSS es un medio transicional, un ecotono, caracterizado por un módulo de apertura de pequeña talla, rico en recursos tróficos, y sobre el cual actúan muy diversos factores limitantes que permiten mantener la originalidad de su biocenosis, la cual difiere considerablemente de la de la cueva. Si bien existen algunos intercambios faunísticos entre MSS y cueva, lo mismo ocurre entre MSS y edáfico o entre los diversos biotopos de la cueva. Pero, de modo general, cada ambiente mantiene su individualidad.

El único taxa troglobio compartido por ambos medios (MSS y cueva) es *Bathysciola schiodtei*, cuyo caso analizaremos a continuación. Las poblaciones de *Bathysciola* tanto en el MSS como en la cueva son abundantes y es geológica y físicamente factible el tránsito a través de la fisuración en las calizas margosas, ya que se trata de una especie de apenas 2-3 mm de talla que podría circular a través de espacios de un par de milímetros de diámetro.

*Bathysciola*, de modo similar a los *Speonomus* pirenaicos hallados en el MSS (JUBERTHIE et al., 1981), corresponde anatómicamente al tipo bathysciode de coleópteros, de cuerpo ovoide y apéndices cortos, propio de formas endógeas y cavernícolas poco especializados. Estos taxa derivan de formas muscícolas y subendógeas que colonizaron el karst durante el Pleistoceno. Su ingreso a las cuevas, a partir de biotopos de montaña, está relacionada con los episodios glaciales y con el desecamiento experimentado por las áreas periglaciares y nivales al retroceder las áreas glaciadas. El MSS ha constituido para ellos un habitat transicional húmedo, rico en recursos y una de las vías seguidas en la colonización del karst. Pero mientras otros grupos zoológicos han dado origen a cavernícolas especializados, *Bathysciola* ha mantenido su polivalencia ecológica.

*Bathysciola* pertenece a un grupo de insectos que, precisamente, es "poco troglobio". Sus caracteres detritívoros y endógeos, así como su anofalmia y depigmentación, son propias del grupo al que pertenecen y han sido adquiridos antes de su ingreso a las cavernas. ¿No sugiere ello, o es más lógico suponer, que los insectos Pterygota son muy refractarios a la vida en el medio cavernícola? Los Pterygota son un grupo en expansión en la superficie del globo, asociados a la presencia de luz y plantas verdes. Algunos de ellos, en su habilidad para colonizar todo tipo de habitats y para utilizar todo tipo de recursos, se especializaron tróficamente en la utilización de detritos o en la predación. El medio endógeo, el MSS y las cavernas representan, de distinto modo, sus habitats potenciales. Dentro del conjunto de vacíos de los ambientes subterráneos, seguramente las cavernas son el habitat más oligotrófico, pero a la vez suministra mayor protección ante la predación, estabilidad ante los cambios climáticos, y contiene recursos tróficos sustraídos de la superficie que no están al alcance de otros organismos epígeos (baja competencia).

Entre la superficie del suelo y las cavernas, los medios transicionales han sido el nexo de unión que ha permitido la colonización, la supervivencia y la evolución de especies y comunidades hasta llegar a las poblaciones actuales. Entre los animales cavernícolas, cuyo aislamiento de otros medios es algo relativo, los coleópteros troglobios del tipo *Bathysciola* representan probablemente un grupo oportunista, que lejos de estar estrechamente especializado, aún conserva una gran plasticidad ecológica, lo que los torna aptos para utilizar ambientes sub-superficiales, más próximos a las fuentes de materia orgánica epígea. Al respecto, sería interesante confirmar qué ocurre durante el período invernal. En casos estudiados por RACOVITZA (1983) en los montes Apuseni de Rumania, los coleópteros que poblaban simultáneamente el MSS y las cuevas, migraban estacionalmente, faltando durante el invierno en el MSS. A modo de hipótesis sugerimos que podría ocurrir algo parecido en la zona de Guardetxe. Con lo cual estaríamos ante el caso de organismos que alternan dos habitats en su ciclo anual, de lo cual existen múltiples ejemplos en la naturaleza (peces y crustáceos estuarinos, aves migratorias, etc.). El MSS para *Bathysciola* sería un habitat más rico en recursos que la cueva, pero poco utilizable cuando su temperatura baja; la cueva representaría la condición inversa. En tal caso, ello implicaría que *Bathysciola* no está lo suficientemente especializado -fisiológicamente- para lidiar de modo permanente con las condiciones oligotróficas extremas del ambiente profundo de las cuevas. Mientras que otros grupos de coleópteros troglobios sí han alcanzado ese grado de adaptación al ambiente profundo de las mesocavernas. Este sería el caso de los troglobios *Trogloorites*, *Speocharidius*, *Josettekia*, y más aún en los raros *Hydraphaenops* y *Kobiella*.

A diferencia de nuestra suposición inicial, el estudio efectuado muestra que los troglobios especializados no están representados en el MSS de la región. No obstante, la singularidad del MSS no deja de sorprender, ya que alberga organismos originales, restringidos a



esta biocenosis, como es el caso de los ácaros Rhagadiidae predadores ya citados y de cuya biología -debemos reconocer- aún es muy poco lo que sabemos. Por último, estas constataciones se limitan a un caso de estudio y, por lo tanto, no pueden decirlo todo ni ser la última palabra sobre el tema.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Gran parte de los estudios evolutivos en bioespeleología se sustentaban en la idea de que los cavernícolas estrictos o troglobios se presentaban casi exclusivamente en zona templada en cuevas en caliza. Igualmente, se pensaba que las primeras invasiones de los sistemas de cuevas por los linajes de cavernícolas terrestres existentes se remontaban al Cenozoico. Las síntesis de VANDEL (1965) y BARR (1968) sostenían estas ideas y atribuían un papel conductor esencial al glaciario cuaternario. El concepto de troglomorfo, desarrollado por CHRISTIANSEN (1962, 1985), constituyó rápidamente otro paradigma, aunque fue pobremente comprendido, ya que muchos autores extendían inadecuadamente el término a organismos que no eran precisamente cavernícolas. Es el caso por ejemplo de las especies acuáticas denominadas freatobias o intersticiales, complejo en el cual se incluían desde organismos del psammon litoral marino, pasando por "stygobios" de los medios hiporheico y dulceacuícola intersticial, hasta los troglobios de gours y cuevas en caliza.

Sin embargo, desde las síntesis de VANDEL y BARR, han aparecido muy diversos cavernícolas en nuevos medios recientemente definidos, tanto en zona tropical como templada, y abarcando cuevas y sistemas subterráneos en muy diversas litologías. Es el caso de la fauna de cuevas en lava (UENO, 1977; HOWARTH, 1987), de cuevas en cuarcita y otras rocas silíceas (GALAN & URBANI, 1987), del MSS (JUBERTHIE et al., 1980), de cuevas marinas y del medio anchihalino (ILIFFE et al., 1984; ILIFFE, 1990) o de distintos tipos de fauna crevicular (HART et al., 1985; PECK, 1990; GALAN, 1995). Creciente evidencia ha permitido establecer que los organismos de esta multiplicidad de habitats responden evolutivamente de modos muy diferentes (GALAN & HERRERA, 1998). El problema semántico puede en gran parte ser resuelto al entender que algunas especies y grupos de organismos pueden ocurrir en cuevas y habitar uno o más de los ambientes transicionales adyacentes, o viceversa.

El MSS constituye un ecotono de este tipo, el cual puede resultar un eslabón intermediario entre los habitats edáficos y el cavernícola. Los espacios de este ambiente están interconectados y pueden estar en comunicación con fisuras abiertas en la roca caliza. Aunque también puede constituir un sistema autónomo en otras litologías (como esquistos, granitos o rocas volcánicas). La continuidad entre los ambientes epigeos y subterráneos puede permitir el tránsito de organismos y genes en ambos sentidos. Pero el MSS difiere de los ambientes edáficos o endógeos por su estructura y porosidad; igualmente difiere del medio hipógeo cavernícola tanto por sus dimensiones, como por sus características tróficas y bióticas.

El estudio comparado en la zona de Guardetxe ha mostrado que las principales diferencias abióticas entre el MSS y la cueva residen en el tamaño de la red de vacíos y en el contenido de carbono orgánico y recursos tróficos, en general mucho más considerables en el MSS y cualitativamente distintos. Mientras en el MSS los recursos de origen vegetal son predominantes, en la cueva juegan un papel predominante los recursos de origen animal y la materia orgánica finamente particulada arrastrada por las aguas de infiltración. Climáticamente, el grado de isoterminia y humedad relativa del MSS se asemeja al del ambiente superficial de la cueva, pero es menor que el del ambiente profundo.

El MSS en la región presenta dos tipos o modalidades distintas, estando poblado uno de los tipos por fauna casi exclusivamente edáfica, mientras que en el otro la fauna hipógea es predominante y variablemente troglomorfa. En conjunto, la biocenosis del MSS comparte muchos taxa con el ambiente superficial de la cueva, aunque numerosos grupos de troglógenos están ausentes del MSS. La similitud entre las faunas troglófila y troglobia de la cueva con la representación del MSS se reduce a pocos taxa, siendo destacable el hecho de que varias formas juveniles de troglófilos habitan en el MSS. Por el contrario, la presencia de troglobios en el MSS es más baja de lo esperado, y un único taxón se presenta simultáneamente en el MSS y cuevas. El resto de los troglobios (11 taxa) incluye por el contrario cavernícolas altamente modificados, muchos de ellos endémicos de la región vasca (o incluso de la cueva). De modo parecido existe una importante segregación entre los taxa troglófilos y troglobios de la cueva, habitando cada grupo ecológico biotopos característicos. Las similitudes y diferencias encontradas a lo largo del estudio, permiten reforzar la idea de que cada habitat subterráneo sostiene su propia biocenosis de organismos, con características y funcionamiento diferenciados.

En un trabajo anterior mostramos que lo que caracteriza la evolución troglobia de un linaje no es tanto la capacidad de reproducirse en las cuevas, sino la capacidad de incrementar el grado de troglomorfo, lo que se consigue por adaptación al ambiente profundo (GALAN & HERRERA, 1998). Las pre-adaptaciones son de importancia para conseguir lo primero, pero no lo segundo, y ello explica que muchos taxa en distintos grupos zoológicos sean troglófilos muy comunes en cuevas de casi todo el mundo; sin embargo, tales taxa permanecen como troglófilos, no generando formas troglobias en esos grupos (CULVER, 1982; CHRISTIANSEN, 1985). Por el contrario, la capacidad de adaptarse al ambiente profundo hace que algunos linajes de organismos evolucionen troglomórficamente, diferenciando un alto número de especies troglobias, a menudo mucho mayor que el de troglófilos en sus respectivos grupos. Así, la especialización troglófila no es necesariamente una fase intermedia de la evolución troglobia, sino un proceso distinto. Tanto los troglófilos como los troglobios son formas adaptadas a la vida en las cavernas, sólo que tienen distintas estrategias de vida y están adaptados a diferentes condiciones y a distintos biotopos (GALAN, 1995, 1996).

Algo similar revela el estudio comparado del MSS en la región. Los organismos que pueblan este medio transicional están adaptados a un conjunto de condiciones bióticas y ambientales, y se asemejan en algunos sentidos (grado de troglomorfo, compartir algunos taxa) a los troglógenos y troglófilos de los ambientes superficial e intermedio de las cuevas, pero difieren considerablemente de

los troglobios que constituyen la biocenosis del ambiente profundo. El caso de *Bathysciola schiodtei*, que habita ambos medios, corresponde precisamente al único taxón entre los troglobios de la cueva que presenta un bajo troglomorfo en su anatomía y, sobre todo, en su estrategia de vida. *B. schiodtei* es un generalista, oportunista o estrategia de la r. Los demás taxa troglobios de la cueva son especialistas o estrategias de la K, altamente eficientes para desenvolverse en condiciones de adversidad, como ocurre con la inmensa mayoría de troglobios.

En el caso de los ácaros Rhagidiidae del MSS, sería necesario conocer algo más de su biología y de su similitud fenotípica con los ancestros y relativos de su linaje. Aunque a primera vista este taxón puede parecer muy modificado o troglomorfo (debido a su gigantismo, depigmentación y anofalmia), puede ocurrir -como en el caso de muchos colémbolos edáficos- que tales caracteres ya se presenten entre sus más próximos relativos y no sean por tanto una herramienta adecuada para valorar su grado de troglomorfo.

Pasado el boom inicial del descubrimiento del MSS, momento en el cual se atribuyó un carácter troglobio a los habitantes del mismo y se generalizó la idea de que constituía una extensión de las cavernas fuera de las zonas calizas (JUBERTHIE et al., 1980), la investigación posterior ha ido revelando que el MSS es más bien un medio transicional muy próximo al edáfico y que la presencia de "troglobios" en el MSS comprende o se reduce fundamentalmente a algunas especies de coleópteros Bathysciinae y Trechinae, de algunos grupos o géneros. Este trabajo muestra que tal generalización resulta desde luego exagerada y que incluso la presencia de coleópteros troglobios en el MSS se restringe en nuestro caso a un género de Bathysciinae muy poco modificado, mientras que formas altamente modificadas de otros géneros de Bathysciinae, Trechinae y Pterostichinae, los cuales predominan en la biocenosis troglobia de la cueva, están ausentes en el MSS. Del mismo modo, otros importantes grupos de troglobios (*Neobisium*, *Troglohyphantes*, *Trichoniscoides*, *Mesoiulus*, *Pseudosinella*), no están presentes en el MSS, el cual sostiene en la región su propia biocenosis de organismos. Este medio no está aislado, sino que mantiene relaciones e intercambios con los ecosistemas limítrofes (p.ej. juveniles de troglófilos utilizan el MSS, mientras que los adultos viven en la cueva).

El trabajo confirma a su vez la idea de que las condiciones ecológicas comandan en gran medida la especialización de los cavernícolas. La evolución troglomorfa resulta un proceso normal en la naturaleza, caracterizado por la adaptación de los organismos a habitats subterráneos de adversidad creciente, cuyo valor extremo es alcanzado en el ambiente profundo de las cuevas.

## AGRADECIMIENTOS

Gran parte del trabajo de campo (prospección geomorfológica, sondeos y recolección de fauna del MSS y de la cueva) contó con la valiosa ayuda de Marian Nieto, a quien agradezco su inestimable colaboración; la topografía del sistema de la cueva fue efectuada en años previos con la ayuda de Jaime Villota, Alvaro Hayet y Garikoitz Estornés (Sociedad de Ciencias Aranzadi). Parte del material biológico de la cueva fue colectado en los años 70; los coleópteros fueron estudiados taxonómicamente por el Dr. Francisco Español (Museo de Zoología de Barcelona), quien describió el género *Kobiella* y una nueva especie de *Hydraphaenops*, ambos de esta cueva. Los moluscos gasterópodos fueron determinados por J.Vilella; los opiliones por la Dra. M.Rambla; los anfípodos por el Dr. Ramón Margalef; diversos araneidos, diplópodos y quilópodos fueron estudiados respectivamente por C.Ribera, M.Vicente & J.Mauries, y A.Serra. A todos ellos deseo expresar mi agradecimiento. Igualmente agradezco a Anabella Besance la corrección del Abstract, y a Imanol Goikoetxea y Rafael Zubiría por la revisión del manuscrito y sus útiles sugerencias.

## BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, J. 1977. The organization of soil animal communities. Soil organisms as components of ecosystems. *Ecol. Bull.*, Stockholm, 1976, 25: 15-23.
- BARR, T. 1968. Cave ecology and the evolution of troglóbites. *Evolutionary Biology*, 2: 35-102.
- CHRISTIANSEN, K. 1962. Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca*, 2: 76-78.
- CHRISTIANSEN, K. 1985. Regressive evolution in Collembola. *N.S.S. Bull.*, 47(2): 89-100.
- CULVER, D. 1982. *Cave life. Evolution and ecology*. Harvard Univ. Press. Cambridge. 190 pp.
- FRESNEDA, J. 1999. Incorporación de *Euryspeonomus mendizabali* (Bolívar, 1921) al género *Josettekia* Bellés & Deliot, 1983 (Coleoptera, Cholevidae, Leptodirinae). *Mém. Biospéol.*, 26: 7-10.
- FRESNEDA, J. & J. M. SALGADO. 2000. Revisión de los géneros de Leptodirinae de la sección *Speonomus* del sur de Pirineos. II: Géneros *Aranzadiella* Español, 1972, *Euryspeonomus* Jeannel, 1919, *Kobiella* Español & Bellés, 1980 y *Speocharidius* Jeannel, 1919 (Coleoptera, Cholevidae). *Mém. Biospéol.*, 27: 41-52.
- GALAN, C. 1982. Notas sobre una anguila blanca (*Synbranchus marmoratus* Bloch) colectada en un río subterráneo del NE de Venezuela. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 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. Soc. Venezol. Espeleol.*, 25: 1-12.
- GALAN, C. 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, 45: 1-163.
- GALAN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 29: 2-38.

- GALAN, C. 1996. Notas sobre la fauna cavernícola del norte de Bahía, Brasil. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 30: 14-20.
- GALAN, C. 2001. Primeros datos sobre el Medio subterráneo Superficial y otros habitats subterráneos transicionales en el País Vasco. *Munibe (Cienc.Nat.)*, 51: 67-78.
- GALAN, C. & F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución (Cave fauna: environment and evolution). *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 32: 13-43.
- GALAN, C. & F. URBANI. 1987. El desarrollo de la Espeleología y aspectos generales de las áreas cársicas venezolanas. In: DECU, V. et al. *Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. Inst.Speol. E.Racovitz, Rumania & Soc.Venezol.Espeleol., Venezuela. pp: 15-22.
- HART, C. Jr.; R. MANNING & T. ILIFFE. 1985. The fauna of Atlantic marine caves: evidence of dispersal by sea floor spreading while maintaining ties to deep waters. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 98(1): 288-292.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann.Rev.Entomol.*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F. 1987. The evolution of non-relictual tropical troglobites. *Int. Jour. Speleol.*, 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.
- IGME. Instituto Geológico y Minero de España. 1971. Estudio geológico de la provincia de Guipuzcoa. *Mem. Inst. Geol. y Min. de España*, Tomo 79, 2 vols., 130 pp + Mapas y cuadros.
- ILIFFE, T. 1990. Crevicular dispersal of marine cave fauna. *Mém. Biospéol.*, 17: 93-96.
- ILIFFE, T.; H. WILKENS; J. PARZEFALL & D. WILLIAMS. 1984. Marine lava cave fauna: composition, biogeography and origin. *Science*, 225: 309-311.
- JACKSON, M. 1982. *Análisis químicos de suelos*. Ed.Omega. 662 pp.
- JUBERTHIE, C. & B. DELAY. 1981. Ecological and biological implications of the existence of a superficial underground compartment. *8th Int.Congr.Speleol.*, Bowling Green, 1: 203-205.
- JUBERTHIE, C.; B. DELAY & M. BOUILLON. 1980. Extensio du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. *Mém.Biospéol.*, 7: 19-52.
- JUBERTHIE, C.; M. BOUILLON & B. DELAY. 1981. Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone calcaire. *Mém.Biospéol.*, 8: 77-94.
- LELEUP, N. 1952. Réflexions sur l'origine probable de certains Arthropodes troglobies. *Rev.Zool.Bot.Afric.*, 45.
- LELEUP, N. 1956. La faune cavernicole du Congo belge et considerations sur les Coléoptères reliques d'Afrique intertropicale. *Ann.Mus.R.Congo belge*, 46.
- OROMI, P.; A. MEDINA & M. TEJEDOR. 1986. On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *9º Congr.Inter.Espeol.*, Barcelona, 2: 147-151.
- 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.
- RACOVITZA, G. 1983. Sur les relations dynamiques entre le milieu souterrain superficiel et le milieu cavernicole. *Mém.Biospéol.*, 10: 85-90.
- UENO, S. 1977. The biospeleological importance of non-calcareous caves. *Proc. 7th Int. Speleol. Congr.*, Sheffield, England, pp 407-408.
- VANDEL, A. 1965. *Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals*. Pergamon Press, Oxford, 524 p.

## LEYENDA FIGURAS.

### Lámina 1.

Sima de Guardetxe. Fila 1. Izquierda: Coladas, gours y marmitas de gigante en la galería del río. Derecha: Ubicación de un sondeo con MSS de tipo 1 al pié de un escarpe de margas Maestrichtienses. El MSS se desarrolla a 1,5 m de profundidad, entre el coluvión y la zona de desagregación de la roca caja. Fila 2. Izquierda: Galería de acceso al río subterráneo al pie de la sima de 7 m. Derecha: Biotopo típico de los coleópteros troglobios, con espeletemas y arcilla. Fila 3. Centro: Dibujo esquemático de *Hydraphaenops galani*, carábido troglobio de origen nivícola endémico de Gipuzkoa. La especie sólo es conocida de esta cavidad y de otra sima en el macizo de Ernio. Derecha: *Kobiella galani*. El género monoespecífico *Kobiella* es un endemismo exclusivo de esta cavidad. Fila 4: Colectando fauna acuática en un gours del cauce subterráneo, donde habitan crustáceos *Echinogammarus berilloni* y una pequeña población del tritón *Triturus alpestris*, los cuales llegan a reproducirse en la cavidad.

