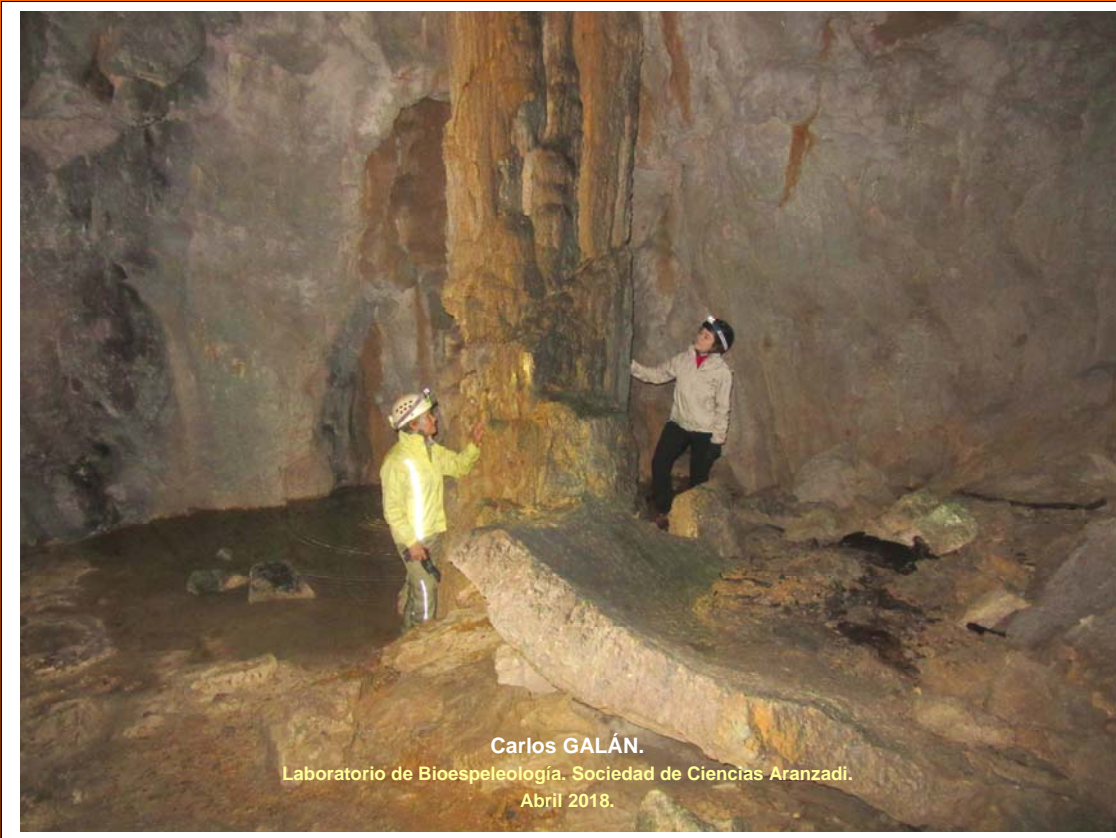


EL ECOSISTEMA CAVERNÍCOLA DE LA CUEVA DE PUTXERRI (SIERRA DE ARALAR).

The cavernicolous ecosystem of the Putxerri Cave (Aralar mountain range).



Carlos GALÁN.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Abril 2018.

EL ECOSISTEMA CAVERNÍCOLA DE LA CUEVA DE PUTXERRI (SIERRA DE ARALAR).

The cavernicolous ecosystem of the Putxerri Cave (Aralar mountain range).

Carlos GALÁN.

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

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

E-mail: cegalham@yahoo.es

Abril 2018.

RESUMEN

El karst de la Sierra de Aralar se extiende entre Navarra y Gipuzkoa (País Vasco) y posee una notable diversidad en su fauna cavernícola, con numerosas especies troglobias, muchas de ellas endémicas de este macizo. Su elevada diversidad obedece en parte a la fragmentación del karst en más de una docena de unidades hidrogeológicas y, para la fauna, a la interconectividad pasada y actual entre distintas áreas y sistemas de cavidades. Las zonas altas de la Sierra tienen una larga historia erosiva glacial y pluvial y poseen un evidente carácter insular, conservando especies de origen nival, datantes de episodios fríos, además del amplio elenco de formas higrófilas derivadas de faunas cálidas del Terciario. La Cueva de Putxerri se localiza en zona alta y posee un lago subterráneo y varios gours, con al menos 40 especies cavernícolas (acuáticas y terrestres), 12 de ellas troglobias. El estudio de su ecosistema permite, además de conocer sus componentes e interacciones, ilustrar aspectos relativos a su papel jugado como hábitat-refugio para formas troglobias de distinto origen e incluso de vertebrados actuales. El trabajo describe los rasgos ecológicos que presenta la cavidad y su fauna, y discute aspectos paleo y biogeográficos conexos.

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

ABSTRACT

The karst of the Aralar Mountain range extends between Navarre and Gipuzkoa (Basque Country) and has a remarkable diversity in its cave fauna, with numerous troglobites species, many of them endemic to this massif. Its high diversity is due in part to the fragmentation of the karst in more than a dozen hydrogeological units and, for wildlife, for past and current interconnectivity between different areas and cave systems. The high areas of the Sierra have a long history of glacial and rain erosion and have a evident insularity, conserving species of snowy origin, dating from cold episodes, in addition to the broad list of hygrophilic forms derived from warm faunas of the Tertiary. The Putxerri Cave is located in the high zone and has an underground lake and several gours, with at least 40 cave species (aquatic and terrestrial), 12 of them troglobites. The study of its ecosystem allows, in addition to knowing its components and interactions, to illustrate aspects related to its role played as shelter-habitat for troglobitic forms of different origin and even today vertebrates. The work describes the ecological features of the cavity and its fauna, and discusses related paleo and biogeographical aspects.

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

INTRODUCCION

La Sierra de Aralar es uno de los karsts en caliza más emblemáticos del País Vasco, ya que contiene importantes cavidades y sistemas subterráneos, incluidos en una potente secuencia de materiales carbonatados de edades Jurásico y Cretácico temprano. Su fauna cavernícola ha sido objeto de estudio desde fechas tempranas, y del mismo han sido descritas numerosas especies troglobias que resultaron nuevas para Ciencia, siendo muchas de ellas endemismos de Gipuzkoa y Navarra o incluso formas endémicas restringidas a este macizo o a pequeños sectores del mismo (Galán, 2004, 2006).

Sin embargo, pese a los estudios efectuados, lo conocido es sólo una parte de lo que queda por conocer. Al albergar este karst más de 1.000 cavidades (de hasta -580 m de desnivel y 7 km de desarrollo) gran parte del trabajo espeleológico se ha centrado en la exploración de grandes simas y en delimitar y conocer el funcionamiento de los principales sistemas hidrogeológicos.

Los trabajos bioespeleológicos han aportado numerosos estudios taxonómicos discretos, relativos a especies cavernícolas (en distintos grupos zoológicos), siendo en cambio poco frecuentes los estudios sobre ecosistemas en distintas cavidades y la información ecológica de conjunto. Como los distintos taxa y cavidades han sido desigualmente estudiados, a menudo con muestreos puntuales, existen muchas lagunas e interrogantes.

Las distribuciones biogeográficas conocidas presentan mosaicos complejos, de difícil interpretación. Y muchas veces no se sabe bien qué tienen en común o qué factores comandan las desiguales distribuciones de especies y grupos taxonómicos, o las biocenosis encontradas en unas zonas geográficas u otras.

Y es que las distribuciones conocidas no sólo dependen del esfuerzo de muestreo desplegado, un hecho general para todo hábitat heterogéneo, sino que, particularmente para la fauna troglobia, existe un turnover de individuos de las distintas poblaciones entre la red de mesocavernas y las galerías amplias que recorren los espeleólogos, por lo que sólo una parte de los efectivos poblacionales puede resultar accesible a la observación y colecta durante las prospecciones biológicas. Muchas "lagunas" son así debidas a este carácter selectivo y puntual de las colectas, que varían mucho de unos grupos zoológicos a otros, además del sesgo introducido por el estudio taxonómico de sólo determinados grupos de organismos. No obstante, actualmente poseemos un conjunto de datos, por demás valiosos, pero de naturaleza fragmentaria. Las especies troglobias presentan además un alto interés (biológico, ecológico y evolutivo), en muchos casos son auténticos "fósiles vivos", especies relictas y endémicas, por lo cual contribuyen significativamente a la biodiversidad zoológica del país y del planeta (Galán, 2005, 2006).

Con el objeto de seguir avanzando en una mayor comprensión ecológica del karst y su fauna, seleccionamos la cueva de Putxerri, localizada en la alta sierra, a caballo entre Gipuzkoa y Navarra, entre las vertientes atlántica y mediterránea, y en la proximidad de unidades hidrogeológicas distintas, ya que puede aportar información sobre las vicisitudes ecológicas e históricas de su poblamiento y de la larga evolución experimentada por su fauna troglobia, datante de distintas épocas (que se remontan al Terciario) y procedente de distintos medios y hábitats transicionales. El trabajo aborda primero la composición en especies del ecosistema subterráneo y discute luego aspectos biológicos, paleo-ecológicos y evolutivos, con el fin de aportar una interpretación de conjunto que esclarezca aspectos controversiales o poco conocidos.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo se basa en muestreos efectuados en la cavidad en distintas estaciones en los dos últimos años. Dos especies de pseudoescorpiones *Neobisium* y el coleóptero *Euryspeonomus breuilli* han sido citadas desde fechas tempranas y han sido vueltas a encontrar. El resto es producto de los muestreos de este trabajo, donde se prestó particular atención al estudio de especies acuáticas y a las determinaciones taxonómicas. Se utilizaron métodos de captura directa y empleo de cebos atrayentes, con empleo de pincel y pinzas blandas para la fauna terrestre y mallas de plankton para filtrado y captura de especies acuáticas, utilizándose alcohol etílico al 70% como conservante. El material colectado 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 Bioespeleología de la S.C. Aranzadi. Se tomaron diversos datos de parámetros ambientales y fotografías para ilustrar los principales rasgos de la cavidad. Aspectos biogeográficos y evolutivos son discutidos teniendo en cuenta el conjunto de información publicada sobre la fauna y cavidades del karst de Aralar.

RESULTADOS

La Cueva de Putxerri se localiza en la parte central-Sur de la alta sierra, sobre el flanco N del monte Putxerri (1.300 m snm), en coordenadas ETRS89 UTM 30N: E 576.882; N 4.758.010; a una altitud de 1.250 m snm; en Navarra, pero muy cerca del límite con Gipuzkoa y con la vertiente Cantábrica. Desarrollo espacial: 102 m. Desnivel: -22 m. Plano en Figura 01.

La boca se abre en la base de una pared vertical, bajo la cumbre del Putxerri. Tiene 4 m de ancho x 1,5 m de alto, y da paso a una amplia galería descendente de 40 m de largo, que conduce a un lago subterráneo. En su mayor parte el suelo es de bloques. Sobre las paredes y bóvedas hay numerosas espeleotemas y algunos nichos con gours y suelos estalagmíticos.

Al otro lado del lago parte una galería estrecha, ligeramente ascendente, que queda sumergida en aguas altas, la cual conduce a un segundo salón, más elevado. Tras un punto alto desciende hasta una corta galería que finaliza en un pozo vertical de -12 m. La base del pozo forma una salita de 4 m de diámetro que finaliza en una grieta con agua (cota -22 m). El segundo salón posee también suelo de bloques y sedimentos detríticos y algunas áreas con coladas estalagmíticas. Detalles en Figuras 02 a 22.

La temperatura ambiente es de 7°C y el agua del lago alcanza 4-5°C en época invernal. Es frecuente en invierno que se formen carámbanos y estalagmitas de hielo en la boca y primeros metros de la zona de entrada. Se trata por tanto de una cueva fría.

La cavidad se desarrolla en un lentejón de calizas Urganianas, con rudistas y corales, de edad Aptiense-Albiense (Cretácico temprano). Esta lente está en continuidad con la de Alleko pikoia (muga con Gipuzkoa). La unidad Urganiana está rodeada de margocalizas arenosas de igual edad. Una estrecha banda E-W de margas, limolitas y areniscas calcáreas la separan de la primera barra caliza del Urganiano Sur de Gipuzkoa y de la zona de Ormazarreta - Larretxiki. Hacia el Este estos sectores dan paso a las unidades de caliza Urganiana del Sinclinal central del Aralar navarro. El buzamiento de las capas en el sector es de 50°S. El drenaje subterráneo de ambas lentes (Alleko y Putxerri) drena hacia la surgencia o manantial de Txortxorre (570 m snm), bajo el col de Lizarrusti (621 m snm) y al E del mismo, el cual tributa sus aguas al río Arakil, que fluye hacia el Ebro y el mar Mediterráneo.

Las aguas que se infiltran en la cavidad y sobre el flanco Sur calizo de Putxerri (donde hay un todo conjunto de simas) descienden así un desnivel de 680 m hasta la cota de la surgencia, con drenaje en dirección SW. La alternancia de calizas arrecifales y margocalizas arenosas y las gradaciones y cambios laterales de facies complican la infiltración y organización del drenaje subterráneo, dificultando la karstificación y formación de cavidades extensas. Debido a las fuertes pendientes, gran parte de las precipitaciones escapan de la unidad en forma de escorrentía. Se estima para la surgencia un caudal medio anual de 50 l/s, con puntas de crecida que pueden alcanzar los 300 l/s (Galán, 2004).

La cavidad posee un interesante y diverso ecosistema, con al menos 40 especies cavernícolas (8 de ellas de fauna acuática). Un listado de la fauna encontrada es presentado en la Tabla 1. A continuación pasaremos revista a las principales características ecológicas de las especies halladas en los distintos grupos zoológicos.

Los moluscos están representados por pequeños caracoles terrestres *Oxychilus cellarius* (Müller), pertenecientes a la familia Zonitidae, de 7-11 mm de talla, y concha delgada y aplanada, grisácea a transparente. Su alimentación es carnívora-omnívora y predan sobre otros invertebrados de la asociación parietal, especialmente dípteros y lepidópteros (Galán, 1993). Las especies cavernícolas del género presentan algunas adaptaciones especiales, como niveles de la enzima quitinasa más altos que los de formas epigeas relacionadas. En la cavidad son abundantes, especialmente en sectores muy húmedos, próximos a los gours y orillas del lago. Aunque se reproducen y completan su ciclo vital en la cavidad, pueden habitar otros ambientes húmedos y oscuros de superficie, por lo que se les considera formas troglófilas.

Los pseudoescorpiones constituyen un grupo muy bien representado en la cavidad por dos especies troglobias, muy elongadas y troglomorfas, descritas en 1924 por Bolívar de otras cuevas de Aralar y colectadas en la cueva de Putxerri en los años 1950 y en el presente. Ambas pertenecen al subgénero *Blothrus* del género *Neobisium* (familia Neobisiidae), el cual contiene numerosas especies troglobias endémicas de distintos macizos kársticos del País Vasco (Zaragoza & Galán, 2008). *Neobisium* (*Blothrus*) *breulli* Bolívar y *Neobisium* (*Blothrus*) *nonidezi* Bolívar, son endemismos exclusivos de cavidades de la Sierra de Aralar (Gipuzkoa y Navarra). La primera de ellas se distribuye en cuevas en calizas Urganianas en las zonas de Txindoki, Astiz-Alli-Iribas, Putxerri, y en la sima de Basolo, en el Jurásico Central del Aralar Gipuzkoano. La segunda ha sido colectada en unidades Urganianas en Astiz-Alli-Iribas, Alzotei, Putxerri, Ormazarreta-Larretxiki, y Urganiano del domo de Ataun (cuevas de Troskaeta y Antonen koba). Ambas especies son depredadoras y poseen pedipalpos extraordinariamente elongados. Predan preferentemente sobre coleópteros y colémbolos troglobios, en la zona profunda, pero también dípteros y otros troglógenos en zonas próximas a las bocas. Son más fáciles de observar en primavera y verano, pero mucho menos en invierno, cuando parecen refugiarse en la zona profunda, donde sí acuden a cebos atrayentes. Sus desplazamientos parecen deberse a sus necesidades tróficas y disponibilidad de presas. La ocurrencia de dos especies troglobias de pseudoescorpiones, próximamente relacionadas y con similares requerimientos tróficos y ecológicos, en la misma cavidad, es un aspecto interesante que será discutido en el apartado final de Discusión y Conclusiones.

Los opiliones están representados en la cavidad por dos especies: la forma troglófila *Ischyropsalis helwiggi lucantei* Simon (de la familia Ischyropsalididae) y la forma troglóxena *Nemastomella b. bacillifera* (Simon) (de la familia Nemastomatidae). Ambas son raras en la cavidad (se presentan en bajo número, en la galería de entrada, donde se alimentan tanto de detritos vegetales como de pequeños animales muertos).

Ischyropsalis helwiggi es una especie centroeuropea, que en la península ibérica sólo es conocida del País Vasco. Fue dividida en dos subespecies diferenciadas: *I. h. hellwigi*, de Europa central, e *I. h. lucantei*, restringida a la región vasca (Martens, 1969; Prieto, 1990, 2007; Galán, 1993, 2008). Se extiende desde la región pirenaica vasco-francesa, a través del N de Navarra, Gipuzkoa y W de Bizkaia. En Aralar es conocida de varias cavidades en la zona de Putxerri, Ormazarreta y Aparein. Es una forma troglófila, hallada también en biotopos epigeos no-kársticos

Nemastomella bacillifera es una forma troglóxena de amplia distribución en el W de Europa y el norte peninsular, habiendo sido citada en Gipuzkoa de cavidades de Aralar, Aizkorri, Udalaiz, Ernio, e Izarraitz, así como de otras muchas localidades epigeas. Prieto (2004) considera que el material del País Vasco y Pirineos conforma la subespecie *N. b. bacillifera* (Simon, 1879), separada de otra subespecie, *N. b. carbonaria* (Simon, 1907), restringida a una cueva de Huesca. En Aralar ha sido encontrada en cuevas en los montes Kilixketa (Jurásico Central), Iribas (Jurásico Norte), Aparein y Putxerri (Urganiano del Aralar navarro).

Los araneidos están representados por dos especies troglófilas de amplia distribución (*Meta* (*Metellina*) *merianae* Scopoli y *Meta bourneti* Simon, ambas de la familia Tetragnathidae) y por otras dos especies troglobias: *Blaniargus cupidon* Simon (forma poco modificada), de la familia Erigonidae (= Micryphantidae) y *Leptyphantes cavicola* Simon, de la familia Linyphiidae. Las dos especies troglófilas son abundantes en la cavidad, mientras que las dos troglobias son muy raras, halladas sólo en la zona profunda. *B. cupidon* es una especie subanoftalma que ha sido encontrada en cuevas de los Altos Pirineos franceses y en el País Vasco; en Gipuzkoa es conocida de los macizos de Ernio y Aralar. *L. cavicola* presenta una acentuada regresión ocular y ha sido hallada en cuevas del macizo de Orobe, sinclinal central de Aralar y Putxerri. Las cuatro especies de araneidos son activos depredadores de otros invertebrados, encontrándose las especies de *Meta* en zonas próximas a la entrada, que frecuentan muchos troglógenos regulares (especialmente insectos) sobre los cuales predan.

Los crustáceos están representados por 10 especies distintas, de ostrácodos, copépodos, isópodos y anfipodos. Dos especies de isópodos son formas terrestres y las ocho restantes acuáticas, constituyendo los ostrácodos y copépodos parte de la micro o meiofauna colectada por filtrado con malla de plankton. Tres de las especies son formas troglobias.

Tabla 1. Listado de especies cavernícolas, con indicación de su categoría ecológica.

Taxón	Familia	Categoría Ecológica
Mollusca. Gasteropoda.		
<i>Oxychillus cellarius</i> (Müller).	Zonitidae	Troglófilo
Pseudoscorpionida.		
<i>Neobisium</i> (<i>Blothrus</i>) <i>breuili</i> Bolívar.	Neobisiidae	Troglobio
<i>Neobisium</i> (<i>Blothrus</i>) <i>nonidezi</i> Bolívar.	Neobisiidae	Troglobio
Opiliones.		
<i>Ischyropsalis helwigi lucantei</i> Simon.	Ischyropsalididae	Troglófilo
<i>Nemastomella b. bacillifera</i> (Simon).	Nemastomatidae	Troglógeno
Araneida.		
<i>Blaniargus cupidon</i> Simon.	Erigonidae (= Micryphantidae).	Troglobio, poco modificado.
<i>Leptyphantus cavicola</i> Simon.	Linyphiidae	Troglobio
<i>Meta</i> (<i>Metellina</i>) <i>merianae</i> Scopoli.	Tetragnathidae	Troglófilo
<i>Meta bourneti</i> Simon.	Tetragnathidae	Troglófilo
Ostracoda. Podocopida.		
<i>Candona vasconica</i> (Margalef).	Cypridae	Troglófilo
<i>Potamocypris wolffi wolffi</i> Brehm.	Cyclopidae	Troglógeno
Copepoda. Cyclopoida.		
<i>Eucyclops serrulatus speratus</i> (Liljeborg).	Cyclopidae	Troglófilo
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer).	Cyclopidae	Troglógeno
Copepoda. Harpacticoida.		
<i>Ateyella crassa</i> (Sars).	Canthocamptidae	Troglófilo
<i>Bryocamptus pyrenaicus</i> Chappuis.	Canthocamptidae	Troglobio - Stygobio
<i>Paracamptus</i> (= <i>Canthocamptus</i>) <i>schmeli</i> (Mrázek).	Canthocamptidae	Troglófilo
Isopoda.		
<i>Trichoniscoides pseudomixtus</i> Arcangeli.	Trichoniscidae	Troglobio
<i>Porcellio scaber</i> Latreille.	Porcellionidae	Troglófilo
Amphipoda.		
<i>Pseudoniphargus unisexualis</i> Stock	Hadziidae	Troglobio - Stygobio
Diplopoda.		
<i>Loboglomeris rugifera</i> Verhoeff.	Glomeridae	Troglófilo
<i>Mesoiulus cavernarum</i> Verhoeff.	Iulidae	Troglobio
Chilopoda.		
<i>Lithobius pilicornis doriae</i> Pocock.	Lithobiidae	Troglófilo
Colembolla.		
<i>Typhlogastrura mendizabali</i> (Bonet).	Hypogastruridae	Troglobio
<i>Isotomiella minor</i> Schaeffer.	Isotomidae	Troglófilo
<i>Tomocerus minor</i> Lubbock.	Tomoceridae	Troglófilo
Diptera.		
<i>Lycoria</i> sp.	Sciariidae	Troglógeno
<i>Rhymosia fenestralis</i> Meigen.	Mycetophilidae	Troglógeno
<i>Culex p. pipiens</i> Linnaeus	Culicidae	Troglógeno
<i>Phora aptina</i> Linnaeus.	Phoridae	Troglógeno
Trichoptera.		
<i>Micropterna fissa</i> McLachlan.	Limnephilidae	Troglógeno
Lepidoptera.		
<i>Triphosa dubitata</i> (Linnaeus).	Geometridae	Troglógeno
<i>Scoliopteryx libatrix</i> (Linnaeus).	Noctuidae	Troglógeno
Coleoptera.		
<i>Nebria lafresnaye</i> Serv.	Carabidae. Sf. Nebriinae.	Troglobio
<i>Troglorites breuili</i> Jeannel.	Carabidae. Sf. Pterostichinae.	Troglobio
<i>Euryspeonomus</i> (<i>Euryspeonomus</i>) <i>breuili</i> Jeannel	Leiodidae. Sf. Leptodirinae	Troglobio
Chiroptera.		
<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein).	Rhinolophidae	Troglógeno
<i>Plecotus auritus</i> (Linnaeus).	Vespertilionidae	Troglógeno
Rodentia.		
<i>Pitymys duodecimcostatus</i> (De Selys Longchamps).	Microtidae	Troglógeno
<i>Pitymys savii</i> (De Selys Longchamps).	Microtidae	Troglógeno
<i>Micromys minutus</i> (Pallas).	Muridae	Troglógeno
Total = 40 especies (8 de fauna acuática).		
Categorías ecológicas: 12 Troglobios. 13 Troglófilos. 15 Troglógenos.		

Figura 01. Plano de la cavidad.

Putxerri' ko koba



Coordenadas UTM30N: N 4.758.010; E 576.882. Alt: 1.250 m snm.
Dimensiones: Desarrollo 102 m. Desnivel -22 m.
Topografía: C. Galán & M. Nieto. SCA. 2018.
Dibujo: C. Galán. Laboratorio Bioespeleología. S.C.Aranzadi.

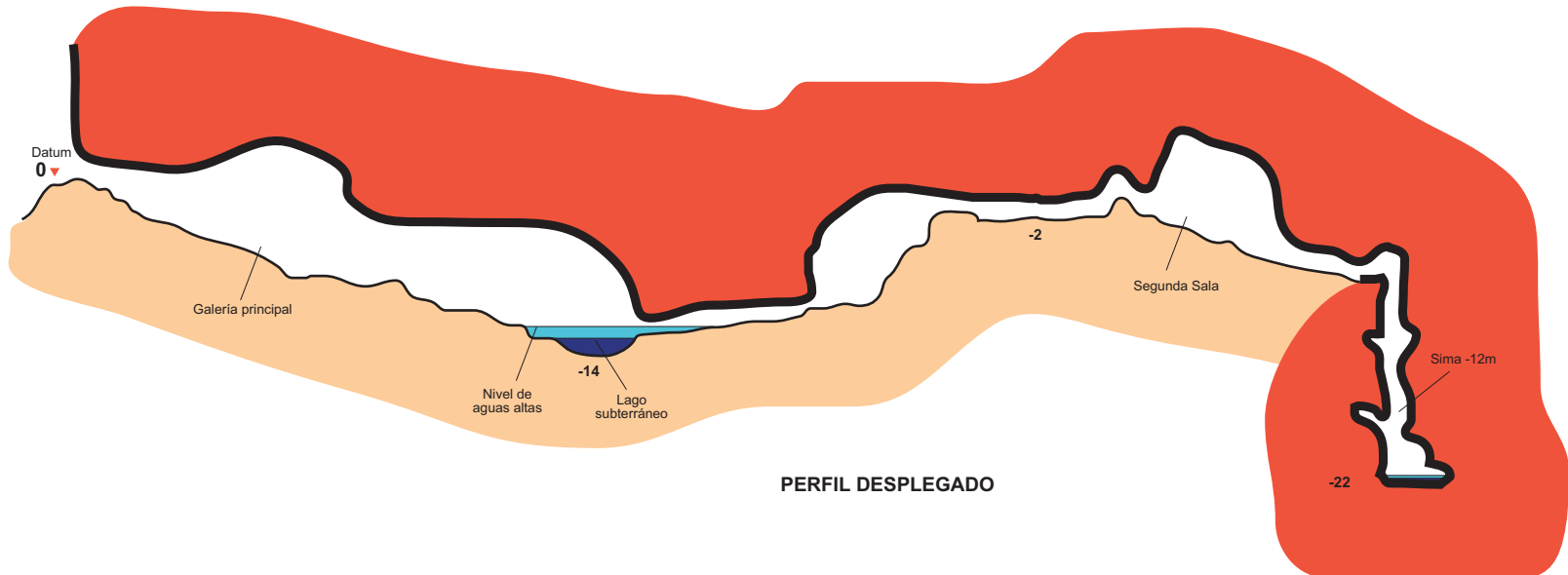
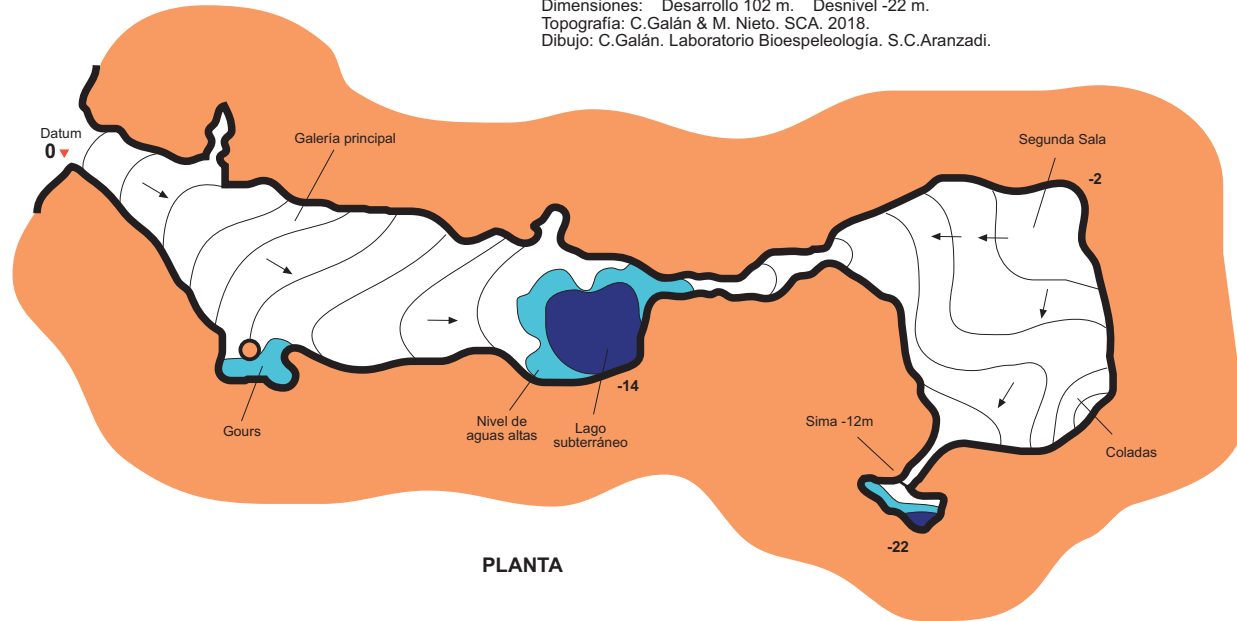




Figura 02. La alta sierra en período invernal, con la cumbre de Ganbo al fondo (imagen superior). Vista de la primera barra caliza del Urgoniano Sur, con las depresiones y simas de Ormazarreta (imagen inferior).



Figura 03. Los hayedos en la zona de Ormazarreta - Aparein y paso de acceso hacia la cumbre del Putxerri.



Figura 04. La zona alta del Putxerri y flaqueo por la cara Norte, en época de invierno.



Figura 05. Ruta de acceso a la cavidad, con fuertes pendientes, baja las paredes de la cumbre.

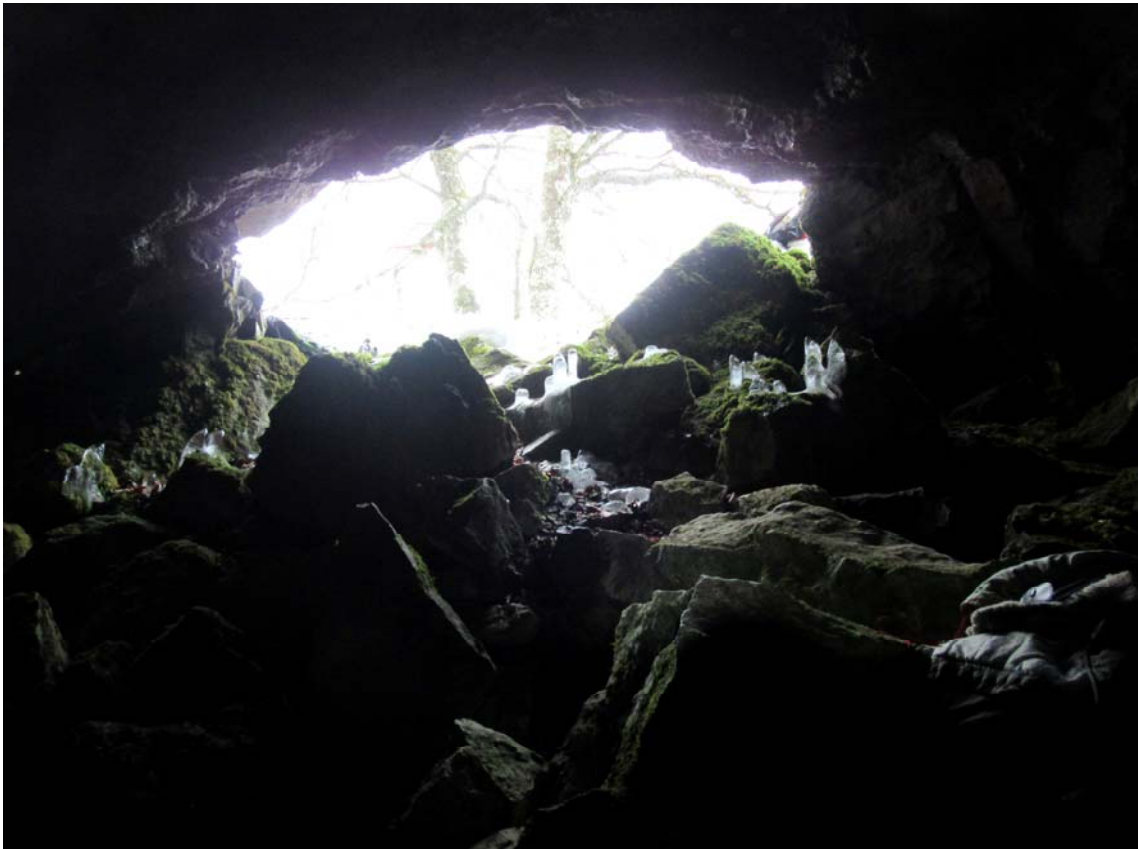


Figura 06. Boca de la cueva de Putxerri, con carámbanos y estalagmitas de hielo.



Figura 07. Galería principal de la cueva de Putxerri, con sus paredes y bóvedas decoradas por espeleotemas.



Figura 08. Suelos de bloques y nichos con espeleotemas y gours en la cueva de Putxerri.



Figura 09. Gours con suelos estalagmíticos y arcilla, biotopo de los crustáceos acuáticos cavernícolas. Nótese algunos restos orgánicos de madera y materia vegetal.



Figura 10. Gran estalagmita que casi toca la bóveda en un lateral de la galería principal, con gours en su base.



Figura 11. Selección de lugares de descanso por los quirópteros. Ejemplar de *Rhinolophus hipposideros* colgado a gran altura (arriba, flecha roja) y otro ejemplar de *Plecotus auritus* hibernando, a baja altura (debajo).



Figura 12. Diversos aspectos del lago subterráneo de la cueva de Putxerri, en aguas altas.

Los ostrácodos constituyen una subclase de la Clase Crustacea, con cuatro órdenes de los que sólo el orden Podocopida tiene representantes en las aguas continentales. Poseen un caparazón bivalvo que encierra todos sus apéndices cuando lo cierran. La mayoría de ellos son freatobios y parte de la microfauna. En la cueva de Putxerri están representadas dos especies: *Candona vasconica* (Margalef), y *Potamocypris wolffi wolffi* Brehm, ambas de familia Cypridae. La primera de ellas es una especie troglófila, con ojos reducidos, de 0,9 mm de talla máxima. Ha sido encontrada en cavidades de Aralar y Ernio, pero también es conocida de localidades epigeas (manantiales y charcas). Es una forma micrófaga omnívora que preferentemente roe hojas muertas. *P. w. wolffi* es un troglógeno accidental en cuevas, de 0,6 mm de talla, que se alimenta de detritos, diatomeas y bacterias. De amplia distribución, habita en charcas en macizos calizos, como Ernio, Aizkorri y Aralar. Habiéndose colectado en Aralar en las cuevas de Basolo (Jurásico Central), Aparein y Putxerri (unidades Urgonianas), donde vive en aguas frías, sobre el limo del fondo.

Los copépodos son otra subclase de crustáceos, diminutos, que constituyen parte esencial del plankton y probablemente es el grupo zoológico más abundante del planeta en cuanto a número de individuos. Nueve décimas partes son marinos; los restantes de agua dulce. Consumen grandes cantidades de diatomeas y microplankton, sirviendo a su vez de alimento básico a especies mayores de crustáceos y peces. Los copépodos hipógeos pertenecen a dos órdenes dulceacuícolas: Cyclopoida y Harpacticoida.

En la cueva de Putxerri encontramos dos especies ubiquestas de ciclópodos hipógeos: la especie troglófila *Eucyclops serrulatus speratus* (Liljeborg) y el troglógeno *Tropocyclops prasinus* (Fischer), ambos de la familia Cyclopidae. Son de hábitos alimentarios omnívoros y se alimentan fundamentalmente del nanoplankton, diatomeas y materia orgánica particulada contenida en las aguas del lago. Los ejemplares de *E. serrulatus* comprenden dos subespecies: la cosmopolita *E.s.serrulatus* y la europea *E.s.speratus*, ambas encontradas en cuevas de Gipuzkoa. La segunda habita en aguas más frías a mayor altitud y presenta depigmentación, alcanzando tallas mayores, de 1-1,2 mm. Previamente había sido hallada en el macizo de Aizkorri y ahora también en el de Putxerri. *Tropocyclops prasinus* es un troglógeno cosmopolita, de menor talla (0,5-0,9 mm), planktónico y de ojos grandes. Está ampliamente repartida en los macizos kársticos de Gipuzkoa, incluyendo Aralar, tanto en aguas superficiales como subterráneas.

Los harpacticoides o harpacticidos son copépodos con cuerpo alargado, de muy pequeño tamaño (menores de 0,5 mm), frecuentes en hábitats muscícolas e intersticiales, donde se desplazan con facilidad entre los granos de sedimentos, alimentándose de algas microscópicas y partículas orgánicas. En la cueva de Putxerri hallamos tres especies de la familia Canthocamptidae: el troglobio (stygobio) *Bryocamptus pyrenaeus* Chappuis, hallada en cuevas de los Pirineos franceses y Aralar, y dos especies troglófilas, *Ateyella crassa* (Sars) y *Paracamptus (= Canthocamptus) schmeli* (Mrázek), ambas formas muscícolas comunes en hayedos en zona caliza, donde se presentan en aguas subterráneas y en la zona profunda de lagos de montaña. Las dos últimas especies han sido halladas en varias cavidades de Aralar y Aizkorri, además de Putxerri.

De la subclase Malacostraca, que agrupa a los crustáceos superiores, encontramos representantes de los órdenes Isopoda y Amphipoda. Los isópodos terrestres incluyen al troglófilo de amplia distribución europea *Porcellio scaber* Latreille (Porcellionidae) y al troglobio *Trichoniscoides pseudomixtus* Arcangeli (Trichoniscidae). La primera de ellas es una forma pigmentada y oculada, de talla grande (15 mm), frecuente en la zona de entrada de las cuevas y hábitats epigeos, donde se refugia bajo piedras. La segunda es un troglobio estricto, depigmentado y anoftalmo, endémico y exclusivo de cavidades de Aralar. Ambas especies son de hábitos detritívoros-micrófagos y se presentan en la cueva de Putxerri en bajo número, generalmente sobre restos de madera, la primera cerca de la boca y la segunda en la zona profunda sobre sustrato estalagmítico.

Los anfípodos están representados por otra forma troglobia muy modificada: *Pseudoniphargus unisexuales* Stock (Hadziidae). Los Hadziidae cavernícolas tienen un lejano origen marino, ya que se distribuyen por áreas que estuvieron cubiertas por mares epicontinentales durante el Cretácico o el Terciario temprano y están ausentes de las aguas dulces continentales, habiendo colonizado las aguas subterráneas a partir del mar. *P.unisexualis* alcanza un tamaño grande entre las especies de su género (7-8 mm), habita en cavidades de zonas altas y aguas frías, en el macizo de Aizkorri (cueva de San Adrián) y en el río subterráneo de Ormazarreta 2, Larretxiki y Saastarri (Aralar) (Galán, 2012), más su reciente hallazgo en el lago de la cueva de Putxerri. Sus hábitos alimentarios son micrófagos omnívoros, consumiendo restos orgánicos de todo tipo y bacterias contenidas en la arcilla de gours y ríos subterráneos. En los mismos macizos y a menor altitud es sustituida por *P.vasconiensis*, especie también troglobia (stygobia), de menor talla, que posee una distribución más extensa, en cavidades de los macizos de Aralar, Aizkorri, Otsabio, Ernio y Udalaitz.

Los quilópodos o ciempiés son raros en la cavidad, habiéndose encontrado sólo algunos ejemplares de la forma troglófila *Lithobius pilicornis doriae* Pocock, de la familia Lithobiidae. La especie es frecuente en hábitats epigeos de los Pirineos y región vasco-cantábrica, encontrándose algunas veces en cuevas. En Gipuzkoa era conocido de cuevas en Ernio, Usturbi y en el sinclinal central de Aralar. Es un activo predador de insectos y otros artrópodos, que se oculta bajo bloques en la galería de entrada. El género *Lithobius* posee en los karsts de Gipuzkoa 17 especies cavernícolas con diversos grados de troglomorfismo (7 troglófilas y 10 troglobias), muchas de ellas endémicas de la región vasca.

Los diplópodos o milpiés están representados en la cavidad por dos especies cavernícolas: la forma troglófila *Loboglomeris rugifera* Verhoeff, de la familia Glomeridae, y la especie troglobia *Mesoiulus cavernarum* Verhoeff, de la familia Lulidae. Ambas son de hábitos alimentarios detritívoros fitófagos. De movimientos lentos, se los observa con facilidad en los restos de madera muerta que ingresan a la cavidad, donde resultan relativamente abundantes. *L.rugifera* es una especie lapidícola o endógea, sólo reportada de escasas cavidades en la región vasca: Aitzbeltz (macizo de Izarraitz), Desamalkor (Aralar guipuzcoano), y ahora Putxerri (en el Aralar navarro).

M.cavernarum es una forma troglobia endémica de Gipuzkoa y Navarra. Descrita de las cuevas de Aitzbitarte, ha sido hallada luego en otras cavidades, en los macizos de Izarraitz, Aizkorri, Ernio y Aralar (cueva de Alli, en el sinclinal central, y en la de Putxerri). El género se distribuye por una estrecha banda vasco-cantábrica, donde todas sus especies cavernícolas son endémicas, y presenta grandes afinidades con el género *Apfelbeckiella*, el cual posee numerosas especies cavernícolas en Bulgaria y Rumania. Lo que sugiere un origen paleomediterráneo para este grupo (Mauriés, 1974). En los Balcanes son conocidas otras especies de *Mesoiulus*, pero son formas preferentemente endógeas, no cavernícolas.

Los colémbolos son insectos muy higrofilicos, de pequeño tamaño (0,5-2 mm), frecuentes en el medio edáfico y en cuevas. Su abundancia en el medio hipógeo está relacionada con sus hábitos polítrófagos omnívoros, lo que les permite utilizar todo tipo de restos orgánicos, incluyendo hifas y esporas de hongos. En cuevas son frecuentes sobre restos de madera con hongos y pequeñas deyecciones de guano de quirópteros. A su vez, constituyen una importante fuente de alimento para formas carnívoras que predan sobre ellos, especialmente coleópteros carábidos troglobios. En Putxerri han sido encontradas tres especies, en bajo número, acudiendo a los cebos. Dos de ellas son troglófilos: *Isotomiella minor* Schaeffer (Isotomidae) y *Tomocerus minor* Lubbock (Tomoceridae), especies de amplia distribución frecuentes también en muchas otras cavidades de Aralar y Urbasa. La tercera es una especie troglobia, altamente modificada, anoftalma, y restringida a cuevas de Aralar y Berástegi: *Typhlogastrura mendizabali* (Bonet) (Hypogastruridae).

Los dípteros cuentan con muy pocas especies que puedan considerarse cavernícolas, a pesar de que se trata de uno de los órdenes más numerosos de insectos. Comprenden formas epígeas, troglógenas, que en algunas épocas del año penetran en las cuevas en busca de refugio estacional o para completar algún aspecto de su ciclo de vida. Generalmente son formas saprófagas, que se alimentan de materiales orgánicos, sirviendo de presas a numerosos arácnidos de la asociación parietal. Los dípteros están representados en la cavidad por al menos cuatro especies troglógenas, de cuatro familias distintas: *Lycoria* sp. (familia Sciaridae), *Rhymosia fenestralis* Meigen (Mycetophilidae), *Culex p. pipiens* Linnaeus (Culicidae) y *Phora aptina* Linnaeus (Phoridae). En la cavidad son escasos en época invernal, cuando por el contrario resulta curioso el hallazgo sobre paredes de roca y estalagmíticas de numerosos restos de alitas de los mismos, que han sido depredados por formas carnívoras de pseudoescorpiones y araneidos.

Los tricópteros tienen una fase larvaria acuática, fácil de reconocer porque las larvas construyen estuches protectores, cilíndricos, con diversos materiales. Los adultos son insectos voladores que acuden en verano a las cuevas para pasar un período de letargo estival y luego reproducirse. Una vez fecundadas las hembras, abandonan las cuevas para efectuar la puesta de huevos en los ríos. En la cavidad ha sido hallada en bajo número la especie *Micropterna fissa* McLachlan (de la familia Limnephilidae), considerada un troglógeno regular o sub-troglófilo. También se encuentran numerosos restos de alas de tricópteros en el suelo, bajo las paredes, que han sido predados o han muerto en la cavidad.

Algo más abundantes y frecuentes en la cavidad son dos especies troglógenas de lepidópteros: *Triphosa dubitata* (Linnaeus) (de la familia Geometridae) y *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus) (de la familia Noctuidae). Ambas especies se refugian en la cueva durante el período invernal, cuando además de ejemplares vivos se encuentran otros muertos, recubiertos de hifas de hongos. Al igual que los tricópteros, sirven de presa a formas carnívoras (principalmente araneidos).

Los coleópteros están representados en la cueva por tres especies troglobias de gran interés: *Nebria lafresnayeii* Serv. (de la familia Carabidae, subfamilia Nebriinae), *Trogloorites breuillei* Jeannel (familia Carabidae, subfamilia Pterostichinae) y *Euryspeonomus (Euryspeonomus) breuillei* Jeannel (familia Leiodidae, subfamilia Leptodirinae; antes Catopidae: Bathysciinae).

Las especies cavernícolas más modificadas entre los Nebriinae habitan en cuevas y en neveros de alta montaña. Siendo llamativos a este respecto diversas especies que habitan en los montes de Djurjura (Argelia), Pirineos franceses, Jura y Cévennes. Para el País Vasco ha sido reportada la especie *Nebria lafresnayeii*, de cavidades en la zona de Alleko, Putxerri y Aparein (Aralar). La especie es propia de los Pirineos franceses y llega hacia el W hasta el pico de Orhy, siendo su hábitat habitual las zonas alpinas por encima de los 1.800 m, donde vive bajo piedras en la proximidad de neveros. En Aralar ha sido encontrada exclusivamente en cuevas, por lo que se trata de una población diferenciada del resto, de claro origen nivícola. O más precisamente, una especie que en niveles subalpinos se comporta como nivícola y en altitudes inferiores como troglobio.

El género *Trogloorites* (de la subfamilia Pterostichinae) es estrictamente troglobio y comprende sólo dos especies: *T.ochsii*, de algunas cavidades de los Alpes marítimos y *T.breuillei*, forma exclusiva y endémica del País Vasco, donde sólo es conocida de cavidades de Aralar (Gipuzkoa y Navarra), Urbasa y Ernio. Su distribución parece evidenciar que las dos especies de *Trogloorites* son los restos de una antigua línea de Pterostichinae que poblaba la cadena pirenaico-provenzal, cuyos representantes actuales han quedado confinados en cuevas en los extremos de su primitiva área. Ha sido descrita una subespecie diferenciada *T.b.mendizabali*, también troglobia, del macizo de Ernio y relieves próximos. La forma típica de *T.breuillei* es también considerada de origen nivícola o endógeo. Ambas especies de carábidos han sido encontradas en bajo número en la zona profunda de la cavidad, debajo de piedras o deambulando sobre paredes y suelos estalagmíticos. Son de hábitos carnívoros (depredadores), alimentándose de colémbolos y, en menor medida, de ácaros y dípteros.

El género *Euryspeonomus* contiene cuatro especies exclusivamente troglobias en dos subgéneros distintos, y son formas endémicas restringidas a Gipuzkoa y Navarra. El subgénero *Euryspeonomus* s.str. y *Urbasolus*. Al primero pertenecen dos especies: *E.breuillei*, de cavidades de Aralar, y *E.mendizabali*, de los macizos de Ernio y Pagoeta. Al segundo otras dos: *E.elseguiti*, exclusivo de Urbasa y Andía, y *E.ciaurizii*, con dos subespecies, de la zona N de Aralar y del Jurásico guipuzcoano.

Todas ellas son de pequeña talla, depigmentadas y anoftalmas, ápteras y con los élitros soldados formando una cámara con aire. Sus hábitos alimentarios son detritívoros saprófagos, y derivan de formas endógeas que habitaron en microespacios entre bloques en los horizontes profundos del suelo. Especies próximas en el género *Speonomus* contienen poblaciones en cuevas y en el MSS en los Pirineos (Juberthie et al, 1980, 1981). Junto al subgénero *Speonomidius* (del género *Speonomus*), los géneros *Euryspeonomus*, *Speocharidius*, *Kobiella*, *Aranzadiella* y *Josettekia*, todos ellos troglobios, son endemismos exclusivos de Gipuzkoa y Navarra. El origen de este conjunto de troglobios supone una amplia diversificación durante el Terciario, seguida de una pulverización específica en los diferentes macizos kársticos (Ginet & Juberthie, 1988). Durante el fin del Terciario y el Pleistoceno los Leptodirinae (= Bathisciinae) deben haber sido diezmados en las zonas glaciadas y de tundra (Bellés, 1986). La región vasca debe haber constituido entonces un centro de diversificación independiente, como lo indica la distribución de las especies y géneros endémicos, con áreas de distribución muy restringidas, limitadas a veces a sólo unas pocas cavidades.

La especie *Euryspeonomus breuili* es abundante en la cueva de Putxerri en la zona profunda, pero sus efectivos son difíciles de observar, porque se refugian en grietas e intersticios bajo bloques y sustratos estalagmíticos y/o arcillosos. Cuando se emplean cebos atrayentes, acuden en número considerable. Sirven de alimento a especies predatoras (especialmente a pseudoescorpiones troglobios *Neobisium*), como hemos tenido ocasión de observar directamente.

En el ecosistema de la cueva encontramos además dos especies de quirópteros y restos óseos de tres especies de roedores. Los quirópteros están representados por el murciélago pequeño de herradura *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein) (de la familia Rhinolophidae) y por el murciélago orejudo *Plecotus auritus* (Linnaeus) (de la familia Vespertilionidae).

El primero de ellos es la especie de preferencias cavernícolas más frecuente en cuevas del País Vasco y generalmente habita en cuevas más frías que otras especies de *Rhinolophus*. Se lo encuentra en bajo número (1-2 ejemplares en cada ocasión) durante todas las estaciones del año y se reproduce en la cavidad. Normalmente se cuelga a gran altura en las paredes de la galería principal, probablemente para evitar temperaturas más frías a nivel del suelo. Por el contrario el orejudo *P.auritus* sólo frecuenta la cueva en invierno y selecciona paredes a baja altura para hibernar. Es la especie más septentrional de las dos europeas del género. En la península ibérica se encuentra sólo en la mitad Norte, en zonas elevadas de montaña. En verano se refugia en árboles, mientras que en invierno suele elegir cuevas frías, en torno a 1.000-1.200 m de altitud y temperatura de 4-5°C (Galán, 1997). Como la especie anterior, no es de costumbres gregarias, encontrándose ejemplares solitarios. Previamente había sido hallada en Aizkorri y en Aralar en las simas de Pago Mari, Larretxiki (zona de Ormazarreta), Basolo (Jurásico central), Saastarri (Urgoniano Sur de Gipuzkoa), y ahora en Putxerri, lo que añade una nueva localidad a las previamente conocidas. En adición, encontramos en la cavidad pequeños restos de guano y fragmentos de huesos largos de quirópteros, probablemente pertenecientes a estas mismas especies (por sus dimensiones), pero sin encontrar cráneos o mandíbulas que permitan una adecuada identificación.

Más abundantes y fáciles de ver son restos óseos de pequeños roedores (que incluían algunas mandíbulas, aunque no cráneos completos). El examen de su dentición y morfología ha permitido identificar tres especies: el topillo oscuro *Pitymys savii* (De Sélys Longchamps), el topillo común *Pitymys duodecimcostatus* (De Sélys Longchamps) (de la familia Microtidae), y el ratoncito de campo *Micromys minutus* (Pallas) (de la familia Muridae). De estas especies, *P.duodecimcostatus* es una especie ibérica submediterránea que alcanza aquí el límite N de su distribución; *Pitymys savii* está más extendida por el sur de Europa alcanzando el N peninsular; mientras que *Micromys minutus* tiene una distribución europea penetrando en la península sólo en la franja vasco-cantábrica.

Estos pequeños ratoncitos de campo y topillos deben frecuentar la zona de entrada de la cavidad, como área de campeo o bien para refugiarse en ella cuando el estado del tiempo empeora. Es probable que los restos óseos puedan incluir otras especies de mamíferos insectívoros (musarañas Soricidae) y/o roedores, sin suficientes restos identificables. Su guano, cadáveres y restos, como en el caso de los quirópteros, constituyen un aporte trófico adicional al ecosistema de la cueva. Los fragmentos óseos, arrastrados por los goteos y pequeñas filtraciones, son dispersados y se localizan en zonas bajas de depósito, próximas a gours y al lago, en zona oscura.

Contabilizamos un total de al menos 40 especies (de invertebrados y vertebrados) para el ecosistema de la cueva. 8 de ellas corresponden a crustáceos acuáticos (ostrácodos, copépodos y anfípodos) y el resto a formas terrestres. Por categorías ecológicas 12 taxa son troglobios, 13 troglófilos y 15 troglóxenos. Cabe destacar que aunque la cavidad había sido muestreada desde fechas tempranas, sólo habían sido reportadas 3 especies (2 pseudoescorpiones y 1 coleóptero), indicación del sesgo antes comentado, introducido por colectores y taxónomos dedicados sólo al estudio de determinados grupos zoológicos, y no a estudios ecológicos de conjunto. De modo parecido, nuestro trabajo no aborda el estudio de microfauna y microorganismos, que podría aportar datos sobre muchos otros taxa y aspectos de interés, pero que no es posible realizar con medios de investigación reducidos o inexistentes. Sirva esta breve reflexión sólo para señalar que estamos muy lejos de conocer aspectos fundamentales sobre la biodiversidad del territorio, ecología y biología de los organismos que habitan en el medio hipógeo, y que constituyen una parte significativa de la biodiversidad global del planeta.

La cueva de Putxerri, por su topografía y localización en una zona alta de un karst de montaña, a caballo entre las vertientes atlántica y mediterránea, entre las placas tectónicas de Iberia y Europa, y en la extremidad de los Pirineos que constituye el Arco Plegado Vasco (prolongación de la Zona Norpirenaica francesa), reúne una serie de caracteres que permitieron su colonización, en distintas épocas, por organismos de linajes procedentes de distintos medios y áreas geográficas. Su colonización del karst involucra una serie de aspectos (ecológicos, biogeográficos y evolutivos), que son discutidos en el siguiente apartado.



Figura 13. Orillas del lago. En aguas altas la galería de acceso al segundo salón queda inundada. La temperatura del agua en época invernal es de 4-5°C.

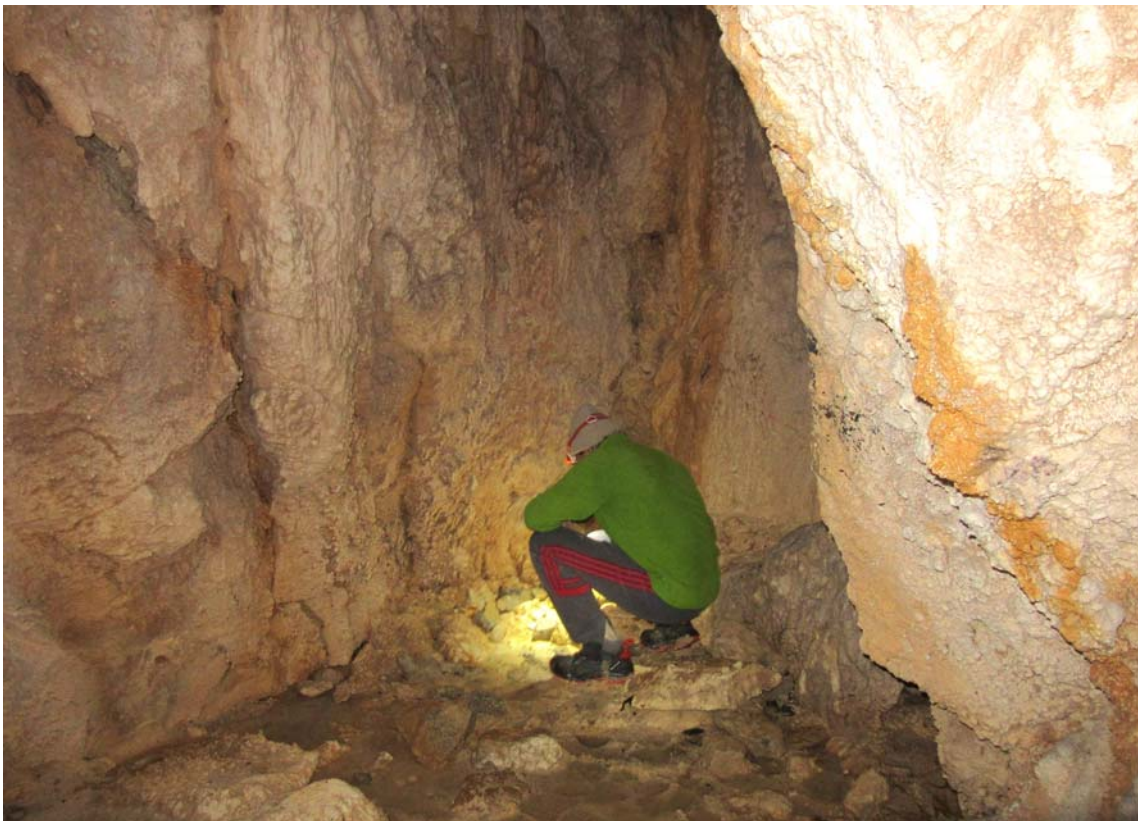


Figura 14. Colectando fauna con malla de plankton en las aguas del lago y fauna terrestre en un nicho lateral.



Figura 15. Tareas de prospección biológica y colecta de fauna cavernícola, en distintos biotopos de la cueva.



Figura 14. Las paredes con recubrimientos de espeleotemas son uno de los biotopos frecuentados por los pseudoescorpiones troglobios (arriba). Un lepidóptero *Scoliopteryx libatryx* cubierto de hongos (debajo).



Figura 17. Diversos aspectos de las tareas de prospección y colecta faunística. Un trabajo detallado y paciente.



Figura 18. Colectando fauna en pequeñas galerías laterales con espeleotemas. Las zonas con paredes húmedas, espeleotemas y algo de arcilla, son biotopos frecuentados por los coleópteros troglobios, donde a menudo tienen sus cámaras de descanso y reproducción en la interfase entre la roca-caja y el sustrato estalagmítico.



Figura 19. Tareas de recolección faunística, con pincel y pinzas blandas de relojero. Los ejemplares se fijan y conservan preferentemente en frasquitos con alcohol etílico al 70 ó 75%.



Figura 20. Aspecto de la galería cerca de la boca y boca de acceso, con el exterior cubierto de nieve. Ha estado nevando mientras estábamos en la cueva.



Figura 21. En algunas salidas nos tocaron fuertes nevadas, que complican los accesos. Algo a tener en cuenta en las zonas altas de la sierra.

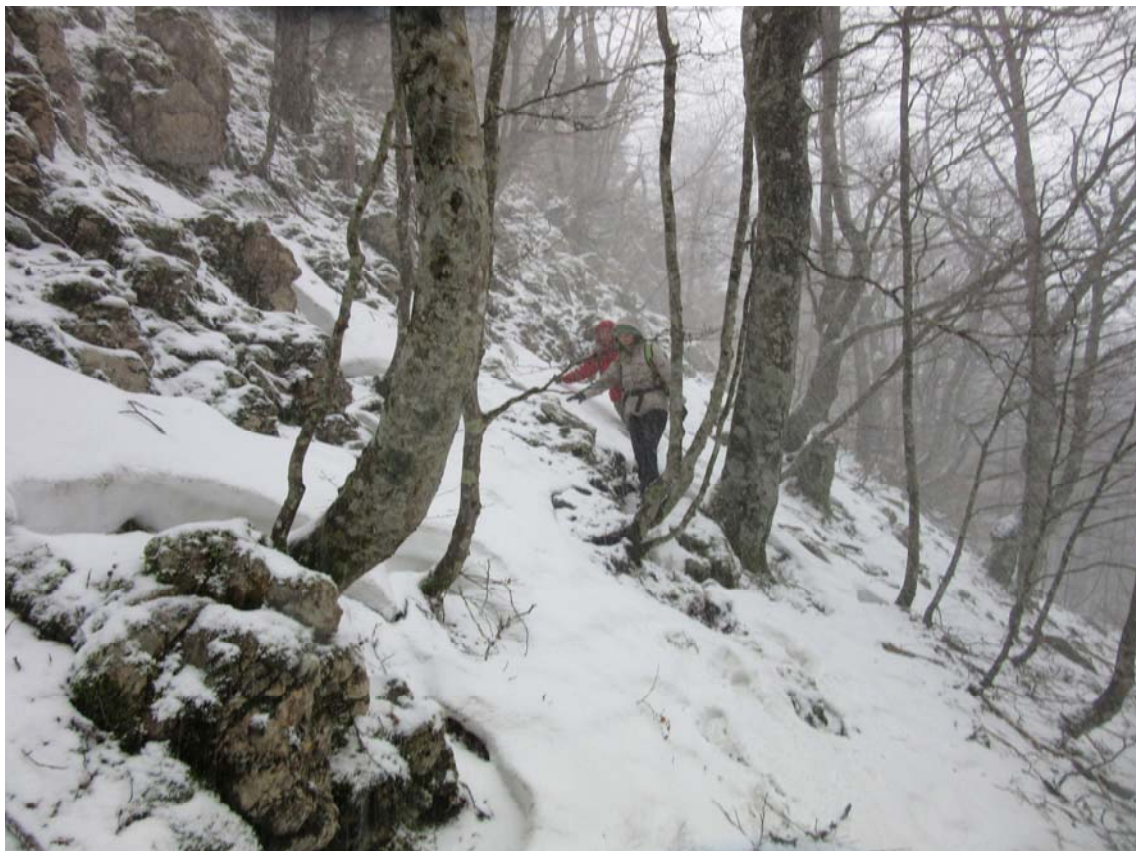


Figura 22. Fuertes pendientes y nieve profunda en el flanco Norte del Putxerri. Puede imaginarse que con una temperatura media 8°C menor que la actual, durante los períodos glaciares Cuaternarios, estarían muy extendidas las condiciones glaciares y de tundra en los niveles altos de la montaña.



Figura 23. Túneles que perforan un escarpe en la ruta de acceso a la cueva del Putxerri, nevando.



Figura 24. Salida de los túneles y descenso hacia el collado Norte, con la cumbre del Putxerri al fondo. Un sector de caliza Urgoniana fuertemente karstificado.



Figura 25. Zona del collado Putxerri - Aparein, en invierno. Parte alta centro-Sur de la Sierra de Aralar.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En primer lugar cabe destacar que la cavidad posee un perfil, primero descendente hasta el lago subterráneo, luego ascendente hasta una segunda sala, que finaliza en una sima, con agua en su fondo. Desde un punto de vista térmico, las cavidades descendentes tienden a acumular aire frío en sus partes bajas, siendo más cálidas las zonas internas altas. A tenor de su dinámica atmosférica el aire tiende a estratificarse, con diferencias térmicas entre unos biotopos y otros, que además pueden variar algo a lo largo del ciclo anual. Un ejemplo de ello lo suministra la selección de los lugares de reposo e hibernación por las dos especies de quirópteros. Y tales diferencias microclimáticas, así como otras del medio ambiente físico, pueden por lo tanto ser seleccionadas por distintas especies de invertebrados. De hecho, la mayor abundancia de troglobios terrestres se da en la segunda sala, más cálida térmicamente, aunque igualmente húmeda.

Para la fauna acuática, es oportuno señalar que la cavidad se localiza en zona alta, con cobertura vegetal de hayedo, a escasa distancia con respecto a la cumbre rocosa de Putxerri. Las aguas de infiltración tienen un corto recorrido y proceden de un área de superficie reducida, por lo que puede pensarse que el suministro de recursos tróficos es limitado (en comparación con cavidades que drenan áreas extensas). Sin embargo, a nivel del endokarst, existe una extensa red de conexiones entre los vacíos que presentan las calizas del afloramiento. Las cuales se extienden sobre un importante volumen de roca, con un desnivel de -680 m hasta la zona de surgencia. Aunque el drenaje de la surgencia deriva hacia el Mediterráneo, el lentejón de Alleko está en continuidad con el de Putxerri, y sus aguas subterráneas drenan hacia ambas vertientes. Por lo que la colonización del endokarst por parte de la fauna que ha dado origen a las formas stygobias (troglobios acuáticos) puede haber seguido una vía remontante, tanto desde la vertiente Cantábrica como desde la Mediterránea (a través de la cuenca del Ebro). Un ejemplo de ello lo suministra el anfípodo *Pseudoniphargus unisexualis*, presente también en el sistema Ormazarreta - Aia Iturrieta, que drena la primera barra caliza del Urgoniano Sur hacia la vertiente Cantábrica (Galán, 2004).

La cobertura edáfica de los afloramientos de caliza y sus intercalaciones de margas, provee medios transicionales para los desplazamientos de fauna, que pueden haber ocurrido en el pasado y actualmente. Proporcionando diversas vías de colonización e intercambio genético entre las especies troglobias, actuales y ancestrales, en sus linajes respectivos.

Por otra parte, 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 iban 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 esta larga evolución en el tiempo, pueden haber colonizado el medio hipógeo en distintas épocas, y con distintas configuraciones del terreno. En general los terrenos Urgonianos debían cubrir en el pasado extensiones mayores sobre el corazón Jurásico de la sierra. 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 troglobios proceden de linajes tropicales, que poblaron la región durante el Terciario. Pueden ser ejemplo de ello los pseudoescorpiones *Neobisium (Blothrus)*, arañeidos *Leptyphantes* y coleópteros *Euryspeonomus*. En cambio los coleópteros *Nebria* y *Trogloorites* tienen un origen nival, datante de alguno de los episodios fríos Pleistocenos. Otros taxa, muy higrofilicos, como isópodos *Trichoniscoides* y diplópodos *Mesoiulus*, pueden haberse extendido en el endokarst en distintas épocas. Los copépodos *Bryocampus* y colémbolos *Typhlogastrura* suministran a su vez ejemplos de formas muscícolas y hemiedáficas. Muchos otros troglófilos pueden tener también un lejano origen, procedentes de medios hemiedáficos e intersticiales. En fin, una suma de posibilidades para diferenciar especies troglobias en distintas épocas y bajo distintas condiciones de interconectividad del karst entre distintas áreas. La mayoría de los troglobios en la región son de hecho formas endémicas y relictas, datantes de distintas épocas. A los que se suman los colonizadores más recientes.

En esta larga historia evolutiva, las poblaciones de las distintas especies experimentaron sin duda múltiples vicisitudes históricas. Algunas se propagaron fácilmente, otras se extinguieron, otras se diversificaron. De hecho las glaciaciones eliminaron de la superficie múltiples linajes tropicales. Los karst del País Vasco, localizados en una región de clima atlántico, han gozado de condiciones de mayor humedad que las áreas mediterráneas durante los distintos episodios climáticos y pueden haber servido de refugio a elementos higrofilicos de muy diversas procedencias: humícolas, subendógeos, muscícolas, nivícolas. En conjunto, las cuevas de la región han mantenido una relativa estabilidad de condiciones húmedas durante el Cuaternario, acumulando troglobios datantes de distintas épocas, y permitiendo disponer de una cierta continuidad en el tiempo de las poblaciones cavernícolas, lo que hizo de la región un centro de diversificación con características propias, para distintos linajes de organismos.

La ocurrencia en una misma cavidad de especies troglobias estrechamente relacionadas, ha sido un tema controversial. En varios trabajos (Galán & Herrera, 1998; Zaragoza & Galán, 2007; entre otros) hemos expuesto cómo esto ocurre en la Naturaleza en distintas situaciones de especiación sympátrica y distribuciones sympátricas, no contempladas por el modelo alopátrico de especiación, pero que ocurren en muchos grupos zoológicos, particularmente en regiones tropicales de alta diversidad.

De hecho, la especiación sympátrica es ampliamente predominante en los grupos zoológicos más ricos en especies, tales como insectos, crustáceos y peces. La especiación sympátrica-parapátrica ofrece alternativas plausibles para explicar la formación de nuevas especies cavernícolas, tanto troglófilas como troglobias, en presencia de flujo de genes (Galán & Herrera, 1998). Estos procesos pueden ocurrir de manera gradual por deriva de hábitat y selección divergente a través de mecanismos intrínsecos de aislamiento pre-cópula, y puede también implicar una rápida divergencia promovida por factores como paedomorfosis, neotenia y recombinación genética. La adaptación al medio hipógeo y la evolución troglobia están moduladas por una activa colonización del hábitat hipógeo por los organismos y se caracteriza por la adversidad creciente del medio, que alcanza valores extremos en el ambiente profundo de las cuevas. Una suma de factores que introducen heterogeneidad en los ecosistemas existentes.

El ecosistema de la cueva de Putxerri presenta en este sentido una composición en especies interesante, 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.

AGRADECIMIENTOS

A Marian Nieto, Ainhoa Miner, Juliane Forstner y José M. Rivas, miembros del Dpto. de Espeleología de la S.C. Aranzadi, por su valiosa ayuda en distintas salidas efectuadas a esta cavidad. A tres revisores anónimos del IVIC (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas), Biosphere Consultacies (Reino Unido) y SCA por la revisión crítica del trabajo y sus útiles sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- Bellés, X. 1986. Distribution of the Iberian Bathysciinae (Coleoptera: Catopidae): An explanation. 9º Congr. Inter. Espeleo., Barcelona, pp: 134-137.
- 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 Gipuzcoa: su ecología, biogeografía y evolución. Munibe (Ciencias Naturales), S.C. Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163.
- Galán, C. 1997. Fauna de Quirópteros del País Vasco. Munibe (Ciencias Naturales), S.C. Aranzadi, 49: 77-100.
- Galán, C. 2004. Espeleología física del karst de Aralar: una visión global de sus principales cavidades y sistemas subterráneos. Pág. web alarar-natura.org (Gobierno Vasco & S.C. Aranzadi), 28 pp.
- Galán, C. 2004. Fauna cavernícola de la Sierra de Aralar: ecología, taxonomía y evolución. Pág. web alarar-natura.org (Gobierno Vasco & S.C. Aranzadi), 22 pp.
- 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.
- 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. Biospéol., 7: 19-52.
- Juberthie, C.; M. Bouillon & B. Delay. 1981. Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone calcaire. Mém. Biospe, 8: 77-94.
- Martens, J. 1969. Die Abgrenzung von Biospezies auf biologisch-etologischer und morphologischer Grundlage am Beispiel der Gattung *Ischyropsalis* C.L. Koch 1839 (Opiliones, Ischyropsalididae). Zool. Jahrb. Syst. Bd., 96: 133-264.
- Mauriés, J. 1974. Intérêt phylogénique et biogéographique de quelques Diplopodes récemment décrits du Nord de l'Espagne. Symp. Zool. Soc. London, 32: 53-63.
- 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. 2004. El género *Nemastomella* Mello-Leitao 1936 (Opiliones: Dyspnoi: Nemastomatidae) en la Península Ibérica, con descripción de la primera especie de Andalucía. Rev. Ibérica de Aracnología, 9: 107-121.
- 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.
- Zaragoza, J. & C. Galán. 2007. Pseudoescorpiones cavernícolas de Gipuzkoa y zonas próximas. Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 14 pp.