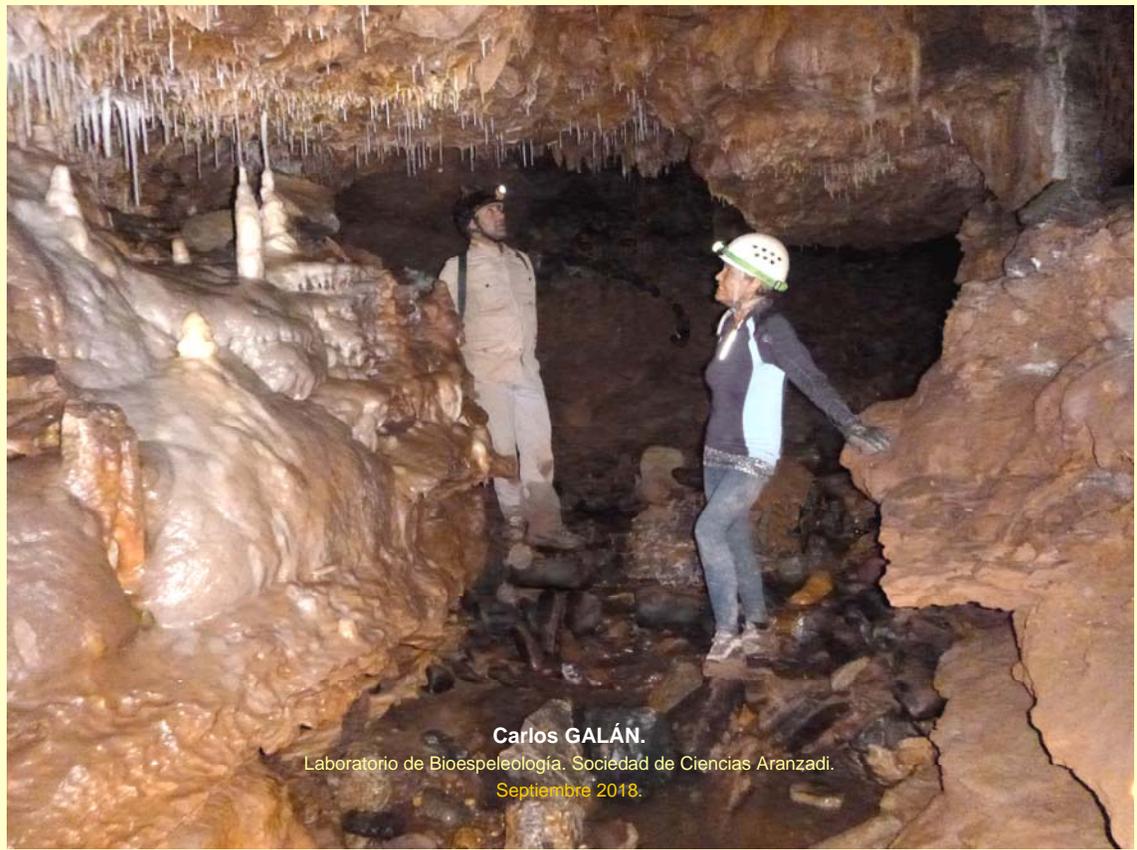


BIOLOGÍA SUBTERRÁNEA Y ECOLOGÍA DE LAS CUEVAS DE EZKALDO (ELIZONDO, NAVARRA).

Subterranean Biology and Ecology of the Ezkaldo caves (Elizondo, Navarra).



Carlos GALÁN.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Septiembre 2018.

BIOLOGÍA SUBTERRÁNEA Y ECOLOGÍA DE LAS CUEVAS DE EZKALDO (ELIZONDO, NAVARRA).

Subterranean Biology and Ecology of the Ezkaldo caves (Elizondo, Navarra).

Carlos GALÁN.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

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

E-mail: cegalham@yahoo.es

Septiembre 2018.

RESUMEN

Las cuevas de Ezkaldo se localizan en la región del Baztán (alto Bidasoa, Norte de Navarra), en calizas de edad Jurásico temprano. Nos pareció de interés investigar su fauna cavernícola por estar enclavada esta región en una zona de transición entre los karst del País Vasco francés (zona Nor-pirenaica) y los de Gipuzkoa y NW de Navarra, y en torno a macizos Paleozoicos de la placa tectónica Europea. Existen datos sobre especies cavernícolas del entorno de Sara (Labourd) y de Urdax y Zugarramurdi (cuenca del Ugarana, Navarra), pero el karst de Ezkaldo, situado algo más al Sur (cuenca del Bidasoa), a sólo 4 km de la frontera con el valle de Aldudes (Francia), constituye un afloramiento aislado que permanecía poco conocido biológicamente, por lo que podría aportar información de interés ecológico y paleo-biogeográfico, como la obtenida en este estudio. Las cuevas de Ezkaldo se extienden sobre un desnivel de -112 m y contienen ríos subterráneos, con 1,5 km de galerías. Su ecosistema cavernícola posee un interesante conjunto de especies, 12 de ellas troglófilas y 11 troglobias. El trabajo describe los rasgos ecológicos que presenta el sistema de cuevas y su fauna, y discute aspectos paleo y biogeográficos conexos.

Palabras clave: Biología Subterránea, Fauna cavernícola, Karst, Espeleología, Ecología, Evolución.

ABSTRACT

Ezkaldo caves are located in the region of Baztán (high Bidasoa, North of Navarra) in limestones of Early Jurassic age. We found it interesting to investigate its cave fauna because this region is located in a transition zone between the karst of the French Basque Country (North-Pyrenees) and those of Gipuzkoa and NW of Navarre, and around Palaeozoic massifs of the European tectonic plate. There are data on cave-dwelling species from Sara (Labourd) and Zugarramurdi and Urdax (Ugarana basin, Navarra), but the Ezkaldo karst, located slightly to the south (Bidasoa basin), only 4 km from the border with the Aldudes valley (France), constitutes an isolated outcrop that remained little known biologically, so it could provide information of ecological and paleo-biogeographical interest, such as that obtained in this study. The Ezkaldo caves extend on a depth of -112 m and have underground rivers, with 1.5 km of galleries. Its cave ecosystem has an interesting set of species, 12 of them troglophiles and 11 troglobites. The work describes the ecological features of the cave system and its fauna, and discusses related paleo and biogeographical aspects.

Keywords: Subterranean Biology, Cave fauna, Karst, Speleology, Ecology, Evolution.

INTRODUCCION

El macizo Paleozoico de Aldudes (o Quinto Real) queda situado al E de Elizondo, en la zona fronteriza entre el alto Bidasoa y el valle de Aldudes (Behenavarra, en el lado vasco-francés). El valle del Baztán lo separa del macizo de Cinco Villas - La Rhune, situado algo más al Norte, en la cuenca del Ugarana (afluente de la Nivelle).

En la zona axial pirenaica que constituye la divisoria de cuencas y línea de la frontera franco-española, afloran cuarcitas, esquistos y areniscas de edad Paleozoico, rodeadas por materiales del Triásico (areniscas, limolitas y arcillas), a las que suprayacen localmente margas y calizas de edad Jurásico. El monte Ezkaldo dista apenas 4 km de la línea fronteriza (Peña de Alba, 1.072 m snm) y contiene un afloramiento aislado de caliza del Jurásico basal, donde se desarrolla un sistema kilométrico de cuevas, con surgencia en el manantial de Arrisuri (sobre el valle de Artesiaga, a 2 km al SE de Irurita y Elizondo). Las dos cuevas principales de Ezkaldo son curiosas por ser sumideros de aguas procedentes de una surgencia muy próxima (manantial de Bortzerreketa), que drena materiales permeables del Paleozoico y del Triás. Las aguas que emergen del manantial en areniscas del Triás presentan un corto trayecto sobre materiales arcillosos del Bundsanstein y se sumen al alcanzar sobre una falla N-S el frente de las calizas Jurásicas, desarrollándose las cuevas en la caliza y en el contacto con arcillas infrayacentes del Keuper.

La fauna cavernícola de la región de Sara - Zugarramurdi - Urdax (cuena del Ugarana, macizo de Cinco Villas), situada algo más al Norte, ha sido objeto de algunos estudios desde fechas tempranas, y de la misma han sido descritas diversas especies troglobias, algunas de ellas endémicas de esta región o de Gipuzkoa, Navarra y Labourd (Ginet & Juberthie, 1988; Galán, 1993). Pero el macizo kárstico de Ezkaldo carecía de datos biológicos sobre invertebrados cavernícolas. Esto y el hecho de constituir un afloramiento aislado de caliza de edad Jurásico temprano, motivó efectuar una prospección biológica detallada en el sistema de cuevas de Ezkaldo, ya que podría aportar información comparada de alto interés. Así como datos paleo-biogeográficos y ecológicos novedosos sobre un karst contiguo situado en la periferia o aureola del macizo Paleozoico de Aldudes.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo se basa en muestreos efectuados en las cavidades en primavera y verano de 2018. Se utilizaron métodos de captura directa y cebos atrayentes, con empleo de pincel y pinzas para coleccionar fauna terrestre y malla de plankton para filtrado y captura de especies acuáticas, utilizándose etanol al 70% como conservante. El material coleccionado fue estudiado en laboratorio bajo microscopio binocular Nikon (hasta 800 aumentos) y fue identificado mediante la bibliografía disponible y material de comparación de la Colección de Biospeleología de la S.C. Aranzadi. Se tomaron diversos datos de parámetros ambientales y fotografías para ilustrar los principales rasgos de las cavidades. El trabajo discute aspectos paleo-biogeográficos y evolutivos.

RESULTADOS

El sistema de cuevas de Ezkaldo se localiza en la cabecera del barranco de Bortzerreketa, el cual separa el monte Ezkaldo (641 m snm) del monte Urkitze (687 m snm). Sobre la base de la ladera W del monte Urkitze la presencia de una falla N-S genera una serie de manantiales en la base de las areniscas y limolitas del Triás (próximas al contacto con las calizas Jurásicas). Las aguas surgentes se infiltran a los pocos metros en una serie de grandes depresiones que actúan como sumideros, localizados en el talweg del barranco, dejando en seco su continuación. En las dos depresiones mayores se localizan las bocas de las cuevas Ezkaldo 1 y Ezkaldo 2. Aunque la mayor parte del caudal surgente está captado para abastecimiento, caudales menores se infiltran en las depresiones y organizan una red de drenaje subterráneo que atraviesa el monte Ezkaldo, para emerger (a 1,5 km de distancia del sifón terminal de Ezkaldo 2) en la surgencia de Arrisuri, sobre el valle de Ibur, poco antes de su confluencia con el de Artesiaga (tributario de la cuena del Bidasoa), en la cota 242 m snm (ver corte geológico en Figura 01).

Las cuevas se desarrollan sobre una unidad de calizas dolomíticas y brechoides del Jurásico basal (Hettangiense-Sinemuriense) a las que suprayacen sobre la ladera E y cumbre del monte Eskaldo otras unidades de lutitas, margas y calizas arcillosas, también Jurásicas, pero de menor permeabilidad, que contribuyen a aumentar el caudal de la surgencia. El afloramiento de calizas de Ezkaldo cubre una superficie de 1,5 km², y capta a su vez parte de la escorrentía y del caudal de los manantiales de la ladera de Urkitze, cuyas aguas son fundamentalmente las responsables de la excavación del sistema de cuevas.

Las cavidades fueron parcialmente exploradas en los años 1970 por el IPV, y exploradas en detalle en 1994 por el Grupo Espeleológico Satorrak (Hermoso de Mendoza et al, 1994, 1996), quienes ampliaron la red conocida de galerías y efectuaron un trabajo de conjunto. Remitimos al lector a estos trabajos para una descripción detallada de las cavidades, topografía, hidroquímica y detalles de las exploraciones efectuadas. El sistema consta de dos cuevas principales (Ezkaldo 1 y Ezkaldo 2), más otras dos cavidades muy pequeñas (que drenan hacia las primeras) y la surgencia de Artesiaga.

Nuestro trabajo biológico se circunscribió a las dos cuevas mayores (casi unidas, sólo separadas por un corto tramo de galería colmatado de sedimentos, siendo el fondo de la cueva 1 afluente de la 2). Pero los datos tomados mostraron algunas incongruencias en los datos previos, entre ellos los siguientes: (1) La cueva 2 está mal situada en el Catálogo Espeleológico de Navarra (fuera del barranco de Bortzerreketa). (2) Las coordenadas y altitud muestran también imprecisiones (situando la cueva 1 más alta que la 2, cuando es al revés). (3) Elección del punto 0 (Datum para las topografías). Al parecer se estableció en el inicio de la zona techada (debería haberse hecho en el punto a partir del cual se constituye una depresión cerrada), por lo que los desniveles se incrementan ligeramente (de -105 m a -112 m para Ezkaldo 2, y de -75 a -82 m para Ezkaldo 1). (4) Se cataloga como cavidad independiente a Ezkaldo 2-bis, siendo en realidad una galería de Ezkaldo 2 que arranca no ya dentro de la depresión sino dentro de la zona techada. Por lo que el desarrollo de Ezkaldo 2 debe computarse con 862 m (527 m de la cueva principal, 321 m de la galería 2-bis, y 14 m del tramo de dolina). (5) En el primer nivel fósil de Ezkaldo 1, superamos una estrecha gatera que condujo a una red de pequeñas galerías, aumentando el desarrollo de la cavidad de 570 m a 614 m. Nos pareció de interés incluir estas leves correcciones en las descripciones que siguen, para ampliar los datos previos (por lo demás muy precisos). Nosotros seguimos para las coordenadas y toponimia la que aparece en la Cartografía SITNA. Es probable que imprecisiones anteriores sean debidas a que los datos han sido trasladados de otros mapas (más antiguos) sin efectuar las oportunas correcciones. Adicionalmente, nuestra impresión es que las bocas de ambas cavidades se abren en el contacto entre las calizas dolomíticas del Jurásico y materiales arcillosos infrayacentes del Keuper (Triásico), que se acuñan hacia superficie en la zona de falla (Figura 01).

Ezkaldo 2 (Ez-2).

Situación: A 185 m al N del col de Urkitze (cota 564 m snm).

Coordenadas ETRS89, UTM 30N: N 4.774.632; E 621.073. Altitud: 534 m snm. Mapa de referencia: Cartografía SITNA.

Dimensiones: Desnivel: -112 m. Desarrollo espacial: 862 m. Topografía en Figura 02. Imágenes en Figuras 03 á 22.

Descripción: Es la cavidad situada a mayor altitud en la cabecera o inicio del barranco de Bortzerreketa. La dolina-sumidero de acceso constituye una depresión cerrada por debajo de la cota 534 m snm (Cota 0). Su fondo resulta techado en la cota 527 m snm y prosigue en galería descendente. A escasos metros de este punto y siendo parte de la misma cavidad, se abre sobre la pared W la galería 2-bis, con un desarrollo paralelo e independiente al de la galería principal, de -72 m de desnivel, quedando su fondo obstruido a sólo unos metros de la conexión con el nivel inferior de Ez-2, hacia donde se dirige su drenaje. Ambas galerías son sumideros de pequeños caudales, que ingresan a la dolina y vuelven a unirse en la zona inferior de Ez-2.

La galería principal se desarrolla en rampa de fuerte pendiente con suelo de bloques. Tras un tramo de poca anchura, con un pequeño lateral, la galería se torna alta y presenta ampliaciones. En la cota -60 m alcanza un tramo sub-horizontal de techo bajo, obstruido por sedimentos, donde una pequeña gatera conduce a un balcón sobre una sala más amplia con paredes estalagmíticas. Desde el balcón hay una vertical de -7m hasta un piso de grandes bloques. El caudal que se perdía antes de la gatera reaparece en esta sala, la cual prosigue descendiendo con menor pendiente, suelo de bloques, numerosas espeleotemas y tramos donde afloran materiales arcillosos del Keuper de tonos verdosos, rojizos y grises. En su parte baja presenta un lateral en el cual emerge el caudal drenado por la galería 2-bis. Sigue un tramo de menor altura, con dos niveles superpuestos, que desemboca en una segunda sala alargada. En su inicio recibe desde el lado N una galería afluente, de 40 m de desarrollo, por donde ingresa el caudal procedente del fondo de la cueva Ez-1. La sala desciende tendiendo a la horizontalidad y forma una galería de techo bajo en sus 100 m finales, terminando en un laminador impracticable en la cota -112 m. El desarrollo de este conjunto es de 541 m (527 m + 14 m de dolina).

La galería 2-bis parte a 10 m del inicio de la zona techada y presenta también un pequeño curso de agua. Tras un primer tramo meandriforme presenta una vertical de -11 m, con paredes verdeazuladas en materiales del Keuper, para luego seguir sobre la caliza. Sigue un tramo en arrastradero de 8 m (por donde va todo el caudal y es necesario mojarse) para presentar a continuación otra vertical, de -10 m, donde la galería se amplía y gana en altura. A partir de este punto hay dos pisos, el superior fósil y el inferior activo. El avance es más fácil por el piso fósil (que presenta ventanas sobre el piso activo). Hay que efectuar varias subidas y destrepes, siendo uno de ellos una vertical de -8 m, donde se alcanza de nuevo el río, que se infiltra entre bloques. El tramo siguiente presenta tres pisos o niveles superpuestos (el inferior activo), siendo más fácil avanzar por el piso intermedio, algo caótico. Tras dos resaltes de 3 m y 5 m se alcanza una pequeña sala, con espeleotemas muy diversas y zonas con arcillas yesíferas del Keuper. Un agujero en el piso de la sala permite acceder de nuevo al piso activo, donde el caudal se sume enseguida a una cota de -72 m con respecto al inicio de la galería. El caudal reaparece en una lateral de la galería principal, a muy corta distancia de este punto. El desarrollo de esta galería es de 321 m, siendo el desarrollo total de la cavidad de 862 m (541 m + 321 m).

Ezkaldo 1 (Ez-1 o Cueva de Bortzerreketa).

Situación: A 180 m al NNW de Ezkaldo 2 y a 365 m al N del col de Urkitze.

Coordenadas ETRS89, UTM 30N: N 4.774.767; E 621.030. Altitud: 516 m snm. Mapa de referencia: Cartografía SITNA.

Dimensiones: Desnivel: -82 m. Desarrollo espacial: 614 m. Topografía en Figura 02. Imágenes en Figuras 23 á 28.

Descripción: Se trata de una cavidad conocida desde antiguo y visitada por los lugareños, catalogada en los años 1970 por el IPV y reexplorada en 1994 por el Grupo Satorrak. La boca es una dolina-sumidero embudiforme que constituye una depresión cerrada por debajo de la cota 516 m snm (Cota 0). Su fondo resulta techado en la cota 509 m snm, aunque parte de la pared lateral superior del embudo es extraplomada. Prosigue en galería descendente, con dos partes diferenciadas.

En su primera parte tiene rasgos meandriformes, con un lateral ascendente. En la cota -35 se alcanza una sala con numerosas espeleotemas que forman un circuito o bucle. Una exigua gatera nos permitió acceder a una red de pequeños laterales, que suman 30 m de desarrollo. Del inicio de la sala se desciende al curso activo, de techo bajo, que toma dirección Sur. A los 35 m se alcanza una bifurcación, con una rama ascendente de 80 m, con varios laterales, por donde viene la mayor cantidad de agua y finalizado en tapón de sedimentos.

Siguiendo río abajo viene un tramo horizontal donde el agua desaparece en un diminuto sumidero. Este sector sifona en caso de crecida. Dejando el curso de agua se asciende una rampa a un nivel fósil, con un laguito colgado, que, tras un nuevo paso reptante conduce a una serie de desfondes que es necesario destrepar para volver al curso del agua.

El río sigue un estrecho meandro ampliándose, con diversas espeleotemas en el nivel superior. Tras pasar una estrecha gatera se escucha el sonido de una cascada, que aparece 60 m más adelante. A través de un meandro desfondado, con vertical de -12 m al lado de la cascada, se alcanza una galería muy amplia de 150 m de desarrollo y gran profusión de espeleotemas, algunas de ellas verdes, por la ocurrencia de azurita en la caliza dolomítica. La pendiente se acentúa con suelos recubiertos de coladas. Un leve ascenso conduce a una gran colada con gours escalonados y un laguito colgado. Un destrepe de 4 m lleva a la parte baja de la galería, que llega alcanzar 17 m de ancho x 8 m de alto, y a donde puede accederse por dos puntos distintos. El fondo de la sala sigue en un meandro de techo bajo que finaliza en laminador en la cota -82 m, tras 614 m de desarrollo. El agua que se sume en este punto reaparece a los pocos metros en un lateral de la galería inferior de Ez-2 (conexión verificada por coloración).

-  Cuaternario.
Aluviones.
-  Aaleniense - Kimmeridgiense.
Calizas arcillosas y calizas.
-  Sinemuriense Medio - Toarciense.
Arcillas calcáreas.
-  Hettangiense - Sinemuriense Medio.
Calizas dolomíticas y carnioles,
-  Keuper.
Arcillas abigarradas con yesos.
-  Buntsandstein Medio - Superior.
Arcillas y areniscas rojas alternantes.
-  Buntsandstein Inferior - Medio.
Arcillas rojas y grises con conglomerado basal.
-  Devónico.
Esquistos con algún banco calizo.

Figura 01.
Corte geológico W-E del sistema de Ezkaldo.
Fuente: Hermoso de Mendoza et al (1996).

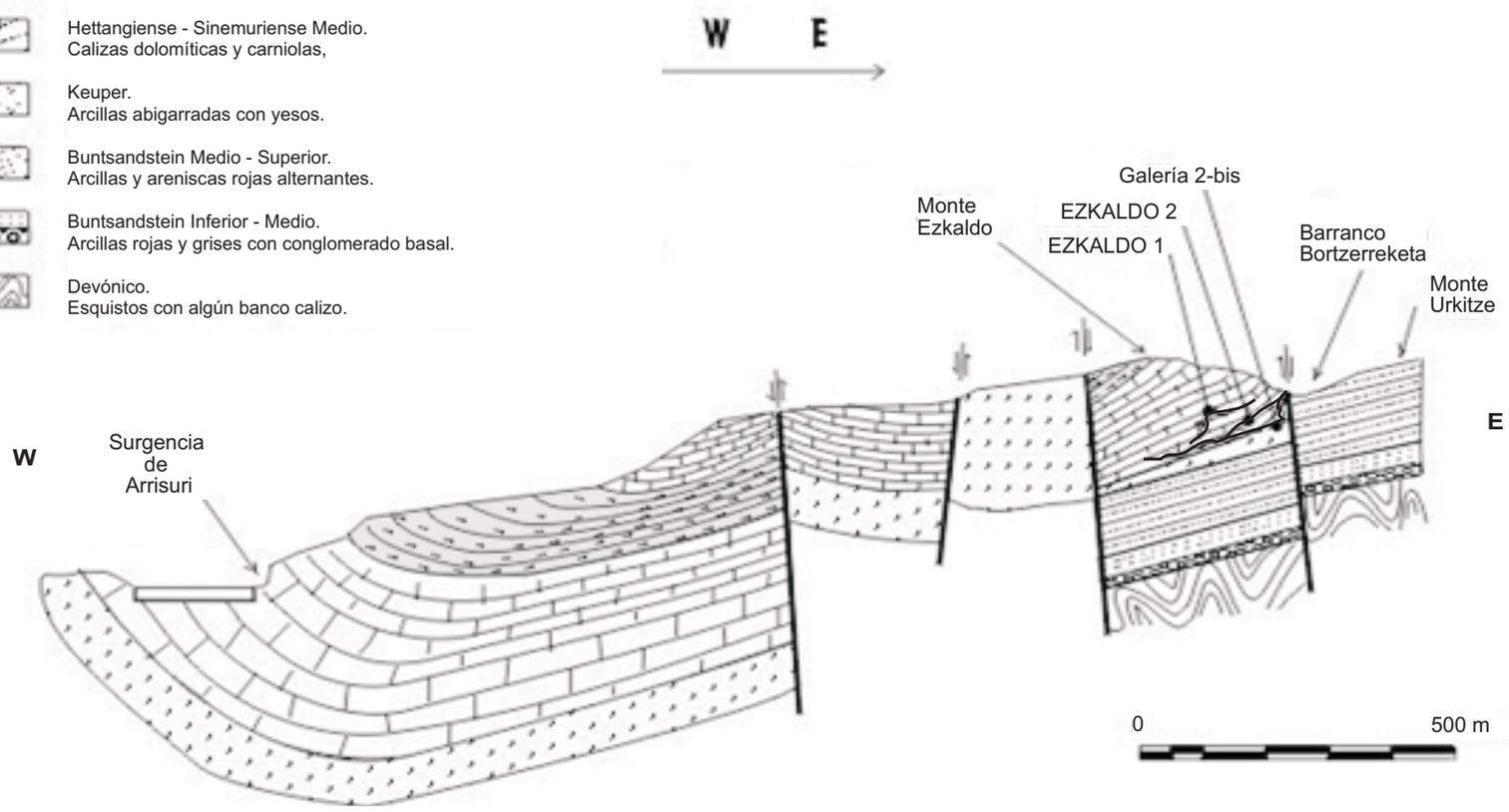
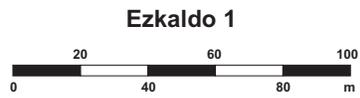
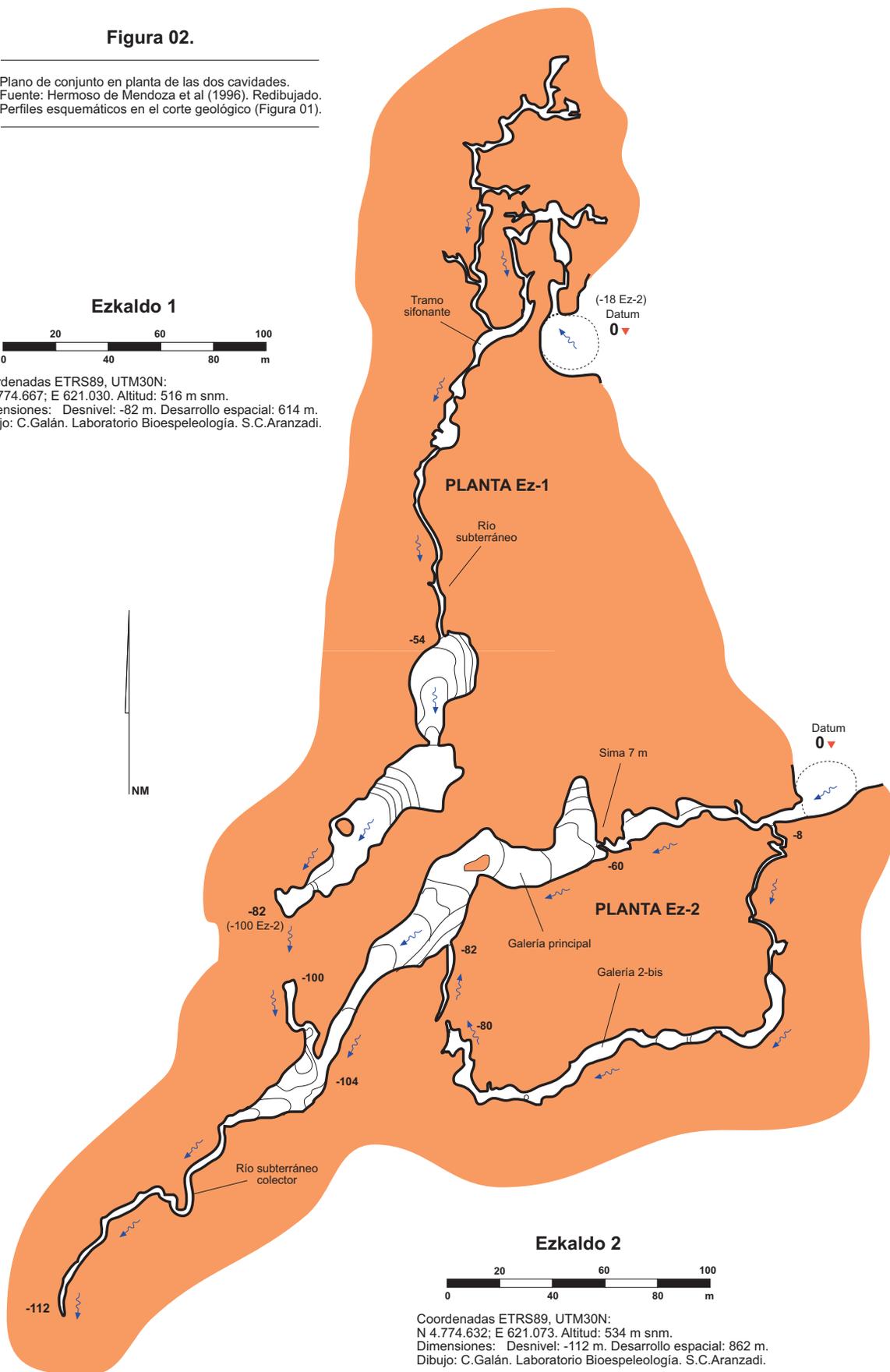


Figura 02.

Plano de conjunto en planta de las dos cavidades.
Fuente: Hermoso de Mendoza et al (1996). Redibujado.
Perfiles esquemáticos en el corte geológico (Figura 01).



Coordenadas ETRS89, UTM30N:
N 4.774.667; E 621.030. Altitud: 516 m snm.
Dimensiones: Desnivel: -82 m. Desarrollo espacial: 614 m.
Dibujo: C.Galán. Laboratorio Bioespeleología. S.C.Aranzadi.



Coordenadas ETRS89, UTM30N:
N 4.774.632; E 621.073. Altitud: 534 m snm.
Dimensiones: Desnivel: -112 m. Desarrollo espacial: 862 m.
Dibujo: C.Galán. Laboratorio Bioespeleología. S.C.Aranzadi.



Figura 03. Boca de acceso de la cueva Ezkaldo 2, abierta en el fondo de una profunda dolina-sumidero.



Figura 04. Inicio de la galería principal de Ez-2, con suelo de bloques y recorrido por un pequeño curso de agua.



Figura 05. La galería principal de Ez-2 desciende con fuerte pendiente y gana en amplitud.



Figura 06. Gatera en la cota -60 m de Ezkaldo 2., la cual conduce a una cornisa sobre una vertical de -7m.

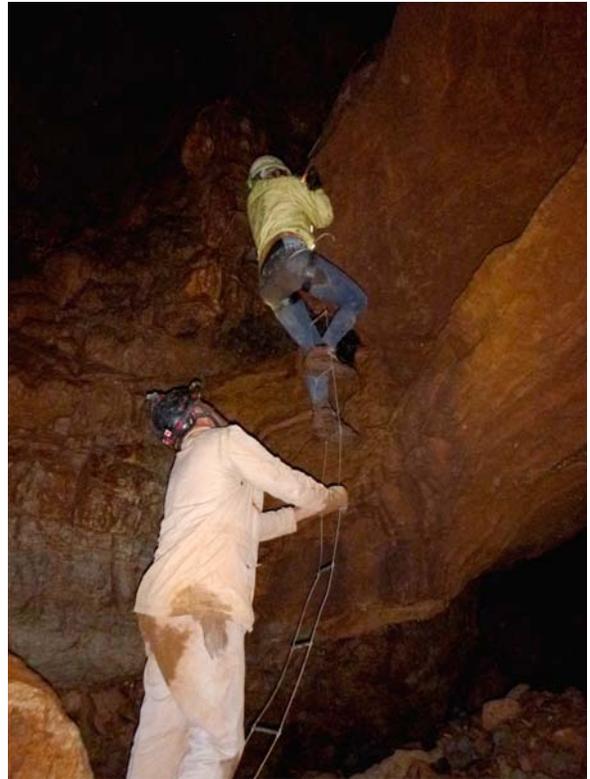
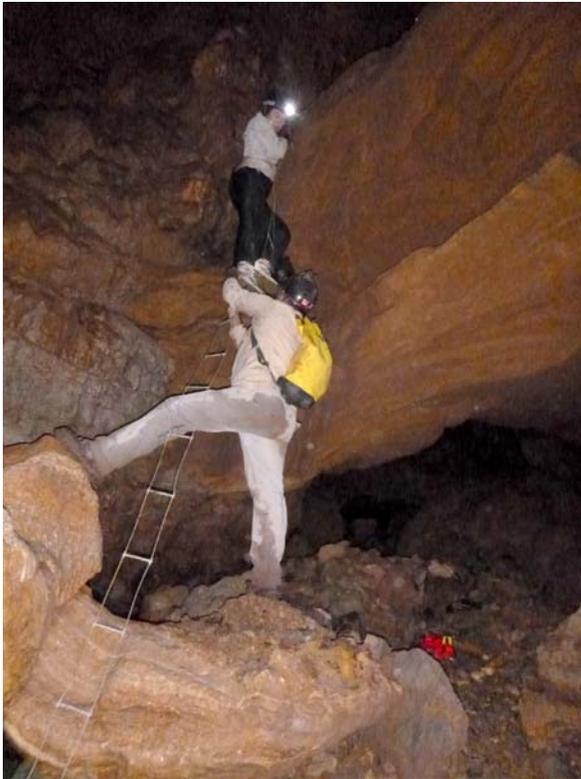


Figura 07. Vertical de -7 m de acceso a la zona profunda de Ez-2. Secuencia de descenso y ascenso con escalas.



Figura 08. Profusión de espeleotemas en la primera sala de Ez-2, con numerosas coladas estalagmíticas.

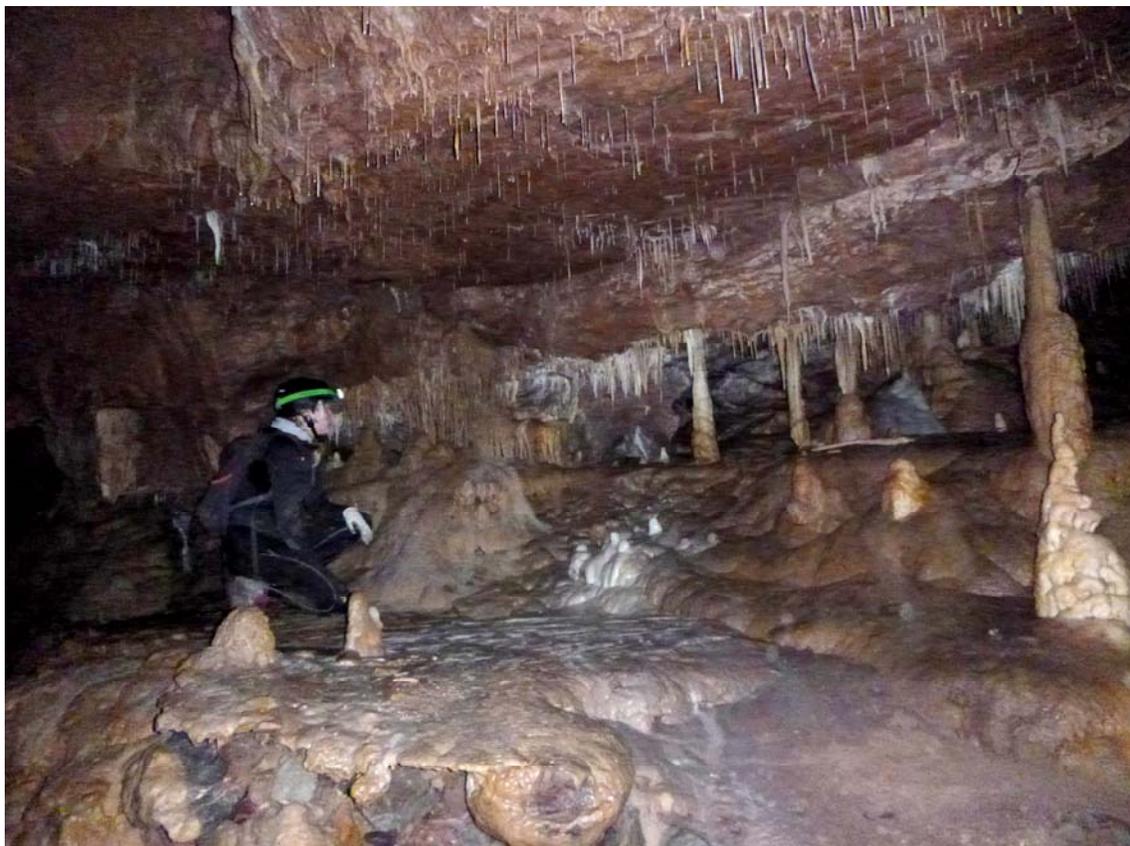


Figura 09. Puntos propicios para colocación de cebos en la zona profunda, con espeleotemas y sedimentos.



Figura 10. Contacto de las calizas dolomíticas con las arcillas yesíferas del Keuper y detalle de sus colores.



Figura 11. Coladas y espeleotemas sobre rellenos detríticos en la zona profunda de Ez-2.



Figura 12. Colectando fauna cavernícola en distintas estaciones de muestreo con cebos atrayentes.



Figura 13. Coladas estalagmíticas de calcita con diversidad de colores en la segunda gran sala de Ez-2.



Figura 14. Diversos aspectos del río subterráneo de Ez-2 en un tramo doble, con otra galería fósil superpuesta.

La morfología y trazado de las galerías de Ez-1 y Ez-2 sugieren una evolución remontante. Las cavidades se han formado por la captura de las aguas del manantial de Bortzerreketa (actualmente derivado en su mayor parte por una toma) al alcanzar el contacto con las calizas dolomíticas. La cueva Ez-1 debió de ser el primer punto de sumidero, que progresivamente se desplazó hacia la cabecera del barranco, ingresando luego por la galería principal de Ez-2 y actualmente también por la galería 2-bis, en una especie de by-pass progresivo, que deja parcialmente inactivos los conductos más antiguos. A ello se suma en menor cuantía las filtraciones locales sobre la caliza. La cueva Ez-1 se desarrolla más marcadamente sobre el paquete calizo, mientras que Ez-2 lo hace en mayor medida en el contacto con las arcillas yesíferas infrayacentes del Keuper, cuyo contacto es observable en distintos puntos de las cavidades.

Dado que las galerías forman una red casi continua, nosotros elegimos para muestrear con cebos atrayentes (lo que requiere vistas sucesivas para revisar los cebos y coleccionar) las zonas de menor dificultad de acceso, colocando siete estaciones de muestreo (4 en la zona profunda de la mitad inferior de Ez-2, que contiene la galería colectora; 1 en la mitad superior de Ez-2; y 2 en un nivel fósil de la mitad superior de Ez-1), además de las prospecciones efectuadas directamente durante las exploraciones del conjunto. Las descripciones antes presentadas (necesarias para enmarcar las prospecciones biológicas) se basan en los datos publicados (Hermoso de Mendoza et al, 1994, 1996), a las que sumamos observaciones propias.

BIOESPELEOLOGÍA

Las dos cavidades son sumideros activos de pequeños caudales, de régimen permanente, aunque muy disminuido en la actualidad por la captación de la mayor parte del caudal de la surgencia de Bortzerreketa. Las aguas que ingresan, al disolver la caliza, enseguida alcanzan un pH de 7,4 con un contenido en bicarbonatos del orden de 150 mg/l. La temperatura del agua en el río, en la zona profunda, osciló durante nuestras visitas en primavera y verano entre 8,5 y 10°C. La temperatura del aire varió en igual período entre 10 y 11°C, con una humedad de saturación. En los cursos de los ríos subterráneos se observan numerosos cantos rodados, gravas, arenas y arcillas alóctonas, procedentes de las areniscas y arcillas del monte Uzkitze, así como rellenos y paredes de arcillas yesíferas multicolores del contacto con materiales del Keuper. En el tramo sifonante de Ez-1 y en distintos puntos del río de Ez-2 se encuentran restos orgánicos vegetales (de hojarasca y madera), así como semillas (algunas de ellas germinadas en oscuridad, que generan pequeñas plántulas) y crecimientos de micelios de hongos, que también proliferan formando mohos blancos sobre los cebos de queso aromático. Resulta llamativa la ocurrencia de gotitas amarillas sobre algunos mohos, posiblemente conteniendo subproductos del metabolismo de los hongos. En zona oscura, pero próxima a las bocas de acceso, se observan áreas con gotas de agua de condensación sobre material alterado blanco de tipo moonmilk, muy probablemente asociado a tapices bacteriales. Ello sugiere que además de los ingresos de materia orgánica aportados por las aguas de infiltración, existen componentes orgánicos de la trama trófica generados por el crecimiento de bacterias y hongos. Estos recursos pueden ser utilizados por la fauna troglófila y troglobia de hábitos micrófagos, tanto acuática como terrestre.

Fauna cavernícola terrestre.

En el ecosistema de las cuevas de Ezkaldoko hemos encontrado 30 especies distintas. La fauna troglóxena (que no completa todo su ciclo vital en la cueva) incluye 7 especies: 4 de dípteros (en 4 familias distintas: Sciaridae, Mycetophilidae, Phoridae y Culicidae), el lepidóptero *Triphosa dubitata* (Geometridae), el caracol *Goniodiscus rotundatus* (Discidae) y un vertebrado, el quiróptero *Rhinolophus hipposideros* (Rhinolophidae), observado este último en la mitad superior de Ez-2 y en el tramo inicial de la galería 2-bis. Todas estas especies son de amplia distribución, estando presentes en muchas otras cavidades del País Vasco y Norte de Navarra. Adicionalmente llamó nuestra atención la existencia de numerosos pequeños acúmulos de guano antiguo en la zona profunda de Ez-2, donde no observamos quirópteros vivos ni guano reciente, por lo que pensamos que anteriormente ingresaban quirópteros a través de otros conductos o galerías, a nivel de la bóveda (dado lo exiguo de la gatera previa a la sima de 7 m, de acceso al sector más profundo), hoy tal vez obstruidos estos pasos por espeleotemas o sedimentos.

La fauna terrestre está representada en la cavidad por 23 taxa: los 7 troglóxenos antes citados, 10 troglófilos y 6 troglobios (Ver Tabla 1). Cabe comentar que algunas especies de moluscos y opiliones, que en otras cuevas se comportan como troglóxenos habitantes de la zona de entrada, en estas completan su ciclo vital en zona oscura (donde disponen de un considerable ingreso de materia orgánica de origen vegetal y troglóxenos que les sirven de alimento), debiendo considerárseles troglófilos facultativos. Es el caso de otras dos especies de caracoles terrestres y del opilión *Gyas titanus* (Sclerosomatidae), como veremos a continuación.

Destaca en primer lugar la representación de moluscos terrestres, con una especie troglóxena (*G. rotundatus*) y dos especies troglófilas: *Oxychillus arcasianus* (Zonitidae) y *Clausilia bidentata pyrenaica* (Clausiliidae). Los caracoles *Oxychillus* se alimentan de restos vegetales y animales muy diversos, pero con sesgos carnívoros, predando sobre lepidópteros vivos y otros artrópodos de la asociación parietal. Para ello las formas cavernícolas poseen adaptaciones especiales en su estómago y hepatopáncreas, como niveles de quitinasa más altos que los de formas epigeas relacionadas. *O. arcasianus* pertenece a este grupo y ha sido hallado previamente en cavidades de Gipuzkoa, donde también se encuentran otras especies troglófilas del mismo género.

Clausilia bidentata pyrenaica es una especie fitófaga-detritívora, con menos adaptaciones a la vida hipógea que los *Oxychillus*, y se la puede encontrar entre la hojarasca húmeda, bajo piedras, grietas de lapiaz y cuevas húmedas con abundantes restos vegetales, donde puede reproducirse y completar su ciclo de vida en zona oscura, como ocurre en este caso. Posee una amplia distribución habiéndose colectado previamente en cuevas de Gipuzkoa, N de Navarra y zona Nor-pirenaica. Tanto esta especie como el caracol troglógeno *Goniodiscus rotundatus* han sido encontrados previamente en Navarra, en situación similar, en las cuevas de Lanz (cuenca del río Ulzama), a unos 15 km al Sur del afloramiento de Ezkaldo.

Los opiliones están representados por tres especies troglófilas: *Peltonychia clavigera* (Travuniidae), *Ischyropsalis superba* (Ischyropsalididae) y *Gyas titanus* (Sclerosomatidae). El género *Peltonychia* de la familia Travuniidae pertenece al suborden Laniatores, el cual contiene algunos de los opiliones cavernícolas más modificados para la vida hipógea. El grupo contiene formas tropicales o subtropicales que habitan en selvas húmedas. Las especies europeas tienen su origen en una antigua fauna cálida que poblaba el continente a comienzos del Terciario. *P.clavigera* es un troglófilo de talla diminuta (2 mm), oculado, y que conserva una leve pigmentación amarillenta. Fue encontrado por primera vez en la Cueva de Betharram (Pau, Francia) y hallada posteriormente en cuevas y enclaves húmedos de toda la región vasco-cantábrica. En Gipuzkoa ha sido hallada también en el MSS (Galán, 2008).

Las otras dos especies pertenecen al antiguo suborden Palpatores, hoy separado en dos subórdenes: Dyspnoi y Eupnoi (Barrientos et al, 2004), al primero de los cuales pertenece la familia Ischyropsalididae, mientras que la familia Sclerosomatidae queda incluida en Eupnoi.

El género *Ischyropsalis* contiene especies troglófilas y troglobias, de origen muscícola, que poseen quelíceros robustos y enormemente desarrollados y conservan una pigmentación negra. *Ischyropsalis hellwigi* Panzer fue dividida en dos subespecies diferenciadas: *I.h.hellwigi*, de Europa central, e *I.h.lucantei*, restringida a la región vasca, desde la región pirenaica vasco-francesa, a través del N de Navarra, Aralar (también Urbasa y Etxauri), y W de Bizkaia. Es una forma troglófila, hallada también en biotopos epigeos no-kársticos, siendo muy frecuente en el N de Navarra y en el País Vasco francés (Prieto, 1990, 2007).

El opilión *Gyas titanus*, muy común en las bocas de muchas cuevas en la región vasca-navarra, y considerado troglógeno, se encuentra en ocasiones completando su ciclo de vida en zona oscura, como recientemente constatamos en una cavidad de Urbasa (Galán & Nieto, 2018) y en el presente caso en Ez-2, por lo que puede ser considerado un troglófilo facultativo. Es una especie de talla grande (7 mm) y patas largas (hasta 85 mm). Las tres especies citadas de opiliones se alimentan tanto de detritos vegetales como de pequeños animales muertos.

Los araneidos están representados por dos especies troglófilas, *Troglohyphantes furcifer* (Linyphiidae) y *Meta menardi* (Tetragnathidae), ambas de amplia distribución en la región Pirenaica, País Vasco y Cantabria. *M.menardi* es más frecuente en la zona próxima a las bocas de Ez-2 y Ez-1, mientras que *T.furcifer* alcanza la zona media en ambas cavidades, hasta la cota -60 m. Las dos especies son activos predadores de otros artrópodos.

Los isópodos terrestres están representados por la forma troglobia *Escualdoniscus coiffatti*, de la familia Trichoniscidae. *Escualdoniscus* es un género muy aislado, que no se acerca a ningún otro género conocido, y es exclusivo del País Vasco. Representa los restos de una antigua fauna edáfica, de tipo cálido, muy higrofílica, que colonizó el medio hipógeo al comienzo de las glaciaciones (fines del Terciario). El género, con caracteres sexuales primitivos, posee sólo dos especies, cuya distribución enlaza con la de los *Scotoniscus* del Pirineo-País Vasco, ya que éstos no sobrepasan hacia el W el macizo de Arbailes. *E.triocellatus* es una forma troglófila endógea del País Vasco francés, mientras que *E.coiffatti* es una forma troglobia, estrictamente cavernícola, de 5-6 mm de talla, totalmente depigmentada y anoftalma. Descrita de la Grotte de Sare (Labourd) se la encuentra también en las cuevas de Aitzbitarte (Gipuzkoa) y ahora en Ezkaldo, constituyendo este hallazgo su tercera localidad conocida. La especie, de hábitos detritívoros, está presente en bajo número en la zona profunda de Ez-2 donde se la encuentra sobre suelos arcillosos y estalagmíticos con detritos leñosos (madera muerta).

Los diplópodos están representados por una especie troglófila de Glomeridae y por la especie troglobia *Typhloblaniulus troglodytes* (Blaniulidae). La especie troglófila de Glomeridae es oculada y pigmentada, de 5 mm de talla y se enrolla como una bolita. Es rara en la cavidad Ez-2 y taxonómicamente es una forma afín a *Loboglomeris rugifera* Verhoeff, previamente hallada en Aitzbeltz (Izarraitz, Gipuzkoa) y Desamalkor (Sierra de Aralar). De hábitos endógeos o lapidícola, en Ez-2 la encontramos sobre paredes de roca desnuda, en la zona de la gatera de la cota -60 m, donde se acumulan rellenos detritícos con materia orgánica.

El género *Typhloblaniulus*, de antiguo origen Terciario, domina por su abundancia entre los diplópodos de los karsts pirenaicos. *T.troglodytes* es una forma troglobia descrita de cuevas del País Vasco francés y ha sido encontrada posteriormente en una cueva de la región de Orbaiceta (Navarra) (Mauriés, 1974; Galán, 1993). Alcanza 18 mm de talla y habita en toda la cavidad. De hábitos detritívoros, acude con prontitud a los cebos, donde resulta fácil de ver tanto adultos como juveniles.

Los quilópodos están representados por la especie troglobia *Lithobius crypticola* Ribaut (Lithobiidae). Alcanza 16 mm de talla y posee ocelos reducidos y leve pigmentación rojiza. Se le considera un troglobio poco modificado. La forma nominal habita en cuevas en el País Vasco francés y ahora ha sido hallada en el N de Navarra. En Gipuzkoa y resto del País Vasco es sustituida por una subespecie levemente diferente (*L.c.alavicus* Matic). Como otras especies del mismo género *L.crypticola* es un activo predador que se oculta bajo piedras y entre éstas y sedimentos del suelo, en la proximidad de materia orgánica en el interior de las galerías, puntos estos que actúan como centros de atracción de fauna. En Ez-2 la encontramos en torno a los cebos, desde la zona profunda hasta cerca de la boca, ya que también preda sobre artrópodos troglógenos.

Tabla 1. Lista de las especies cavernícolas terrestres identificadas, con indicación de su categoría ecológica.

Grupo	Familia	Especie	Categoría ecológica
Mollusca	Zonitidae	<i>Oxychillus arcasianus</i> (Servain).	Troglófilo
Mollusca	Clausiliidae	<i>Clausilia bidentata pyrenaica</i> (Charpentier).	Troglófilo
Mollusca	Discidae	<i>Goniodiscus rotundatus</i> Müller.	Trglóxeno
Opiliones	Travuniidae	<i>Peltonychia clavigera</i> Simon.	Troglófilo
Opiliones	Ischyropsalididae	<i>Ischyropsalis hellwigi</i> Panzer	Troglófilo
Opiliones	Sclerosomatidae	<i>Gyas titanus</i> Simon	Troglófilo
Araneida	Linyphiidae	<i>Troglohyphantes furcifer</i> Simon	Troglófilo
Araneida	Tetragnathidae	<i>Meta menardi</i> Latreille	Troglófilo
Isopoda	Trichoniscidae	<i>Escualdoniscus coiffatti</i> Vandel	Troglobio
Diplopoda	Blaniulidae	<i>Typhloblaniulus troglodytes</i> (Brölemann)	Troglobio
Diplopoda	Glomeridae	<i>Loboglomeris rugifera</i> Verhoeff	Troglófilo
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius crypticola</i> Ribaut	Troglobio
Collembola	Entomobryidae	<i>Pseudosinella</i> sp.	Troglobio
Collembola	Onychiuridae	<i>Tullbergia krausbaueri</i> (Borner).	Troglófilo
Collembola	Hypogastruridae	<i>Protachorutes pyreneus</i> Cassagnau	Troglófilo
Diptera	Sciaridae & Mycetophilidae.	2 spp	Trglóxenos
Diptera	Phoridae & Culicidae	2 spp	Trglóxenos
Lepidoptera	Geometridae	<i>Triphosa dubitata</i> (Linnaeus)	Trglóxeno
Coleoptera	Carabidae Trechinae	<i>Trechus baztanensis</i> Dupre	Troglobio
Coleoptera	Leiodidae Leptodirinae	<i>Euryspeonomus berueti</i> Dupre	Troglobio
Mammalia. Chiroptera	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein)	Trglóxeno

Los colémbolos están representados por 2 especies troglófilas: *Tullbergia krausbaueri* (Onychiuridae) y *Protachorutes pyreneus* (Hypogastruridae), ambas distribuidas en karsts de Gipuzkoa y N de Navarra (especialmente en la Sierra de Aralar), donde también han sido halladas en biotopos epígeos en el medio edáfico. Ambas son ciegas y depigmentadas, de hábitos micrófagos-omnívoros. En los cebos en la zona profunda de Ez-2 encontramos una tercera especie troglobia de colémbolo, de mayor talla y con furca muy desarrollada, adscribible al género *Pseudosinella* (de la familia Entomobryidae). *T.krausbaueri* y *Pseudosinella* sp. son abundantes en los cebos, mientras que *P.pyreneus* fue encontrada en bajo número en los cebos más cercanos a las bocas. En conjunto estos colémbolos, junto a coleópteros Leptodirinae, están en la base de la red trófica de la cueva, y sirven de alimento a las formas carnívoras que predan sobre ellos.

En el ecosistema de las cuevas de Ezkaldo hemos encontrado cuatro especies distintas de dípteros troglóxenos (en las familias Sciaridae, Mycetophilidae, Phoridae y Culicidae), y el lepidóptero *Triphosa dubitata* (Geometridae). Estos grupos comprenden formas que pasan una fase de su ciclo de vida en las cuevas como requerimiento metabólico de letargo invernal, estival o pausa reproductiva, y otras formas saprófagas y micófagas que acuden a los restos orgánicos y micelios de hongos para alimentarse, especialmente los dípteros Sciaridae y Mycetophilidae. Las larvas de algunas especies de Mycetophilidae (= Fungivoridae) pueden tejer telas sencillas para capturar ácaros, colémbolos y organismos diminutos de las películas de agua que deslizan sobre las paredes, e igualmente pueden alimentarse de micelios de hongos, protozoos y bacterias.

Los coleópteros están representados por dos especies troglobias: *Trechus baztanensis* (Trechinae) y *Euryspeonomus berueti* (Leptodirinae, antes Bathysciinae). *T.baztanensis* pertenece al grupo de los *Trechus* de tipo anoftálmico (depigmentado y con ojos reducidos, pero no afenopsoide), diferenciado a partir de formas hemiedáficas y subendógeas en épocas pre-glaciares (Dupré, 1991a; Galán, 1993). De hábitos carnívoros, se alimenta preferentemente de colémbolos, ácaros y dípteros, refugiándose en madrigueras en materiales arcillosos bajo rocas o rellenos estalagmíticos, desde las cuales explora y acude a los cebos. La especie alcanza 6 mm de talla y es áptera, de ojos muy reducidos y color rojizo depigmentado. *T.baztanensis* es una especie troglobia, próxima a *T.navaricus*, sólo conocida de una cavidad de la región del Baztán (y ahora de Ezkaldo): la sima de Belaún, localizada a 3 km al E de Ezkaldo, a 750 m snm, en una ladera sobre el flanco N de las peñas de Alba y de Argibel. Esta sima, de -120 m, es interesante por estar localizada en un hayedo denso con rellenos cuaternarios (de arcillas, arenas y bloques) que descansan sobre calizas dolomíticas y areniscas del Devónico (Paleozoico), en las cuales se desarrolla la cavidad. Cabe decir que en los terrenos Paleozoicos de cuarcitas y areniscas del macizo de Aldudes están incluidos también diversos afloramientos de calizas Paleozoicas y, en la periferia, de calizas Jurásicas, como las de Ezkaldo.

En ambos casos la especie se encuentra en situación similar, en cavidades de alta humedad, con aportes hídricos e ingreso de abundante materia orgánica procedente del bosque superior. Como luego será discutido, la complejidad geológica y tectónica de la región, con multitud de afloramientos aislados de caliza y medios transicionales, facilitó los desplazamientos de fauna (pasados y actuales) y la diferenciación de especies troglobias en distintas épocas, procedentes de linajes ancestrales de tipo tropical o subtropical, que se fueron diferenciando a finales del Terciario y/o entre etapas glaciares a lo largo del Pleistoceno.

El coleóptero *E.beruetti* (Dupré, 1991b) pertenece a la Sección *Speonomus*, muy diversificada y de amplia distribución pirenaica a nivel de grupo, pero con distribuciones restringidas a nivel genérico y subgenérico y numerosas especies endémicas. *Euryspeonomus* pertenece a un tipo morfológico bathyscioide, de cuerpo ovoide y apéndices cortos, que se considera corresponde a endógeos y cavernícolas poco especializados, pero depigmentados, anoftalmos y ápteros. La especie fue descrita de la cueva de Igunsoro 1, en Donamaria, cuenca del Bidasoa (Dupré, 1991b), desarrollada en un pequeño afloramiento de caliza arrecifal de edad Aptiense (Cretácico temprano), situado a 11 km al W de Ezkaldo. Estas son las únicas localidades conocidas y las situadas más al Norte para especies del género *Euryspeonomus*, el cual posee otras especies en Aralar y Gipuzkoa. La especie alcanza 3 mm de talla y es muy próxima a *E.breuili*, de Aralar. De hábitos alimentarios detritívoros-saprófagos, resultó muy abundante en los cebos.

El origen de estos Leptodirinae troglobios supone una amplia diversificación del grupo durante el Terciario, seguida de una pulverización específica en diferentes regiones kársticas (Vandel, 1965; Ginet & Juberthie, 1988). Durante el fin del Terciario y el Pleistoceno los Leptodirinae deben haber sido diezmadados en las zonas glaciadas y de tundra (Bellés, 1986). La región vasca (incluyendo el N de Navarra y la zona Nor-pirenaica vasco-francesa) debe haber constituido entonces un centro de diversificación independiente; la distribución actual de las numerosas especies endémicas en este grupo así lo indica (Galán, 1993, 2005, 2006).

Fauna cavernícola acuática.

Los muestreos de fauna acuática fueron efectuados en gours, charcas y pozas de remanso del río subterráneo colector, en la zona profunda. El material filtrado y muestras de agua y sedimentos fueron estudiados en laboratorio hasta 800 aumentos, encontrando un total de 7 especies: 2 troglófilas y 5 troglobias (Ver Tabla 2). Algunas de ellas, de talla diminuta, no eran observables a simple vista en campo, y aparecieron al remover gravas y gránulos carbonatados contenidos en las muestras.

El molusco prosobranquio *Bythinella brevis* (de la familia Hydrobiidae) posee una amplia distribución pirenaica, encontrándose en biotopos epigeos, como manantiales con musgos, y en cuevas en zonas de hayedo, donde puede mantener poblaciones permanentes si el alimento es abundante, por lo que se le considera troglófilo (= stygófilo). La familia posee representantes troglobios e intersticiales en otras regiones de Europa. La especie *B.brevis* alcanza 1,5 mm de talla y es fitófago y consumidor de plankton y films orgánicos sobre algas y rocas de los cauces. Su presencia en el río subterráneo de Ezkaldo 2 se atribuye a arrastre junto a materiales orgánicos del bosque superior. En la región la especie ha sido hallada previamente en cuevas de Gipuzkoa, en riachuelos epigeos en Aizkorri, y en el curso superior del río Arga (Navarra), entre otras localidades.

Los ostrácodos constituyen una subclase de crustáceos diminutos, provistos de un caparazón bivalvo. En su gran mayoría son freatobios, siendo relativamente raros en cuevas. Su alimentación es fundamentalmente micrófaga. *Candona vasconica* (Cypridae) es una especie con ojos reducidos, valvas transparentes y 0,9 mm de talla. Ha sido hallada previamente en algunas cavidades de Aralar y Ernio (Gipuzkoa), pero también en manantiales epigeos y charcas próximas con agua circulante. Es una forma omnívora que consume algas, bacterias, diatomeas y detritos orgánicos; con frecuencia roe hojas muertas hasta dejar el esqueleto.

Tabla 2. Lista de las especies cavernícolas acuáticas, con indicación de su categoría ecológica.

Grupo	Familia	Especie	Cat. ecológica
Mollusca Prosobranchia	Hydrobiidae	<i>Bythinella brevis</i> Draparnaud	Stygófilo
Ostracoda	Cypridae	<i>Candona vasconica</i> (Margalef)	Stygófilo
Copepoda Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Speocyclops sebastianus</i> Kiefer	Stygobio
Copepoda Harpacticoida	Parastenocaridae	<i>Parastenocaris stammeri</i> Chappuis	Stygobio
Isopoda	Asellidae	<i>Proasellus spelaeus</i> Racovitza	Stygobio
Isopoda	Microparasellidae	<i>Angeliaria phreaticola</i> Chappuis & Delamare-Deboutville	Stygobio
Amphipoda	Hadziidae	<i>Pseudoniphargus incantatus</i> Notenboom	Stygobio

Los copépodos son crustáceos diminutos y probablemente el grupo zoológico más abundante en el planeta en el zooplancton. El 90% son marinos y los restantes de agua dulce. Se alimentan de grandes cantidades de diatomeas y de otros organismos del micro y nanoplancton. Los copépodos hipógeos pertenecen a dos órdenes dulceacuícolas (Cyclopoida y Harpacticoida), ambos con representantes stygobios (= troglobios acuáticos) en las cuevas de Ezkaldo: *Speocyclops sebastianus* (Cyclopoida: Cyclopidae) y *Parastenocaris stammeri* (Harpacticoida: Parastenocaridae).



Figura 15. Diversos aspectos de la galería principal de Ez-2 en su zona profunda, con el cauce del río colector y cornisas con diversidad de espeleotemas en sus orillas, biotopos frecuentados por la fauna troglobia.



Figura 16. Galería afluyente de donde procede el caudal de Ez-1 y colector de Ez-2 en la zona de la cota -100 m. Detalle del cauce, con rellenos de arcilla, gravas y cantos poco rodados, de distintas litologías.

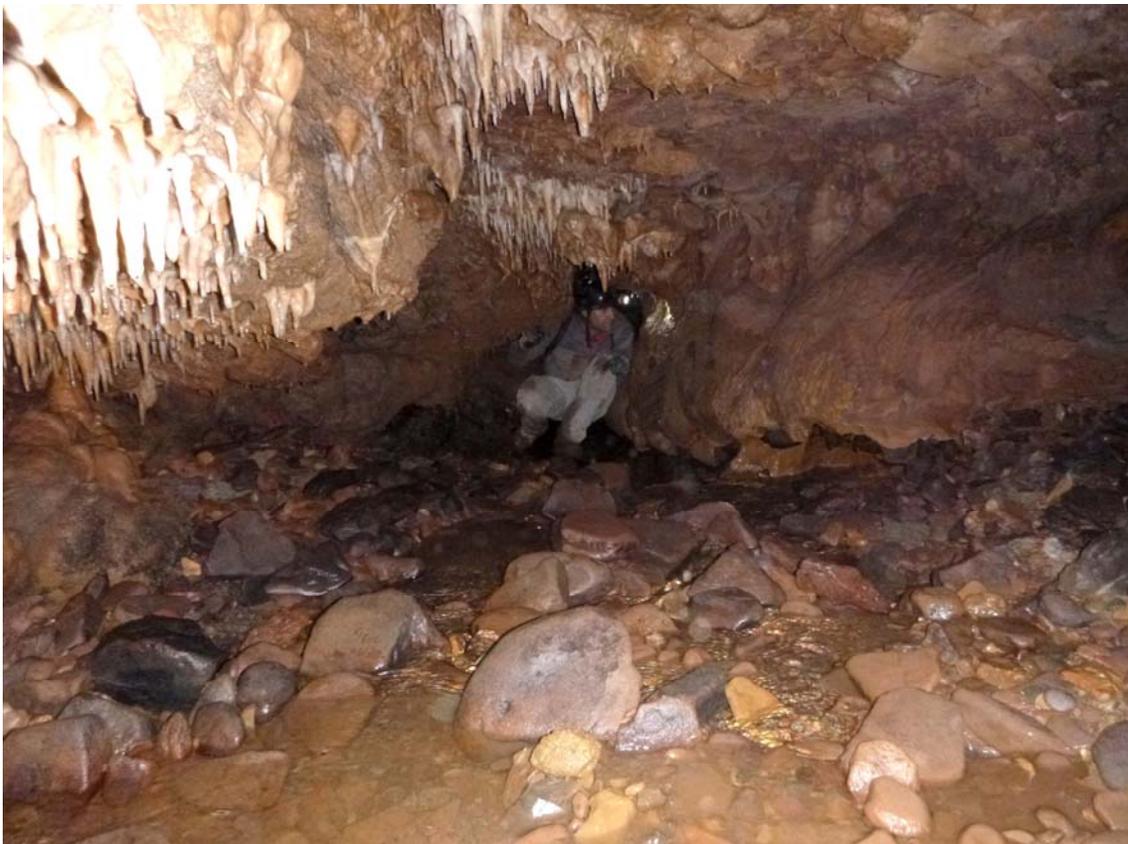


Figura 17. Tramos de techo bajo en la zona terminal de Ez-2 (cota -112 m), con caudal de estiaje.



Figura 18. Repisas con espeleotemas y coladas con gours. En muestras del material granular carbonatado del fondo de los gours (y en otros sedimentos del cauce del río) encontramos diversas especies de fauna acuática stygobia.



Figura 19. Prospecciones faunísticas directas en zonas con diversidad de espeleotemas.

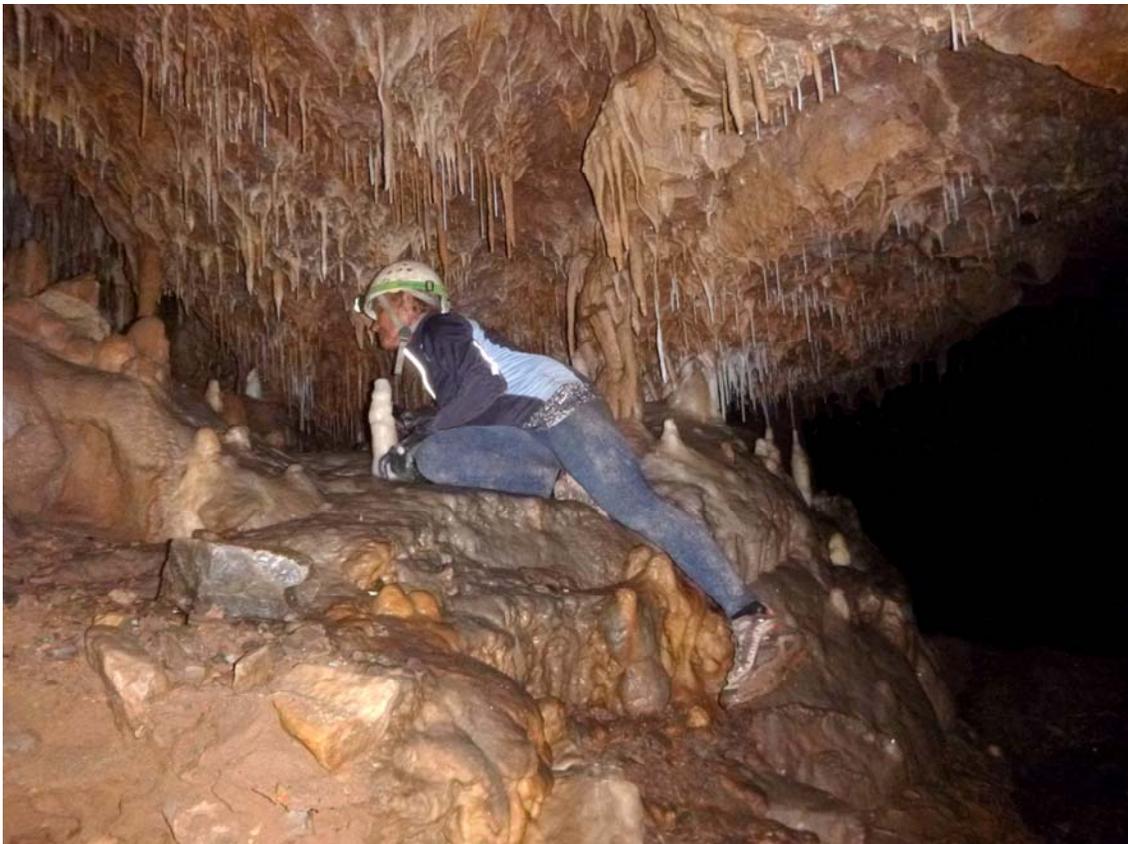


Figura 20. Laterales colgados y repisas con espeleotemas en la zona profunda.



Figura 21. Coladas estalagmíticas con gours escalonados, recorridas temporalmente por películas de agua, que aportan materiales orgánicos a estos biotopos, frecuentados por troglobios y stygobios.



Figura 22. La gatera de la cota -60 m es un paso que puede sifonar en caso de crecida (arriba). Superficies con gotas de condensación y tapices bacteriales sobre material alterado tipo moonmilk en la galería 2-bis de Ez-2 (debajo).



Figura 23. Cueva Ezkaldo 1. Zona de penumbra en el fondo de la dolina-sumidero y espeleotemas en el primer nivel fósil de la cavidad, con un circuito de pequeñas galerías superpuestas.



Figura 24. Primer nivel fósil de Ez-1, con diversas espeleotemas (arriba), y larga galería horizontal de techo bajo en la zona media (debajo), sector este que se inunda en caso de crecida. Se aprecian restos orgánicos sobre la bóveda, depositados durante las crecidas y épocas de aguas altas.



Figura 25. Micelios de hongos creciendo sobre depósitos orgánicos de crecida, con gotitas amarillas generadas como subproductos del metabolismo de los hongos. Cueva Ez-1.



Figura 26. Zona media del río subterráneo de Ez-1, con tramos de techo bajo y galerías en meandro.



Figura 27. Diversidad de espeleotemas en la zona profunda de Ez-1 (arriba) y galería activa en la mitad superior (debajo), con restos orgánicos vegetales (hojarasca y madera muerta) arrastrados por las aguas de infiltración.



Figura 28. Galería-sumidero en el inicio de la zona techada de Ez-1, con numerosas criptógamas y restos vegetales. Las cuevas de Ezkaldo, abiertas en el fondo de profundas dolinas reciben numerosos nutrientes aportados por las aguas de infiltración desde el bosque superior.

Speocyclops constituye un género estrictamente cavernícola, con modificaciones morfológicas y reducciones estructurales en los artejos de los apéndices; no nadan sino que se desplazan sobre el fondo de gours y charcos de agua con un tipo de locomoción similar a la de los harpacticoides. El género está representado por varias especies stygobias en el Sur de Francia y zona Norpirenaica. La especie *S.sebastianus* es una forma endémica del País Vasco, alcanza 0,5 mm de talla, y previamente sólo era conocida de Gipuzkoa (cuevas de Aitzbitarte). Las especies de este género derivan de una fauna tropical que poblaba Europa a inicios del Terciario, constituyendo especies relictas, que sobrevivieron al glaciario (Evans, 1971) al colonizar el medio hipógeo.

La familia Parastenocaridae (de los Harpacticoida) son copépodos de cuerpo alargado, menores de 0,5 mm o microscópicos, con numerosos representantes en las aguas intersticiales y subterráneas. Se mueven serpenteando, con ondulaciones del cuerpo y ayudados por las patas. Su cuerpo elongado los hace especialmente aptos para desplazarse por los intersticios entre granos de sedimentos, lo que sugiere un lejano origen a través del medio intersticial marino, pasando luego al intersticial de agua dulce y cuevas. La anoftalmia, depigmentación y reducciones estructurales son comunes tanto en las formas stygobias como intersticiales. De hábitos micrófagos, se alimentan de partículas muy pequeñas, con detritos y algas microscópicas. Las especies estrictamente cavernícolas de *Parastenocaris* se distribuyen por los Pirineos occidentales, País Vasco y Cantabria. *P.stammeri* es de cuerpo extremadamente alargado aunque sólo alcanza 0,3 mm de talla. La especie, hallada ahora en Ez-2, era conocida previamente de Gipuzkoa (cuevas de Aitzbitarte y Ernio) y Cantabria (cueva de Santa Isabel).

Los isópodos acuáticos están representados en Ezkaldio por dos especies stygobias de dos familias distintas (Asellidae y Microparasellidae) del suborden Asellota, las cuales contienen una gran variedad de especies cavernícolas e intersticiales en los karsts europeos, muchas de ellas de antiguo origen. La familia Asellidae está representada por la especie *Proasellus spelaeus*, forma stygobia (sin ojos ni pigmentos), de pequeña talla (5-6 mm) y hábitos cavernícolas-freáticos, encontrándose en cuevas, surgencias y en el medio intersticial, donde se alimenta de partículas orgánicas diminutas. Previamente a los trabajos de Henry & Magniez (2003 y Magniez (2003) se conocía la presencia de *Proasellus* del "grupo" *spelaeus* en diversas cavidades del País Vasco y N de Navarra, pero dichos autores discriminaron un conjunto de 7 especies estrechamente relacionadas (Galán, 2012). En Ezkaldio encontramos la especie nominal *Proasellus spelaeus* Racovitza, 1922, actualmente circunscrita a la cueva de Oxibar, S de Larrau, y Labourd. En la cuenca del Ugarana y en el bajo Bidasoa han sido hallados *Proasellus* aparentemente muy próximos o afines a *P.aquaecalidae* (subespecie de *P.spelaeus* -*P.s.aquaecalidae*- elevada luego al rango de especie, de la cueva de Eaux-Chaudes, en los Hautes-Pyrénées, y cueva de Villanúa, Huesca). Adicionalmente hay también dos especies muy próximas (*P.vandeli* y *P.chauvini*) del intersticial del País vasco francés. En todo caso vemos que *P.spelaeus*, hallada en Ezkaldio, difiere de otras especies del género halladas en Álava, Bizcaya, Gipuzkoa y Sierra de Aralar, y es una forma cavernícola-freática presente en localidades próximas de Labourd, en la zona Norpirenaica vasco-francesa.

La familia Microparasellidae está compuesta por formas predominantemente marinas. Antes era considerada una subfamilia dentro de los Parasellidae, grupo particularmente abundantes en las regiones profundas abisales; algunos de ellos colonizaron el medio intersticial litoral y las aguas dulces subterráneas. Los Microparasellidae son considerados en su conjunto un grupo relicto de gran antigüedad. Los primeros representantes stygobios fueron encontrados en los karsts de Yugoslavia y están estrechamente relacionados con formas marinas. Su morfología es de cuerpo extremadamente elongado, con una longitud próxima a 1 mm y se diámetro del cuerpo en torno a 80 micras. Son típicos habitantes del medio intersticial, depigmentados y anoftálmicos, se desplazan con facilidad entre los granos de arena. Las especies de Microparasellidae habitualmente son halladas en playas arenosas marinas o en aguas freáticas en los aluviones de valles próximos al mar, y ésta es sin duda la vía seguida para la colonización de las cavernas. Notenboom & Meijers (1985) reportaron la presencia de Microparasellidae no determinados de una surgencia en Yanci (Igantzi), cuenca baja del Bidasoa, a 15 km del litoral cantábrico. Los ejemplares de Microparasellidae hallados en Ezkaldio fueron obtenidos de una muestra de agua y sedimentos de gours, en la zona profunda, y pertenecen a la especie *Angeliella phreatica*, de muy amplia distribución en el medio intersticial de playas arenosas del litoral marino y en aguas kársticas. La especie posee un desarrollo embrionario largo y un desarrollo post-embrionario contraído, con una reducción extrema en el número de huevos: un sólo huevo por puesta es emitido (Delamare Debutteville, 1960; Coineau, 1971). También presenta simplificaciones en el aparato genital, tubo digestivo y alargamiento de las estructuras cerebrales, lo que se considera caracteres adaptativos para la vida hipógea intersticial.

Los anfípodos están representados por la especie stygobia *Pseudoniphargus incantatus* (de la familia Hadziidae). El grupo es exclusivamente stygobio y es agrupado en la superfamilia *Hadziioidea*, junto con las familias marinas *Melitidae* y *Carangoliopsidae*. Los *Hadziioidea* son un grupo polifilético, extensamente distribuido a través de las regiones tropicales y templadas del mundo. Los *Melitidae* comprenden muchas especies marinas bentónicas e intersticiales, a menudo microftálmicas. Los *Hadziidae* presentan caracteres troglomorfos y reducciones estructurales, y son hallados en cuevas, habitats freáticos costeros, cuevas anchialinas, y sedimentos macroporosos litorales marinos. El origen de los *Hadziidae* cavernícolas es directamente marino. Refuerza esta idea su gran afinidad con los *Melitidae* marinos y la completa ausencia de *Hadziioidea* en las aguas dulces superficiales. Algunos géneros de la familia tienen una distribución costera en aguas oligo o mixohalinas; otras, como *Pseudoniphargus*, han poblado las aguas subterráneas continentales (kársticas e intersticiales) en áreas que durante el pasado (Cretácico o Terciario temprano) estaban cubiertas por mares epicontinentales. Las especies stygobias de *Pseudoniphargus* tienen un alto grado de endemismo, con distribuciones restringidas y fuerte tendencia a limitarse a una cuenca hidrográfica.

El género *Pseudoniphargus* se distribuye en el norte de África, península ibérica, sur de Francia, Córcega, Dalmacia y Madeira. Anteriormente, todos los representantes cavernícolas eran referidos a una única especie: *Pseudoniphargus africanus* Chevreux. Los trabajos de Notenboom & Meijers (1985) y Notenboom (1986; 1987) han revisado la sistemática del complejo grupo *africanus*, lo han subdividido en todo un conjunto de nuevas especies, reconociendo para el norte de la península ibérica 14 especies, que se extienden desde Oviedo hasta Navarra. 7 de ellas están presentes en el País Vasco y 3 en Guipúzcoa. La mayoría de las especies del País Vasco son exclusivamente cavernícolas; las restantes pueden ser tanto cavernícolas como intersticiales y, en el caso de Asturias, predominantemente intersticiales y habitantes del hiporheico y napas parafluviales de ríos epigeos. Todas las especies son ciegas y depigmentadas, y presentan distribuciones restringidas. Las formas cavernícolas habitan preferentemente en gourrs y pequeños ríos subterráneos, sobre todo con fondo limo-arcilloso, probablemente debido a que estos sedimentos constituyen un medio orgánicamente enriquecido. Corren con bastante agilidad sobre el fondo, gracias a las patas de los pares tercero y cuarto. Aunque viven en aguas dulces, se ha demostrado experimentalmente que toleran cierto grado de salinidad. *Pseudoniphargus incantatus* sólo es conocida de cuevas y surgencias en Aitzbitarte (Gipuzkoa), Zugarramurdi, Urdax y Yanci (cuencas del Ugarana y del Bidasoa, Navarra), y ahora de Ezkaldo. Su talla es pequeña: 3,5 a 4 mm en los adultos de mayor tamaño. Su área de distribución se limita al karst de tres pequeñas cuencas hidrográficas contiguas y sugiere una colonización de las aguas subterráneas a partir del litoral marino Cantábrico, en el vértice del Golfo de Bizkaia.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El ecosistema de las cuevas de Ezkaldo contiene al menos 30 especies cavernícolas, 11 de ellas formas troglobias de alto interés. La representación faunística hallada presenta diversas peculiaridades, asociadas a la localización de las cuevas en una zona de altitud media, en la cabecera de un barranco boscoso (en la cuenca alta del Bidasoa), con grandes dolinas-sumideros, que aportan al sistema aguas procedentes de materiales menos permeables del Triásico y Paleozoico, además de la propia infiltración de las precipitaciones sobre las calizas Jurásicas.

La región es geológica y tectónicamente compleja, con múltiples afloramientos aislados de caliza (de distintas edades y litologías), situados en y en torno al macizo Paleozoico de Aldudes, el cual experimentó una larga evolución geológica, desde la orogenia Hercínica hasta la Pirenaica. La región forma parte del Arco Plegado Vasco (perteneciente a la placa tectónica Europea), prolongación de la Zona Norpirenaica francesa que se extiende sobre la plataforma continental del mar Cantábrico hasta el Banco Le Danois, a 50 km al NW de Bilbao. La región estuvo cubierta por mares epicontinentales durante el Mesozoico (con excepción de algunos momentos del Triás), a los que sigue la formación de un rift continental. Este rift y la subsidencia de la cuenca Aquitana son seguidas al final del Triás por extensión crustal asociada a volcanismo, extrusión de lavas, y deposición de evaporitas y lechos rojos. Un brazo de mar se extendió desde el proto-Atlántico, a través del Golfo de Bizkaia y la región que hoy constituye los Pirineos hasta el Mar de Tethys. La extrusión de ofitas en el rift del Golfo de Bizkaia corresponde al Triás final - Jurásico inicial, y fué probablemente inducida por los movimientos transcurrentes en el eje del rift.

El Jurásico se inicia con una gran transgresión que, con diversos episodios, mantendrá sumergida a la región durante el Jurásico y Cretácico. Diversos brazos de mar conectan el Tethys con el proto-Atlántico en expansión y sobre Europa se distribuyen una serie de islotes de configuración cambiante, pero con masas de tierra más o menos extensas al N y S del Golfo de Bizkaia. En estos mares epicontinentales se produce la deposición de la sedimentación marina Jurásica y Cretácica.

En el Cretácico tardío asciende notablemente el nivel del mar, el cual alcanza su máxima altura, y consecuentemente los continentes experimentan la más grande inundación conocida (al menos desde el Ordovícico, pero quizás de todo el Phanerozoico). Ha sido estimado que el mar Cretácico inundaba cerca del 40% de las áreas continentales, y sólo el 18% de la superficie del planeta era tierra, comparado con 28% hoy. El nivel del mar durante esta transgresión era probablemente 650 m más alto que en la actualidad (Hancock & Kauffman, 1979). Estas fluctuaciones del nivel marino son debidas principalmente a la alteración de los volúmenes de las dorsales oceánicas, especialmente durante los períodos de rápida expansión del suelo oceánico. Al final del período la sedimentación toma un carácter más arcilloso y se forman las potentes serie flyschoides del Cretácico tardío. En el fondo de la cuenca marina se produce un episodio de volcanismo que deposita lavas submarinas de naturaleza basáltica.

En términos paleogeográficos, los mayores cambios durante el Cenozoico implican el movimiento de los continentes hacia sus posiciones actuales, con importantes alteraciones en las cuencas oceánicas. El Mar de Tethys desaparece al progresar el movimiento de África e India hacia el norte. Y se construyen las grandes cadenas montañosas de los Andes, Himalayas, Alpes y Pirineos. El Paleoceno comienza con la emersión de los continentes y retirada de los mares, que alcanzan un nivel inusualmente bajo. No obstante, por unos pocos millones de años, el nivel del mar crece y durante el Danense algunas áreas marginales son inundadas. En nuestra región se produce una regresión mayor asociada a la orogénesis Eocena (fase Pirenaica). Aunque el inicio de la orogénesis pirenaica se remonta al Cretácico, durante el Eoceno medio - tardío tiene lugar una fase muy activa, que es seguida por ulteriores plegamientos durante el Oligoceno. Como resultado de la colisión continental y la subducción de la litosfera oceánica bajo el margen noribérico en el Golfo de Bizkaia, se produce en la región una extensa deformación de la cobertera sedimentaria. Esta fase compresiva levanta las montañas cantábricas y los montes submarinos del Golfo de Bizkaia, exponiendo las

turbiditas (facies flysch) del Cretácico final - Paleoceno. Al final del Senoniense se produce en los Pirineos un sistema de surcos que se rellenan en el Danense con calizas y flysch. Al progresar la colisión de Europa e Iberia durante el Eoceno medio, el sistema de surcos es reducido al cañón de Cap Breton. En la parte W de los Pirineos los sedimentos flysch son reemplazados por molasas. Para el Oligoceno temprano (35 millones de años AP) la entera región está ya emergida y se depositan evaporitas y lechos rojos en las cuencas Oligocenas del sur del País Vasco y del Ebro.

Paleogeográficamente la región que hoy constituye Gipuzkoa y el N de Navarra ha estado cubierta por las aguas, a excepción de algunos episodios del Triás, durante todo el Mesozoico. Eventualmente podrían haber existido algunas islas emergidas en las áreas ocupadas por los macizos de Cinco Villas, Aldudes y otros macizos Paleozoicos. Durante el Eoceno medio comienzan a producirse movimientos ascensionales importantes que culminarán, al final del periodo, con la emersión del territorio y la retirada de los mares. Se forma entonces la divisoria de aguas actual. La vertiente norte drena con facilidad hacia el mar Cantábrico y los ríos comienzan su trabajo erosivo, generando un relieve que evoluciona hacia la configuración actual de montañas y valles. La erosión normal excava diferencialmente el terreno. Las montañas calcáreas van a constituir relieves positivos prominentes y en ellos se produce denudación de superficie y karstificación. Una explicación más detallada de la historia de la región, en relación al karst, puede consultarse en Galán (1993).

Los cambios geológicos durante el Cuaternario sólo implicaron ligeros retoques del relieve existente, ejerciendo un papel medioambiental mayor la ocurrencia del glaciario. A partir de la emersión del territorio en el Eoceno, las calizas han ido siendo levantadas y plegadas (por la convergencia de placas y orogenia pirenaica) a la vez que van siendo erosionadas en sus partes altas y despojadas de terrenos suprayacentes. La progresiva karstificación excava nuevos vacíos y sistemas de drenaje, a niveles progresivamente más bajos, mientras los niveles altos son recortados y rebajados por la erosión de superficie, normal y glacial. Las especies cavernícolas, diferenciadas a lo largo de una larga evolución en el tiempo, pueden haber colonizado el medio hipógeo en distintas épocas, y con distintas configuraciones del terreno (Galán & Herrera, 1998; Galán, 2006). Cavernícolas antiguos pueden haber permanecido en el karst, acompañando el levantamiento pirenaico y el hundimiento del drenaje. Los climas durante la mayor parte del Terciario fueron tropicales a subtropicales en la región, con un enfriamiento durante el Mioceno y Plioceno del orden de 10°C, que hace que se alcancen temperaturas similares a las actuales en el Plioceno final. A ello siguen durante el Cuaternario la ocurrencia de al menos 17 ciclos glaciares, con temperaturas 8°C menores que las actuales, separados por interglaciares cálidos equivalentes al actual (Evans, 1971; Galán, 1993).

Muchos cavernícolas troglóbios proceden de linajes tropicales, que poblaron la región durante el Terciario. Son ejemplo de ello los isópodos terrestres *Escualdoniscus coiffatti* (Trichoniscidae), los diplópodos *Typhloblaniulus troglodytes* (Blaniulidae), o los coleópteros *Trechus baztanensis* (Trechinae) y *Euryspeonomus berueti* (Leptodirinae). Y entre la fauna acuática los copépodos *Speocyclops sebastianus* (Cyclopidae), isópodos *Proasellus spelaeus* (Asellidae), *Angeliella phreaticola* (Microparasellidae), y anfípodos *Pseudoniphargus incantatus* (Hadziidae). La mayoría de estos últimos han colonizado el karst a partir de medios creviculares e intersticiales del litoral marino, donde diferenciaron formas thalassostygobias, que luego pasaron a las aguas subterráneas continentales y remontaron a través del intersticial de los valles y el medio hyporheico hasta alcanzar las cavernas. Para la fauna troglobia terrestre la principal vía de colonización es el medio hemiedáfico. En ambos casos con probable ocurrencia de desplazamientos a través de medios transicionales sobre litologías no-calizas (Galán, 2005, 2006; Juberthie et al, 1980).

Aunque la mayoría de los troglófilos son de origen reciente, o incluso están actualmente colonizando el karst, algunos de ellos pueden tener también un lejano origen, procedentes de medios hemiedáficos e intersticiales en épocas interglaciares. Pueden ser ejemplo de ello los opiliones *Peltonychia clavigera* (Travuniidae), colémbolos *Tullbergia krausbaueri* (Onychiuridae) y *Protachorutes pyreneus* (Hypogastruridae), así como la especie troglobia de *Pseudosinella* (Entomobryidae). En fin, una suma de posibilidades para diferenciar especies en distintas épocas y bajo distintas condiciones de interconectividad del karst entre distintas áreas.

A lo largo del texto hemos introducido numerosos comentarios paleo-biogeográficos, taxonómicos y evolutivos, especialmente referidos a los grupos que contienen especies troglóbias. Es pertinente señalar ahora que muchos hiatos existentes en las distribuciones de las distintas especies, se van rellenando (y dibujando un cuadro diferente) en la medida en que aumentan los muestreos de nuevas localidades y se estudia su fauna. En líneas generales, los datos obtenidos en Ezkaldo muestran que existe una gran afinidad faunística entre los karsts de Aitzbitarte (extremo NE de Gipuzkoa), cuenca del Bidasoa, cuenca del Ugarana, y zona Nor-pirenaica vasco-francesa. Las especies compartidas entre los distintos karsts (o las diferencias entre unos y otros) dibujan un complejo mosaico. Que sin duda refleja las vicisitudes históricas, biológicas y ambientales que experimentaron las distintas especies (actuales y ancestrales, en los distintos linajes y grupos zoológicos) durante su larga evolución, con factores que propiciaron el aislamiento (glaciario en los niveles altos, diferencias de litología) o la interconectividad (a través de medios transicionales, como el MSS, hemiedáfico e intersticial), en distintas épocas. Algunas especies se propagaron fácilmente, otras se extinguieron, otras se diversificaron, de modo complejo (Galán & Herrera, 1998), llegando así a la configuración actual.

Las cavidades estudiadas, generadas como sumideros, presentan un alto input de nutrientes, procedente del bosque superior, y ello también permite sostener poblaciones troglófilas poco usuales y diversas, que incluyen varias especies de moluscos, opiliones araneidos, diplópodos y colémbolos, así como una alta representación de dípteros troglógenos. Estas especies son capaces de aprovechar los materiales orgánicos aportados por las aguas (restos leñosos, hojarasca) así como hongos y microorganismos, o bien pueden ser predadores de las formas detritívoras y micrófagas.

El ecosistema de las cuevas de Ezkaldo presenta en este sentido una composición en especies interesante, diversa e ilustrativa de los múltiples factores y procesos que han influido en su poblamiento y dinámica ecológica, hasta conformar la situación actual, que describimos e ilustramos en este trabajo.

Nuestra principal conclusión es que aún queda mucho por conocer en los karsts del N de Navarra, en zonas poco exploradas, e incluso en cuevas ya catalogadas pero que no cuentan con estudios biológicos, lo que sin duda podrá aportar nuevos datos de gran interés para la biología subterránea y la karstología.

AGRADECIMIENTOS

A Marian Nieto, Iñigo Herraiz, Juliane Forstner, Ainhoa Miner, José M. Rivas y Daniel Arrieta, miembros del Dpto. de Espeleología de la S.C. Aranzadi, por su valiosa ayuda en distintas salidas efectuadas a estas cavidades. A tres revisores de Biosphere Consultacies (Reino Unido) y S.C. Aranzadi por la revisión crítica del trabajo y sus útiles sugerencias. Cabe señalar que el trabajo se ha beneficiado de las exploraciones previas efectuadas en esta región por el IPV en los años 1970 y el Grupo Espeleológico Satorrak en los años 1990 (Hermoso de Mendoza et al, 1994, 1996).

BIBLIOGRAFÍA

- Barrientos, J. A.; M. Rambla & C. Prieto. 2004. Opiliones y solífugos. In: Barrientos, J. A. (Ed.). Curso Práctico de Entomología. Asoc. Español. Entomol.; CIBIO, Univ. Alicante; Manuals Univ. Autònoma Barcelona, 41: 219-234.
- Bellés, X. 1986. Distribution of the Iberian Bathysciinae (Coleoptera: Catopidae): An explanation. 9º Congr. Inter. Espeleo., Barcelona, pp: 134-137.
- Coineau, N. 1971. Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur écologie et leur biologie. Mém. Mus. natn. Hist. Nat., (n.s.), (A) 64 : 1-170.
- Delamare Deboutville, C. 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Vie Milieu, Suppl. 9 : 1-740.
- Dupré, E. 1991 a. Description de *Trechus navaricus boneti* Bolívar (nomen nudum) et de *Trechus baztanensis* (Col. Trechinae): considerations biogéographiques. Mém. Biospeol., 18: 275-286.
- Dupré, E. 1991 b. Bathysciinae nouveaux de la Navarre pyrénéenne (Espagne) (Col. Bathysciinae). Mém. Biospeol., 18: 269-273.
- Evans, P. 1971. Towards a Pleistocene time-scale. In: The Phanerozoic timescale. Spec. Publ. Geol. Serv., London, 5: 121-356.
- Galán, C. 1993. Fauna Hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. Munibe (Ciencias Naturales), S.C. Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163.
- Galán, C. 2005. Endemismo, Biodiversidad, Grado de amenaza y Protección de la Fauna troglobia de Gipuzkoa (País Vasco). Gobierno Vasco, Dpto. Ordenación del Territorio y Medio Ambiente, 80 pp + 12 Mapas 1:15.000. Inf. ind.
- Galán, C. 2006. Conservación de la fauna cavernícola troglobia de Gipuzkoa: (1) contexto general, biodiversidad comparada, relictualidad y endemismo. Lab. Bioespeleología S.C. Aranzadi. Pag. Web aranzadi-sciences.org. Archivo PDF, 14 pp.
- Galán, C. 2008. Opiliones cavernícolas de Gipuzkoa y zonas próximas (Arachnida: Opiliones). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 12 pp.
- Galán, C. 2012. Nota sobre especies cavernícolas troglobias nuevas para la Ciencia de cuevas de Gipuzkoa (País Vasco): Addenda y estado de las investigaciones. Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 10 pp.
- Galán, C. & F. Herrera. 1998. Fauna cavernícola: ambiente, especiación y evolución (Cave fauna: environment, speciation and evolution). Bol. Soc. Venezol. Espeleol., 32: 13-43.
- Galán, C. & M. Nieto. 2018. Notas sobre la fauna cavernícola de la sima Urbasa 11 (Navarra). Publ. Dpto. Espeleo. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Hancock, J. & E. Kauffman. 1979. The great transgression of the late Cretaceous. Journ. Geol. Soc. London, 136: 175-186.
- Henry, J. & G. Magniez. 2003. Isopodes Aselloïdes stygobies d'Espagne. III. Le genre *Proasellus*: B – Espèces anophtalmes. Groundwater Crustaceans of Spain, 17. Beaufortia 53(6): 129-157.
- Hermoso de Mendoza, A.; V. Abendaño; J.I. Calvo; J. Orce; R. Vazquez; J. Saiz; C. Saiz; K. Los Arcos & P. Exposito. 1994. El Sistema de Ezkaldo. Informe int. www.satorrak.com/web/index.php/es/investigaciones-espeleologicas/25-alto-bidasoa/268-el-sistema-de-ezkaldo-baztan. 18 pp.
- Hermoso de Mendoza, A.; K. Los Arcos; V. Abendaño & J.I. Calvo. 1996. Espeleología del Monte Ezkaldo. Estudios subterráneos en el Valle de Baztán. Karaitza, UEV, 5 : 34-43.
- Ginet, R. & C. Juberthie. 1988. Le peuplement animal des karsts de France. Deuxième partie: éléments de biogéographie pour les invertébrés terrestres. Karstologia, 11-12: 61-71.
- Juberthie, C.; B. Delay & M. Bouillon. 1980. Extension du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglobies. Mém. Biospeol., 7: 19-52.
- Magniez, G. 2003. Stygobitic Aselloidea of the Ibero-Aquitainian region. Subterranean Biology 1: 43-47.
- Mauriés, J. 1974. Intérêt phylogénique et biogéographique de quelques Diplopodes récemment décrits du Nord de l'Espagne. Symp. Zool. Soc. London, 32: 53-63.
- Notenboom, J. 1986. The species of the genus *Pseudoniphargus* Chevreux, 1901 (Amphipoda) from Northern Spain. Bijdr. Dierk., 56(1): 75-122.
- Notenboom, J. 1987. Lusitanian species of the amphipod *Pseudoniphargus* Chevreux, 1901, with a key to all iberian species. Dijdr. Dierk., 57(2): 191-206.
- Notenboom, J. & I. Meijers. 1985. Research on the groundwater fauna of Spain: List of stations and first results. Versl. Techn. Gegevens, Inst. Taxon. Zool., Amsterdam, 42: 1-93.
- Prieto, C. 1990. The genus *Ischyropsalis* C. L. Koch (Opiliones, Ischyropsalididae) on the Iberian Peninsula. I. Non-troglobitic species. Acta Zool. Fennica, 190: 315-320.
- Prieto, C. 2007. Opiliones cavernícolas de la Península Ibérica (actualización y novedades). VIII Jornadas del Grupo Ibérico de Aracnología, Valencia, Octubre 2007, Comunicaciones. Presentación en power point: 23 lám. & pdf: 11 pp.
- Vandel, A. 1965. Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals. Pergamon Press, Oxford, 619 p.