

**ADDENDA A LA FAUNA CAVERNÍCOLA DE LA SIERRA DE ENTZIA (ÁLAVA) Y NOTAS SOBRE LA  
DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE ESPECIES TROGLOBIAS.**

Addenda to the cave fauna of the Entzia Mountain range (Álava) and notes on the spatial distribution of troglobites species.



Carlos GALÁN. Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi. Julio 2019.

# ADDENDA A LA FAUNA CAVERNÍCOLA DE LA SIERRA DE ENTZIA (ÁLAVA) Y NOTAS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE ESPECIES TROGLOBIAS.

Addenda to the cave fauna of the Entzia Mountain range (Álava) and notes on the spatial distribution of troglobites species.

---

**Carlos GALÁN.**

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

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

E-mail: [cegalham@yahoo.es](mailto:cegalham@yahoo.es)

Julio 2019.

## RESUMEN

En 2019 efectuamos trabajos de prospección biológica en varias cavidades de la Sierra de Entzia. La sima Ezkarretabaso 4, estudiada con empleo de cebos atrayentes, reveló un interesante ecosistema, con 27 especies cavernícolas (siete troglobios). La cueva de Urigutxi, muestreada con métodos directos, permitió el hallazgo de 11 especies cavernícolas (dos de ellas troglobios). Sin embargo, en ambos casos notamos la ausencia de algunos grupos zoológicos significativos, frecuentes en cuevas de la región. En salidas posteriores hallamos dos especies troglobias adicionales (de colémbolos y anfípodos). Lo que amplía la representación faunística conocida para ambas cavidades y para el karst de la Sierra de Entzia.

La variable presencia o ausencia de las distintas especies en muestreos detallados se repite en el caso de otras cavidades de la región de Entzia - Urbasa. Un aspecto relacionado con la biología y ecología de los organismos, su distribución espacial en el medio hipógeo, sus requerimientos metabólicos y reproductivos, y la desigual distribución de biotopos adecuados para los mismos. Una suma de factores que interactúan de modo complejo y que serán discutidos en esta nota, tras presentar los resultados obtenidos.

*Palabras clave:* Biología subterránea, Ecología, Fauna cavernícola, Karst, Caliza, Factores ambientales, Técnicas de muestreo.

## ABSTRACT

In 2019 we carried out biological prospecting work in several cavities of the Entzia mountain range. The Ezkarretabaso 4 abyss, studied with attractive baits, revealed an interesting ecosystem, with 27 cave-dwelling species (seven troglobites). The cave of Urigutxi, sampled with direct methods, allowed the discovery of 11 cave-dwelling species (two of them troglobites). However, in both cases we note the absence of some significant zoological groups, which are frequent in caves in the region. In later trips we found two additional troglobites species (of collembola and amphipods). This extends the faunal representation known to both cavities and for the karst of the Entzia mountain range.

The variable presence or absence of the different species in detailed sampling is repeated in the case of other cavities of the Entzia-Urbasa region. An aspect related to the biology and ecology of organisms, their spatial distribution in the hypogeous environment, their metabolic and reproductive requirements, and the unequal distribution of biotopes suitable for them. A sum of factors that interact in a complex way and that will be discussed in this note, after presenting the results obtained.

*Keywords:* Subterranean Biology, Ecology, Cave fauna, Karst, Limestone, Environmental factors, Sampling techniques.

## INTRODUCCION

La Sierra de Entzia, situada en el Este de Álava (en la frontera del País Vasco con Navarra), constituye la prolongación natural de la vecina Sierra de Urbasa (Navarra). La Sierra forma un relieve en meseta elevada, algo deprimida en su parte central y limitada a N y S por flancos abruptos. Su estructura forma un sinclinal colgado, de calizas Paleocenas y Eocenas, con intercalación de margas y niveles arenosos. La disposición tabular de la caliza, su intensa fracturación y la elevada pluviometría, son los causantes del gran desarrollo que alcanzan los procesos kársticos, con gran número de dolinas, cuevas y simas. Hidrológicamente la zona de estudio está en continuidad y forma parte del acuífero kárstico del sinclinal central de Urbasa, con surgencia en el nacedero del río Urederra, uno de los manantiales más importantes de Navarra, con 4,5 m<sup>3</sup>/s de caudal medio anual.

En épocas recientes hemos realizado trabajos de exploración y prospección biológica en diversas simas y cuevas de la región, ya que contaban con escasos datos sobre su fauna cavernícola o carecían por completo de ellos. Dos trabajos recientes, en la extensa Sima de Ezkarretabaso 4 (de 1.520 m de desarrollo y -40 m de desnivel), y en la cueva-sima de Urigutxi (de 120 m de desarrollo y -27 m de desnivel), estudiadas con distintos sistemas de muestreo, reveló un interesante conjunto de especies cavernícolas, con formas troglobias acuáticas y terrestres (Galán, 2019 a, 2019 b). En salidas realizadas posteriormente, con objeto de hallar posibles continuaciones de galerías, encontramos mediante prospección directa varias especies troglobias adicionales, que no habían sido halladas durante la realización de los estudios previos.

Este hecho se repite en otras cavidades de Entzia y de la vecina sierra de Urbasa, muestreadas con distintos métodos de colecta, y donde no siempre los muestreos detallados con empleo de cebos atrayentes permiten obtener toda la información sobre la biodiversidad de los ecosistemas cavernícolas. También, en el caso de especies troglógenas y troglófilas, encontramos en algunas cuevas ausencias de grupos zoológicos significativos, muy comunes en cavidades de la región. Hechos que resultan enigmáticos o al menos curiosos, y que tratamos de esclarecer o de hallar una explicación satisfactoria.

Seguramente esto tiene que ver con la distribución espacial en el endokarst de representantes de las poblaciones de las distintas especies cavernícolas, relacionada a su vez con sus requerimientos tróficos y ecológicos, y con la desigual distribución de biotopos adecuados para los mismos. La efectividad de distintos métodos de muestreo y captura plantea a su vez diversos interrogantes. De igual modo pueden existir factores antrópicos que afectan a la constatada declinación y pérdida de diversidad que perturba actualmente a los ecosistemas hipógeos y de superficie en el País Vasco y Navarra. Un conjunto de hechos y factores que serán analizados y discutidos a lo largo del texto.

El trabajo está estructurado en tres partes distintas. En primer lugar, expondremos los datos sobre las nuevas especies halladas en las simas de Ezkarretabaso 4 y Urigutxi, ya que amplían la representación faunística conocida para el karst de la Sierra de Entzia. En segundo lugar, se realiza un análisis comparado de la fauna hallada en distintas cavidades estudiadas recientemente en Entzia y Urbasa. Y por último se aborda el tema de los factores que afectan a la distribución espacial, ausencia o presencia de especies o grupos zoológicos significativos, declinación de las poblaciones, y probables causas e interrelaciones.

## MATERIAL Y METODOS

Las cavidades fueron exploradas con los equipos habituales en espeleología: frontales Leds, cuerda estática y jumars, material para instalación (clavos de expansión) y material topográfico Suunto (brújula, clinómetro). Las muestras de fauna se colectaron mediante prospección directa, empleo de cebos atrayentes y revisión de pequeños cuerpos de agua. El material fue preservado en alcohol etílico al 70% y fue estudiado en laboratorio bajo microscopio binocular Nikon. Se tomaron fotografías con una cámara digital Panasonic. Se revisó la información publicada sobre fauna y se efectuó un análisis comparado de los datos obtenidos.

## RESULTADOS

1. La sima de Ezkarretabaso 4 está situada en la parte SE de la Sierra de Entzia, sobre la llanada de Uraska, a 2,2 km al W de la muga con Navarra, a 3,5 km al N de Kontrasta (Álava) y a 4 km al NW de Larraona (Navarra). Las coordenadas ETRS89, UTM30N de la boca de la sima son: N 4.739.353; E 557.579; Altitud 1.006 m snm. La cavidad fue objeto de un detallado trabajo de prospección faunística en la primavera de 2019, cuyos resultados fueron objeto de una publicación (Galán 2019 a) en la que se citan 27 especies cavernícolas para la cueva, incluyendo 7 especies troglobias (5 terrestres, de opiliones, diplópodos, colémbolos y coleópteros, y 2 acuáticas, de crustáceos harpacticóideos y bathyneláceos).

La sima-cueva de Urigutxi se sitúa sobre el límite entre Entzia y Urbasa, en su parte central, estando su boca en Navarra. Las coordenadas ETRS89, UTM30N de la boca de la cueva son: N 4.740.797; E 560.727; Altitud 970 m snm. La cavidad fue objeto de otro trabajo de prospección faunística en la misma época (Galán, 2019 b), en la que se encontraron 11 invertebrados cavernícolas, incluyendo 2 especies troglobias (de diplópodos y coleópteros).

Tres semanas después de concluidos dichos trabajos, efectuamos nuevas salidas para explorar en detalle, en busca de posibles continuaciones, un sector de la zona profunda de Ezkarretabaso (en la galería inferior NW) y una gatera en la zona terminal de Urigutxi. En el transcurso de las mismas hallamos dos especies troglobias adicionales, no encontradas en los muestreos previos. Son estas: el colémbolo *Pseudosinella unguilonginea* Jordana & Beruete, 1983 (Entomobryidae), hallado en ambas cavidades, y el anfípodo *Pseudoniphargus gorbeanus* Notenboom, 1986 (Hadziidae), hallado en Ezkarretabaso.

*Pseudosinella unguilonginea* es una especie troglobia altamente modificada, carente de ojos, cuerpo blanco, depigmentado, de 2 mm. Posee uñas muy delgadas y largas, con un diminuto diente externo. Este carácter es interpretado como una adaptación para trepar sobre paredes cubiertas por películas de agua. La especie fue descrita de cavidades en el Sur de Urbasa (Akuandi, Urigutxi, Ostolaza) donde fue colectada sobre estalactitas y estalagmitas activas de toba caliza (Jordana & Beruete, 1983).

En la cueva-sima de Urigutxi nosotros habíamos encontrado sobre restos vegetales de madera muerta, en el nivel superior de la cueva, colémbolos *Isotomiella minor* Schaeffer (Isotomidae), especie troglófila, de 1,3 mm de talla, depigmentada y anoftalma, que también habita en el humus y hojarasca del bosque superior (Galán, 2019 b), pero no a *Pseudosinella unguilonginea*. Esta última especie fue colectada en salida posterior en la zona profunda, en la gran sala y galerías inferiores, sobre sustrato estalagmítico con restos orgánicos dispersos de fragmentos de hojarasca.

En la sima Ezkarretabaso 4 previamente colectamos dos especies de colémbolos: la forma troglófila *Isotomiella minor* Schaeffer (Isotomidae), frecuente entre restos orgánicos en el cono de derrubios de la sima de entrada, y la forma troglobia *Pseudosinella subinflata* Gisin & Gama (Entomobryidae), de 2 mm de talla y furca muy desarrollada, hallada también entre restos de madera, guano y suelos estalagmíticos, en la galería principal y galería inferior SE, resultando abundante en los cebos (Galán, 2019 a). En cambio, *P. unguilonginea* fue colectada en salida posterior entre sedimentos arcillosos sobre suelo estalagmítico en la galería inferior NW, en la zona profunda, muy alejada de la boca. Debido a que en los muestreos con cebos sólo colectamos algunos ejemplares de la especie troglobia *P. subinflata*, subsiste la duda de si otros observados pudieran corresponder a *P. unguilonginea*. En todo caso, los datos obtenidos muestran una distribución separada de ambas especies en la sima, en la zona profunda.

La segunda especie troglobia hallada en la sima Ezkarretabaso 4 corresponde al anfípodo *Pseudoniphargus gorbeanus*, de la familia Hadziidae, encontrada también en la galería inferior NW, en la zona profunda, tras pasar un sector con grandes pozas de agua y la tercera vertical de la cavidad, de -6 m, donde se forma una sala con grandes depósitos arcillosos y varias continuaciones. El biotopo de colecta es el curso activo del río, con lecho de gravas y arcilla, en un sector con corriente en la base de una gatera, cuyas aguas derivan hacia el acuífero profundo. Esta especie de crustáceo alcanza 5 mm de talla, es depigmentada y anoftalma, y no había sido observada ni colectada mediante cebos y filtrados con malla de plancton entre las numerosas pozas de agua y gours existentes en otras galerías a lo largo de la cavidad, de 1,5 km.

La especie *P. gorbeanus* fue descrita de la cueva de Mairuelegorreta, Artzegi'ko koba y un manantial cercano, todos ellos muy próximos, en el área de Zigoitia, flanco Sur del Gorbea, Álava (Notenboom, 1986). La especie es muy próxima a *P. jereanus*, de la cueva del Agua, en Quincoces de Yuso (Burgos), cavidad surgente que drena buena parte del acuífero kárstico de Sierra Salvada (Álava). Ambas especies se distribuyen en zonas de cabecera de cuenca de los ríos Jerea y Zadorra, tributarios del Ebro. También presenta afinidades con *P. vasconiensis*, ampliamente distribuida en los karsts de Gipuzkoa y W de Navarra, en cuencas tributarias al Mar Cantábrico y al Ebro. En años recientes también encontramos la especie *P. gorbeanus* en la cueva de Urdoleta (karst de San Pedro (Álava) (Galán et al, 2017), cavidad surgente tributaria de otra de las cabeceras de cuenca del río Zadorra y del Ebro.

El género *Pseudoniphargus* comprende un conjunto de especies stygobias, altamente troglomorfas, de antiguo origen marino, las cuales poblaron las aguas subterráneas continentales (kársticas e intersticiales) a partir del mar, en áreas que durante el pasado (Cretácico a Terciario temprano) estuvieron cubiertas por mares epicontinentales. Las especies stygobias del género tienen un alto grado de endemismo, con distribuciones restringidas y fuerte tendencia a limitarse a una cuenca hidrográfica. 14 especies de *Pseudoniphargus* están presentes en el Norte ibérico: 7 de ellas, del País Vasco (3 de ellas de Gipuzkoa), son exclusivamente cavernícolas, mientras que otras 7, del N ibérico (Cantabria, Asturias, Burgos) comprenden formas fundamentalmente hyporheicas o intersticiales (Galán, 1993, 2012).

Todas las especies del género guardan entre sí diferencias morfológicas muy pequeñas, en general restringidas a unos pocos apéndices, particularmente en el gnatópodo 2, pereiópodos (especialmente 5 a 7), urópodos (especialmente el 3), y telson. Cada población aislada se desvía un poco de las otras en su morfología, y ya sea que estas diferencias sean intra o interespecíficas es con frecuencia difícil de interpretar. Especialmente cuando ellas se refieren al grado de elongación de algunos apéndices. De hecho, los ejemplares de la población de la sima de Ezkarretabaso 4 manifiestan caracteres intermedios entre *P. gorbeanus* y *P. jereanus*, aunque en conjunto comparte mayores similitudes con *P. gorbeanus*. También introduce gran complicación la variabilidad existente en el interior de las poblaciones, ya que existen diferencias según el sexo (machos y hembras) y tamaño (edad) de los individuos, estando bien desarrollados los caracteres-diagnósticos sólo en los adultos de tallas más grandes, que han experimentado varias mudas después de alcanzar la madurez.

Al respecto, queremos introducir un comentario sobre taxonomía. Originalmente las distintas poblaciones de *Pseudoniphargus* eran agrupadas en una única especie: *Pseudoniphargus africanus* Chevreux, 1901, de muy amplia distribución. Margalef (1970 a, 1970 b) muestra la ocurrencia de la especie en cavidades del País Vasco, Cantabria, Huesca, y otras localidades ibéricas, señalando su plasticidad morfológica y ecológica, correspondiente a un grupo de especies próximas de hábitos hipógeos, insuficientemente investigado. Progresivamente diversos autores (Ginet, 1977; Karaman, 1978; Stock, 1980) erigen un conjunto de 9 especies para el total del género, quedando la especie-tipo *africanus* restringida a pozos de aguas freáticas en Argelia.

Para el N de la península ibérica Stock (1980) reconoce dos especies (*P. elongatus*, *P. unisexualis*), con una población separada de *P. elongatus* de las cuevas de Zugarramurdi-Urdax y Aizbitarte (Gipuzkoa). 11 nuevas especies son descritas por Notenboom (1986) para la región vasco-cantábrica, elevando el conjunto a un total de 14 taxa distintos, 7 de ellas del País Vasco y 3 más de karst limítrofes con Cantabria y Burgos. Notenboom efectúa dos campañas de muestreo de aguas subterráneas en la región, en 1983 y 1984, y revisa el material usado por Stock (1980), que reposa en las colecciones del Museo de Zoología de Amsterdam, pero en general sus colectas se efectúan en napas parafuviales de ríos (medio hyporheico), pozos y surgencias, muestreando escasas cuevas.

Por su parte la Colección de Bioespeleología de la S.C.Aranzadi albergaba (para 1984) 256 ejemplares de *Pseudoniphargus elongatus* y *P.unisexualis* de 41 cavidades (cuevas y simas) del País Vasco y Navarra, identificadas por el Dr. A. Galán (del Instituto Oceanográfico de Reikjavík, Islandia, especialista en anfípodos de Europa y América), según los trabajos de Stock (1980). A ello se han agregado 52 ejemplares de 20 cavidades más, identificadas después, según la taxonomía de Notenboom (1986).

Ciñéndonos exclusivamente a la región vasca, la revisión de estos materiales mostró muchas inconsistencias, encontrando muchos casos con formas intermedias entre *P.elongatus*-*P.incantatus* y entre *P.vasconiensis*-*P.unisexualis*. Una revisión detallada probablemente permitirá invalidar algunas especies y reducir el antiguo grupo *africanus* en la región vasca a sólo 4-5 especies, quedando otras diferencias por debajo del rango específico.

La clave dicotómica de determinación de las especies ibéricas del género *Pseudoniphargus* (de: Notenboom, 1987) comienza su primer ítem separando según si "el exopodito del urópodo 3 del macho es fuertemente elongado (15 veces más largo que su anchura) o no tan fuertemente elongado (hasta 14 veces más largo que su ancho)". Nótese que para un animal de 5 mm de talla, ese artejo tiene una longitud de décimas de mm y su ancho o diámetro en torno a 15 veces menos (0,007 mm), por lo que se requiere sería microscopía para empezar a utilizar la clave. Además, obsérvese que tal rasgo no es una pieza bucal distinta, ni un número distinto de artejos en las antenas, ni cualesquiera otros rasgos morfológicos significativos, sino que simplemente ilustra sobre la sutil elongación de un apéndice, es decir, si el animalito en cuestión es un poquito más robusto o levemente más delgado.

Ejemplos de este tipo nos hemos encontrado al tratar de identificar ejemplares de simas de Aralar, con rasgos intermedios entre *P.unisexualis* y *P.vasconiensis*, lo que a menudo se traduce en si los ejemplares poseen algunos apéndices más robustos o más estilizados, que es el equivalente a comparar un robusto albañil o deportista con un delgado oficinista, diferencias que sin duda pueden existir pero que están por debajo del rango específico. Y creemos que la diferencia de altitud entre localidades (temperaturas más bajas en cuevas más altas y frías) es suficiente para causar esas muy leves diferencias, por otro lado comprendidas dentro del rango de variabilidad morfológica de una simple especie.

Se puede entender que estas descripciones específicas son válidas cuando se cuenta con pocos ejemplares de escasas localidades y se aprecia que esta variabilidad resulta agrupable y difiere de una población a otra. Pero al encontrar mayor número de ejemplares de un conjunto mayor de localidades, con toda una gama de caracteres intermedios, difícilmente agrupables, conviene reunir los agregados en un único taxón, señalando sí las variables diferencias entre ejemplares y/o poblaciones, o el rasgo peculiar de algún carácter en alguna de ellas.

Sirva este breve comentario sólo para indicar que la taxonomía de este género de anfípodos troglobios ha sido objeto de creciente criticismo, es muy discutible y necesita una revisión, ya que actualmente presenta muchos problemas para discriminar adecuadamente o atribuir poblaciones a las distintas especies descritas. Los ejemplares de Ezkarretabaso 4, que atribuimos a *P.gorbeanus*, comparten varios caracteres-diagnósticos con *P.jereanus*, por lo que también en este caso es posible que estemos en presencia de dos poblaciones de una sola especie. En todo caso, lo que resulta claro es que en el estudio previo de la cavidad, con empleo de cebos atrayentes y filtrados con malla de plancton, no habíamos encontrado ningún ejemplar de anfípodo, y que esta especie apareció localizada en un sector del río de la galería NW, en conexión con el acuífero profundo, y no en los numerosos gours y cuerpos de agua existentes en otras galerías de la sima.

2. En segundo lugar, trataremos de comparar la presencia o ausencia de especies, de grupos zoológicos representativos, hallada en años recientes en diversas cavidades de Entzia y parte W Urbasa. Para ello tomamos los datos de 5 cavidades: Sima de Ezkarretabaso 4 y Cueva de las Armas (Sierra de Entzia), Cueva-sima Urigutxi (en el límite Urbasa-Entzia), Sima Urbasa 11 y Sima Lezeaundi (en la parte NW de la Sierra de Urbasa). Referencias detalladas de los trabajos biológicos realizados en estas 5 cavidades, así como datos hidrogeológicos, descripciones y topografías, pueden consultarse en: para Ezkarretabaso 4 (Galán, 2019 a), para Cueva de las Armas (Galán et al, 2019), Urigutxi (Galán, 2019 b), Sima Urbasa 11 (Galán & Nieto, 2018), Lezeaundi (Galán & Rivas, 2019), respectivamente. A continuación, una descripción sucinta de las cavidades (Imágenes en Figuras 01 á 28).

- *Sima de Ezkarretabaso 4*: De entrada vertical (sima de -12 m), tiene 1.520 m de galerías subhorizontales, con otras pequeñas simas internas, alcanzando una profundidad de -40 m. Desarrollada en dolomías, calizas dolomíticas y calcarenitas de edad Daniense (Paleoceno). Tiene pequeños ríos subterráneos, extensos gours y pozas de agua.

- *Cueva de las Armas*: Cueva descendente, de 158 m de desarrollo, con una pequeña sima interna en su parte media. Alcanza -32 m de desnivel. Se desarrolla en calizas masivas y calcarenitas de edad Thanetiense (Paleoceno). No posee cursos de agua, salvo pequeñas filtraciones y una pequeña poza de agua terminal.

- *Cueva-sima de Urigutxi*: De entrada horizontal, tiene varias simas internas (de -7 y -15 m) que separan galerías y salas a varios niveles. Totaliza 122 m de desarrollo y -27 m de desnivel. Se desarrolla en calcarenitas arenosas microconglomeráticas y calizas bioclásticas masivas de edad Luteciense - Thanetiense (Eoceno- Paleoceno terminal). Posee un pequeño curso de agua.

- *Sima Urbasa 11*: Una estrecha boca con una sima vertical de -14 m da acceso a una amplia galería, con un lago en su parte media y una sala terminal. Otra sima interna, de -7 m, lleva a una galería inferior, con un pequeño río subterráneo, finalizado en un sifón en la cota -28 m, tras un desarrollo espacial de 258 m. Se desarrolla en calizas dolomíticas de edad Daniense (Paleoceno).

- *Sima Lezeaudi*: Su boca es una enorme depresión (102 m de largo x 72 m de ancho y 35 m de altura) en cuyo fondo, a través de dos pequeñas aberturas, se accede a una red de simas, salas y galerías de 440 m de desarrollo y -70 m de desnivel. Se desarrolla en calcarenitas masivas con nummulites de edad Luteciense (Eoceno). No posee cursos de agua, sólo pequeñas filtraciones.

Las cavidades citadas se localizan a altitudes comprendidas entre 890 y 1.050 m snm, drenando todas ellas al acuífero kárstico del sinclinal central de Urbasa, con descarga en el nacedero del río Urederra, tributario del Ebro (vertiente Mediterránea). La fauna cavernícola hallada comprende: 29 especies distintas (9 troglobios) en EZK - Ezkarretabaso 4; 25 especies (2 troglobios) en ARM - Las Armas; 12 especies (3 troglobios) en URI - Urigutxi; 20 especies (9 troglobios) en URB - Urbasa 11; y 10 especies (3 troglobios) en LEZ - Lezeaudi. Algunas especies se presentan en varias cavidades, por lo que en total suman 56 especies cavernícolas: 14 troglobios, 19 troglófilos, 23 troglógenos (seis de ellos sólo restos óseos). Ver listado detallado en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Lista de las 56 especies cavernícolas identificadas (14 de ellas troglobios), en las cinco cavidades, con indicación de su categoría ecológica.

Grupo y Familia	Especie	EZK	ARM	URI	URB	LEZ	Cat. ecológica
Oligochaeta. Lumbricidae	<i>Eisenia lucens</i> (Waga)	+		+			Troglógeno
Mollusca. Clausiliidae	<i>Clausilia bidentata pyrenaica</i> (Charpentier)	+	+				Troglógeno
Mollusca. Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller)		+				Troglógeno
Mollusca. Zonitidae	<i>Oxychilus arcasianus</i> (Servain)	+	+				Troglófilo
Mollusca. Zonitidae	<i>Retinella nitens</i> (Gmelin)		+				Troglófilo
Opiliones. Travuniidae	<i>Peltonychia clavigera</i> Simon		+				Troglófilo
Opiliones. Travuniidae	<i>Kratochvillola navarica</i> (Simon)	+			+	+	Troglobio
Opiliones. Ischyropsalididae	<i>Ischyropsalis nodifera</i> Simon				+		Troglófilo
Opiliones. Sclerosomatidae	<i>Gyas titanus</i> Simon				+		Troglófilo
Araneida. Agelenidae	<i>Tegenaria inermis</i> Simon	+	+				Troglófilo
Araneida. Tetragnathidae	<i>Meta menardi</i> (Latreille)			+			Troglófilo
Araneida. Tetragnathidae	<i>Metellina meriane</i> (Scopoli)	+	+	+			Troglófilo
Araneida. Linyphiidae	<i>Leptyphantus cavicola</i> Simon				+		Troglobio
Ostracoda. Cypridae	<i>Candona vasconica</i> (Margalef)	+					Stygófilo
Copepoda. Cyclopidae	<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer)	+			+		Stygófilo
Copepoda. Cyclopidae	<i>Acanthocyclops bisetosus</i> Rehberg	+			+		Stygófilo
Copepoda. Canthocamptidae	<i>Bryocamptus pyrenaicus</i> Chappuis	+			+		Stygbio
Syncarida. Parabathynellidae	<i>Iberobathynella fagei</i> (Delamare & Angelier)	+					Stygbio
Isopoda. Oniscidae	<i>Oniscus asellus</i> Linné		+				Troglógeno
Isopoda. Trichoniscidae	<i>Trichoniscoides cavernicola</i> Budde-Lund				+	+	Troglobio
Amphipoda. Hadziidae	<i>Pseudoniphargus gorbeanus</i> Notenboom	+					Stygbio
Diplopoda. Glomeridae	<i>Trachysphaera drescoi</i> Conde & Demange			+			Troglobio
Diplopoda. Julidae	<i>Mesoiulus cavernarum</i> Verhoeff	+			+		Troglobio
Diplopoda. Polydesmidae	<i>Polydesmus coriaceus</i> Porat				+		Troglófilo
Chilopoda. Lithobiidae	<i>Lithobius tricuspis multidentis</i> Demange		+				Troglófilo
Chilopoda. Lithobiidae	<i>Lithobius tricuspis</i> Meiner			+			Troglófilo
Collembola. Entomobryidae	<i>Pseudosinella subinflata</i> Gisin & Gama	+	+				Troglobio
Collembola. Entomobryidae	<i>Pseudosinella unguilonginea</i> Jordana & Beruete	+		+			Troglobio
Collembola. Entomobryidae	<i>Pseudosinella luquei</i> Beruete & Jordana				+		Troglobio
Collembola. Tomoceridae	<i>Tomocerus minor</i> Lubbock				+		Troglófilo
Collembola. Isotomidae	<i>Isotomiella minor</i> Schaeffer	+		+			Troglófilo
Diptera. Sciaridae	<i>Lycoria</i> sp.	+		+			Troglógeno
Diptera. Mycetophilidae	<i>Rhymosia fenestralis</i> (Meigen)	+	+	+			Troglófilo
Diptera. Limoniidae	<i>Limonia nubeculosa</i> Meigen	+	+				Troglógeno
Diptera. Culicidae	<i>Culex pipiens</i> Linnaeus	+	+				Troglógeno
Diptera. Phoridae	<i>Phora pusilla</i> Meigen			+			Troglógeno
Diptera. Phoridae	<i>Hypocera flavimana</i> (Meigen)			+			Troglógeno
Lepidoptera. Geometridae	<i>Triphosa dubitata</i> (Linnaeus)	+	+			+	Troglógeno
Lepidoptera. Noctuidae	<i>Scoliopteryx libatrix</i> (Linnaeus)	+	+			+	Troglógeno
Trichoptera. Limnephilidae	<i>Micropterna fissa</i> McLachlan	+					Troglógeno
Trichoptera. Limnephilidae	<i>Stenophilax</i> sp.		+				Troglógeno

Coleoptera. Carabidae	<i>Trogloorites breuilli</i> Jeannel					+		Troglobio
Coleoptera. Chrysomelidae	<i>Oreina caerulea</i> (Olivier)	+						Troglógeno
Coleoptera. Ptomaphaginae	<i>Ptomaphagus tenuicornis</i> Rosenhauer		+			+		Troglófilo
Coleoptera. Anemadinidae	<i>Speonemadus clathratus</i> (Perris)		+			+		Troglófilo
Coleoptera. Cholevinae	<i>Choleva cisteloidea</i> Frolch		+					Troglógeno
Coleoptera. Catopinae	<i>Sciodreporides watsoni</i> Spence		+					Troglógeno
Coleoptera. Leiodidae Leptodirini	<i>Bathysciola schiodtei breuilli</i> Bolívar	+		+		+		Troglobio
Coleoptera. Leiodidae Leptodirini	<i>Euryspeonomus (Urbasolus) eloseguii</i> Español	+	+			+	+	Troglobio
Chiroptera. Rhinolophidae	<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein)	+	+					Troglógeno
Chiroptera. Vespertilionidae	<i>Myotis daubentonii</i> (Kuhl). Esqueleto completo						+	Troglógeno
Insectivora. Soricidae	<i>Crocidura russula</i> (Herman). Restos óseos	+	+					Troglógeno
Rodentia. Muridae & Microtidae	Indeterm. & <i>Microtus</i> sp. Restos óseos			+/+			-/+	Troglógeno
Rodentia. Gliridae	<i>Glis glis</i> (Linnaeus). Restos óseos						+	Troglógeno
Carnivora. Mustelidae	<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus. Restos óseos						+	Troglógeno

Los datos de la Tabla 1 muestran a su vez que la representación de fauna cavernícola para la Sierra de Entzia asciende al menos a 44 taxa e incluye 10 especies de artrópodos troglobios (acuáticos y terrestres).

No incluida en la tabla, destaca la ocurrencia de amebas gigantes Trichiida (protozoos Mycetozoa) troglobios, y de muy diversos tapices de bacterias, en 4 de las 5 cuevas muestreadas en Entzia - Urbasa (la excepción es la sima Urbasa 11), lo que constituye el primer reporte de este grupo de amebas cavernícolas, frecuentes en cavidades de Gipuzkoa (Galán & Nieto, 2010) para la región.

La fauna troglógena está desigualmente representada e incluye diversos grupos. Los oligoquetos y moluscos gasterópodos (de varias familias) son frecuentes en las cavidades de Entzia y faltan en las de Urbasa. Igualmente numerosas especies de dípteros y tricópteros están presentes en Entzia y faltan en Urbasa. Mientras que los lepidópteros se presentan sólo en algunas cuevas. En este sentido, las ausencias en LEZ resultan notorias, ya que sólo encontramos en muy bajo número lepidópteros, estando ausentes numerosas especies de grupos tales como: gasterópodos, araneidos, opiliones, diplópodos, colémbolos, tricópteros y dípteros. Probablemente esta falta de observaciones se deba a que se trata de una cueva fría y es la única muestreada en época invernal (las restantes lo fueron en primavera). Las ausencias de grupos de troglógenos muy comunes en URB probablemente se deban a que se trata de una sima con una pequeña boca de entrada que de inmediato da paso a una amplia galería (de elevada humedad e isotérmica). La ocurrencia de tricópteros (presentes sólo en 2 cavidades de Entzia) puede muy bien deberse a su mayor proximidad a cursos de agua y a que acuden a las cuevas para reproducirse en un momento determinado de su ciclo anual (de hecho, en EZK se encontraron ejemplares en cópula, a fines de la época primaveral).

La ocurrencia de restos óseos de mamíferos salvajes es desigual, encontrando la mayor diversidad en LEZ (con restos de Gliridae y Mustelidae). Otros micromamíferos (pequeños roedores Muridae y Microtidae) se encuentran en cavidades de ambas sierras, mientras que insectívoros Soricidae sólo fueron hallados en Entzia. Probablemente, parte de este material es arrastrado desde superficie o desde la zona de entrada, desigualmente frecuentada por micromamíferos.

En las cavidades de Entzia, una importante población de quirópteros *Rhinolophus hipposideros* utiliza y frecuenta varias cuevas, habiéndose encontrado un importante grupo de esta especie en ARM, mientras que en EZK encontramos ejemplares dispersos hasta a 800 m en el interior de la sima. En Urbasa hallamos en LEZ un esqueleto completo de *Myotis daubentonii* en una galería de la zona profunda. Es probable que otras especies de quirópteros utilicen alguna de estas cuevas y simas para hibernar o como refugio ocasional.

La fauna troglófila está también representada por diversos grupos. Caracoles terrestres Zonitidae están representados en Entzia, pero faltan en Urbasa. Probablemente esto pueda asociarse a la mayor abundancia de dípteros, lepidópteros, tricópteros y meiofauna de colémbolos, ácaros y materiales orgánicos en los conos de derrubios y zonas de entrada de cavidades en Entzia, aunque se trata de especies de amplia distribución, frecuentes en cavidades de la región. De modo inverso, encontramos opiliones troglófilos Ischyropsalididae y Sclerosomatidae en cavidades de Urbasa, pero no en Entzia, mientras que araneidos troglófilos muy comunes se encuentran fundamentalmente en Entzia, así como opiliones troglófilos Travuniidae.

Entre la fauna acuática encontramos crustáceos troglófilos ostrácodos Cypridae y copépodos Cyclopidae en cavidades de ambas sierras (EZK y URB), que son las que poseen cursos de agua de mayor entidad.

Diplópodos Polydesmidae y quilópodos Lithobiidae, troglófilos, se encuentran desigualmente distribuidos en cavidades de ambas sierras. Colémbolos Tomoceridae sólo fueron hallados en URB, mientras que ejemplares de Isotomidae fueron hallados en EZK y URI. Dípteros troglófilos Mycetophilidae se encontraron en EZK, ARM y URI, faltando en las otras dos cavidades de Urbasa. Estas diferencias probablemente corresponden a requerimientos tróficos y/o reproductivos de las distintas especies en distintos momentos del año.

Entre los coleópteros, tres especies troglógenas (de Chrysomelidae, Cholevinae y Catopinae) se presentan en cavidades de Entzia, mientras que otras dos especies troglófilas (de Ptomaphaginae y Anemadinidae) se presentan sólo en algunas cuevas, de Urbasa y Entzia (URB y ARM), poseyendo la cueva de las Armas (ARM) la mayor diversidad de estos coleópteros, aparentemente asociada a la abundante hojarasca, de condición relativamente seca, en la zona de entrada de esta cueva.

La presencia o ausencia de especies troglobias resulta igualmente curiosa. Opiliones *Kratochviliola navarica* habitan en EZK, URB y LEZ, en la zona profunda de las cuevas más grandes. El araneido troglobio *Leptyphantes cavicola* sólo fue hallado en URB.

Isópodos terrestres troglobios *Trichoniscoides cavernicola* fueron hallados sólo en dos cavidades de Urbasa (URB y LEZ) faltando en las de Entzia, en biotopos ampliamente equivalentes. En general, llama la atención la escasez de isópodos en la mayoría de las cuevas, ya que aparte de esta especie, sólo hallamos la forma troglógena *Oniscus asellus* en una cavidad (ARM).

Entre la fauna acuática, encontramos tres especies troglobias. El copépodo troglobio *Bryocamptus pyrenaicus* fue hallado en los ríos subterráneos de EZK y URB. Previamente era conocida de cavidades de la vertiente pirenaica francesa y de Aralar (Lescher Moutoué, 1973; Ginet & Juberthie, 1987; Galán, 1993). Mientras que el syncárido batyneláceo *Iberobathynella fagei* y el anfípodo *Pseudoniphargus gorbeanus* (Hadziidae) sólo fueron hallados en las aguas subterráneas de EZK, en sectores muy localizados.

Los diplópodos troglobios están representados por dos especies. El raro glomérico *Trachysphaera drescoi* sólo fue hallado en URI (límite Urbasa - Entzia), mientras que el iúlido *Mesoiulus cavernarum* se presenta en cavidades de ambas sierras (EZK y URB). Ambas especies son de gran interés filogenético y biogeográfico (Mauriés, 1974).

Colémbolos troglobios Entomobryidae son frecuentes en distintas cavidades y están representados por tres especies del género *Pseudosinella*: *P.subinflata* (en EZK y ARM), *P.unguilonginea* (en EZK y URI), y *P.luquei* (en URB). La primera de ellas tiene una amplia distribución y ha sido hallada en cavidades de Urbasa (Zunbeltz), Aralar, Lanz, Arrarás y algunos macizos guipuzcoanos (Ubarán); la segunda está presente en otras cuevas de Urbasa Sur (Akuandi, Ostolaza); mientras que la tercera posee una distribución mucho más amplia: ha sido hallada en otras cavidades de Urbasa (Arleze y Cerro Viejo), Entzia (Iguarán y Zarpia), Aralar (Ormarzeta I y Troskaeta, Navarra y Gipuzkoa), Gorbea (Supelegor y Mairuelegorreta, Álava y Bizkaia), Ayassayger (en Larrau, Zuberoa), y otras localidades de Cantabria y Asturias (Jordana & Beruete, 1983; Galán, 2012). Pese a su extensa distribución, esta última especie siempre ha sido hallada en cuevas y no hay reportes de la misma para el medio epigeo. El conjunto de datos sugiere para estas especies de *Pseudosinella* una ocurrencia aleatoria en distintas cavidades y macizos, tal vez relacionada con los desiguales esfuerzos de muestreo de diversos autores en distintas cavidades y en distintos momentos.

Los coleópteros troglobios hallados comprenden al carábido Pterostichinae *Trogloorites breuili* y a dos especies de leiódidos Leptodirinae: *Bathysciola schiodtei breuili* y *Euryspeonomus (Urbasolus) eloseguyi*. El género *Trogloorites* es estrictamente troglobio y comprende sólo dos especies: *T.ochsii*, de algunas cavidades de los Alpes marítimos, y *T.breuili*, forma exclusiva y endémica de la región vasco-navarra, sólo conocida de los macizos de Ernio, Aralar y Urbasa (Gipuzkoa y Navarra). La distribución de las dos especies de *Trogloorites* evidencia que se trata de los restos de una antigua línea de Pterostichinae que poblaba la cadena pirenaico-provenzal y cuyos representantes actuales han quedado confinados en los extremos de su primitiva área de distribución. Para la especie *T.breuili* se ha distinguido la subespecie *T.b.mendizabali*, restringida al macizo de Ernio y relieves próximos, de *T.b.breuili*, de numerosas cavidades en Aralar y Urbasa (Galán, 1993), encontrada en este trabajo en la sima Urbasa 11 (URB), donde convive con *Bathysciola* y *Euryspeonomus* en la zona profunda.

*Bathysciola schiodtei breuili* y *Euryspeonomus eloseguyi* han sido halladas indistintamente en varias de las cavidades de Urbasa y Entzia (ver Tabla 1). La primera pertenece a la Sección *Bathysciola*, la cual comprende unas pocas especies habitantes del hemiedáfico, muscícolas y troglobios poco modificados, distribuidos a través de los Pirineos y región vasco-cantábrica (Vandel, 1964; Ginet & Juberthie, 1988). De amplia distribución en cavidades de Gipuzkoa y zonas limítrofes con Álava y Navarra (Orobe y Altzania), ha sido hallada recientemente en cavidades del N de Urbasa (URB) y Entzia (EZK, URI). Es un troglobio poco modificado, de pequeña talla y de hábitos micrófagos, detritívoro-omnívoro, frecuente tanto en la zona de entrada como en la zona profunda.

La segunda especie, *Euryspeonomus eloseguyi* es una forma troglobia altamente modificada, que habita en la zona profunda. La especie pertenece a la Sección *Speonomus*, de amplia distribución pirenaica a nivel de grupo y que comprende troglobios especializados, de antiguo origen. A nivel genérico y subgenérico tiene distribuciones restringidas, con numerosas especies endémicas en los karsts de Gipuzkoa y Navarra. *E.eloseguyi* es un endemismo exclusivo de las sierras de Urbasa y Andía (Navarra), que se extiende ahora hasta Entzia (Álava). Es también de hábitos alimentarios detritívoros-micrófagos. Ha sido hallada en 4 de las 5 cavidades (la excepción es URI) y como en el caso de otros troglobios su ausencia en cuevas de la misma área con biotopos similares es algo enigmática o, al menos, curiosa.

La amplia representación de géneros y especies troglobias de la sección *Speonomus* en los karsts de la región vasco-navarra supone una diversificación extensa del grupo durante el Terciario, seguida de una pulverización específica en diferentes regiones kársticas, a partir de un linaje o especie-capa ancestral (Galán 1993). Su resultado es el elevado endemismo encontrado entre los troglobios del grupo en la región vasca. Según estudios filogenéticos recientes basados en técnicas moleculares, el proceso de diversificación y cladogénesis se inició para el clado "*Speonomidius*" hace 42 millones de años y para los clados "*Speonomus*" y "*Speocharidius*" hace 30,5 millones de años (Fresneda & Salgado, 2016), coincidiendo con la orogenia alpina y con variaciones paleoclimáticas, asociadas a cambios paleobiogeográficos complejos.





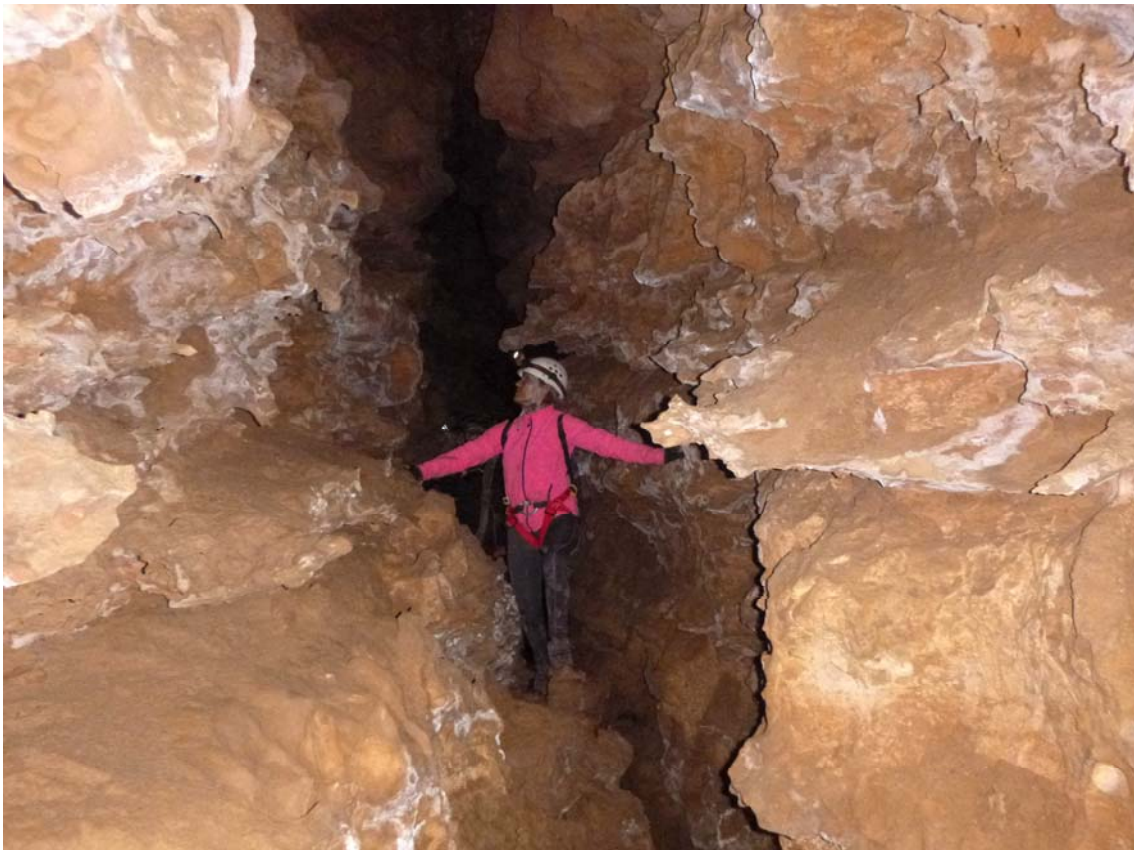
**Figura 01.** Sima Ezkarretabaso 4. Una vertical de -12 m da acceso a una amplia galería excavada en calizas dolomíticas, dolomías y calcarenitas que se extiende a lo largo de 1,5 km y -40 m de desnivel.



**Figura 02.** Trabajos de prospección biológica en la sima Ezkarretabaso 4. Buscando organismos acuáticos en gours de fondo arcilloso y colectando fauna en cebos atrayentes colocados 15 días antes.



**Figura 03.** Sucesión de grandes gours y rellenos estalagmíticos en la galería principal de Ezkarretabaso 4.



**Figura 04.** Prospecciones directas en biotopos propicios para albergar fauna troglobia, con paredes de roca, arcilla, espeleotemas y películas de agua (arriba). La galería principal de Ezkarretabaso 4 se encaja en un meandro entallado, con varios pequeños cursos de agua, que se sumen y reaparecen repetidas veces (debajo).



**Figura 05.** La segunda vertical de Ezkarretabaso permite acceder a una galería inferior, con una bifurcación. La galería principal se prolonga cientos de metros hacia el SE, donde se alcanza la cota -40m. Otra rama se dirige hacia el NW y tras una zona con grandes pozas de agua y otra vertical, da paso a otra galería, ascendente.



**Figura 06.** Galerías SE (arriba) y NW (debajo), esta última con grandes pozas de agua. Sima Eskarretabaso 4.



**Figura 07.** Pozas de agua y pequeño curso subterráneo en la galería NW de Ezkarretabaso, biotopos que albergan fauna stygobia (= troglobios acuáticos).



**Figura 08.** Tercera vertical de Ezkarretabaso, la cual da acceso a una sala con varias prolongaciones, donde se alcanza otra vez un pequeño río subterráneo. En este sector colectamos anfípodos y colémbolos troglobios, no hallados en los muestreos previos con cebos atractivos.





**Figura 09.** Muestras en sectores con espeleotemas de calcita, bloques y sedimentos en la galería inferior SE de Ezkarretabaso 4, a 1 km de la entrada.



**Figura 10.** Flores de aragonito y espeleotemas de calcita en el sector terminal de Ezkarretabaja 4. La cavidad se desarrolla en calizas dolomíticas, dolomías y calcarenitas de edad Daniense (Paleoceno).



**Figura 11.** Boca de acceso y zona de entrada de la Cueva de las Armas (Sierra de Entzia). La cavidad se desarrolla en calizas masivas y calcarenitas de edad Thanetiense (Paleoceno). Los rellenos de hojarasca seca y sedimentos albergan una gran diversidad de caracoles terrestres, coleópteros, quilópodos y restos óseos de micromamíferos.



**Figura 12.** Galería principal de la Cueva de las Armas, con canales de bóveda y una población de quirópteros *Rhinolophus hipposideros* (Rhinolophidae) de al menos 7 ejemplares, distribuidos por toda la cavidad.



**Figura 13.** Pequeñas galerías y salas en la zona profunda de la Cueva de las Armas, excavada en calcarenitas.



**Figura 14.** Remontando la pequeña vertical que posee la Cueva de las Armas en su parte media. La cavidad es relativamente seca (sólo pequeñas filtraciones) y alcanza 158 m de desarrollo y -32 m de desnivel.

3. Entre los factores que pueden afectar a la distribución espacial, ausencia o presencia de especies o grupos zoológicos significativos en las distintas cuevas, hay varias probables causas e interrelaciones.

Para la fauna troglóxena y parte de la troglófila (sobre todo araneidos predadores de troglógenos), las variaciones climáticas a lo largo del ciclo anual pueden influir en su presencia en las cuevas. Muchos dípteros, lepidópteros, tricópteros, colémbolos edáficos, coleópteros hemiedáficos, moluscos y oligoquetos terrestres también habitantes del hemiedáfico, acuden a las cuevas en distintas estaciones y momentos del año. Bien sea para hibernar, aestivar, reproducirse o completar algún aspecto de su ciclo de vida que requiera condiciones de oscuridad y alta humedad ambiental. En este sentido, en invierno la escasez de artrópodos es máxima, ya que la mayoría de ellos entran en diapausa durante el período invernal.

En las 5 cavidades referidas en esta nota, salvo una (LEZ) muestreada en período invernal, las restantes fueron muestreadas en período de primavera (hacia la mitad del período o en su parte final). Las distintas condiciones meteorológicas imperantes en las distintas fechas de muestreo (sobre todo períodos más secos o más lluviosos), podrían en parte explicar las diferencias faunísticas halladas. De igual modo, las especies troglófilas predatoras podrían mantenerse ocultas o en reposo ante la escasez de presas y aumentar su presencia cuando el alimento es más abundante. Para distintas especies asociadas a rellenos de hojarasca y madera, su grado de descomposición también influirá en su frecuentación y utilización de tales detritos, variable según la época del año.

Este aspecto está también relacionado con la actividad metabólica de distintos microorganismos, principalmente de las bacterias heterótrofas que metabolizan materiales orgánicos y de las quimioautótrofas que sintetizan materia orgánica nueva a partir de compuestos inorgánicos. Las bacterias y protozoos constituyen a su vez una fuente de alimento que puede ser utilizada por los invertebrados cavernícolas, y particularmente suministran todo un conjunto de vitaminas y oligoelementos a muchas especies de troglobios (tanto en sus fases larvianas y juveniles, como de adultos). La distribución en el medio hipógeo de los distintos tipos de bacterias puede asimismo influir en la distribución de las especies cavernícolas (Galán, 1993).

Para los quirópteros de hábitos cavernícolas, de valencia ecológica más amplia, todo dependerá de si la cavidad en cuestión reúne condiciones propicias para el descanso y/o la reproducción, siendo el período invernal (o días fríos y/o tormentosos) unas épocas de hibernación (o letargo), respectivamente, durante las cuales buscan refugio temporal en las cuevas incluso especies que habitualmente no las frecuentan, como muchos Vespertilionidae.

En cambio, la fauna troglobia tiene requerimientos distintos, que no guardan relación con el ciclo diario ni estacional, ya que los troglobios han perdido gran parte de sus ciclos internos más comunes, asociados a variaciones cíclicas astronómicas. Sin embargo, sus períodos de actividad sí pueden estar asociados a variaciones hidrológicas (de los cursos y cuerpos de agua subterráneos), y al ingreso de materia orgánica aportada por las aguas de infiltración, así como a la ya citada actividad biológica de microorganismos.

La representación faunística hallada es comparativamente diversa e incluye al menos 56 taxa distintos de macrofauna (14 de ellos troglobios), de los cuales 44 taxa (10 de ellos troglobios) están presentes en las cavidades muestreadas de la Sierra de Entzia. Muchas de las especies halladas son de muy pequeño tamaño y especialmente los crustáceos acuáticos (5 especies) entrarían en el rango de la meiofauna. Esto supone una biodiversidad media, equiparable a la de muchas otras cavidades de la región vasca. Piénsese por ejemplo que reportes de más de 100 taxa distintos para cuevas individuales son extremadamente raros en la bibliografía espeleológica mundial, y a menudo están referidos a cuevas tropicales de muy alta diversidad (Galán et al, 2009). En cuevas de zona templada muy ricas en fauna el número total de taxa raramente alcanza 70-80 especies distintas (incluyendo micro y meiofauna terrestre y acuática), y el número de troglobios para cuevas individuales raramente pasa de 15-20 especies, situación muy común en regiones de alta diversidad del N de España (Galán, 2006). Por ejemplo, Camacho (1998) cita un total de 81 especies -en 15 grupos zoológicos- para la cavidad más grande de la península ibérica y la mejor conocida desde el punto de vista faunístico, la Cueva de Ojo Guareña (en Burgos, de más de 100 km), de los que 43 son ácaros y 9 microfauna acuática, por lo que la macrofauna se restringe a 29 especies. En Gipuzkoa, reportes de cuevas de alta diversidad incluyen 62 taxa distintos de macrofauna para la cueva de Guardetxe (en Usurbil, 22 de ellos troglófilos y troglobios) o 57 taxa para la cueva de Aizkoate (en Ernio, con 32 especies troglófilas y troglobias). Con esto sólo queremos indicar que la biodiversidad hallada en las cuevas de Entzia y Urbasa, de modo comparado, queda comprendida entre los valores normales para cuevas de la región vasco-navarra.

De modo general, los efectivos poblacionales de una cueva o sistema kárstico pueden fluctuar estacionalmente en la cueva. Esta fluctuación es debida básicamente a un turn-over de individuos entre la cueva y la red de fisuras y mesocavernas inaccesibles al hombre (Delay, 1975; Racovitza, 1971). Por ello, métodos como los de marcaje-recaptura para evaluar poblaciones se han mostrado sólo de valor local y pueden dar una imagen de pobreza irreal, ya que no corresponde a la totalidad de los efectivos de una especie o a la composición de su ecosistema. Diversos estudios en los Pirineos y en los Cárpatos rumanos confirman que los efectivos que es posible estudiar en las cuevas no representan más que un 5 á 10% del total y sólo corresponden a las poblaciones que están en relación con las cuevas en los momentos de marcaje (Juberthie & Decú, 1994). De entre los métodos de colecta, la técnica de cebos atrayentes resulta la más efectiva (se desaconseja el uso de trampas, ya que éstas pueden seguir capturando ejemplares en caso de olvido de las mismas, con el riesgo implícito de eliminar poblaciones). Y es que normalmente, empleando cebos, se pueden atraer especies difíciles de ver mediante prospección directa, y en cantidades apreciables, a menudo con una abundancia de ejemplares de hasta 50 veces superior a lo que resulta observable en salidas normales. Esa al menos ha sido nuestra experiencia en cuevas de la región vasca (Galán, 1993, 2006). No obstante, lo curioso en este caso, ha sido el hallazgo de especies adicionales mediante prospección directa, que no aparecieron en los trabajos previos con empleo de cebos.

La visión antropocéntrica clásica, de las cuevas como unidades aisladas, ha sido también profundamente modificada. La ecología de las cuevas como objeto de estudio ha ido siendo sustituida, en las recientes líneas de investigación, por el estudio de los procesos y funcionalidad del karst como un todo. Las cuevas son componentes integrados de los sistemas kársticos. Tanto la ecología como la genética de poblaciones de los organismos subterráneos dependen del grado por el cual las cuevas se comportan o no como islas dentro del sistema, y en qué grado unos sistemas están interconectados con otros, ya que ello determina la transmisión e intercambios de agua, aire, materiales, alimentos, organismos y genes a través del karst y entre karsts contiguos.

El grado mayor o menor de insularidad de un karst con respecto a otros es dependiente de múltiples factores pero en la medida en que la insularidad ecológica aumenta, se incrementa también la diversidad. Los karsts de la región vasca contienen muy altos valores de biodiversidad y endemismo, y comparándolo con los de otras regiones del mundo de similares áreas (Culver et al., 2006; Galán, 2006) se encuentra entre los cinco hotspots de troglobios más diversos del globo.

Sin embargo, en las cuevas estudiadas en esta nota, resulta significativo el hecho de la baja abundancia numérica de la mayoría de las especies, incluso cuando se han utilizado sistemas de muestreo directo muy detallados, cenosis de sedimentos, filtrados con mallas de plancton, y empleo de cebos atrayentes en algunos casos. Durante las prospecciones directas encontramos muy poca fauna o una abundancia de fauna muy baja (incluso entre las especies troglóxenas, araneidos y gasterópodos de mayor talla). La mayoría de las especies troglobias fue hallada gracias al empleo de cebos atrayentes. Pese a que las cavidades reciben un importante input de nutrientes, dada su cercanía al medio epígeo de superficie y a las abundantes filtraciones a través de diaclasas y fisuras, nuestra impresión es la de una pobreza faunística acentuada, con un marcado enfeudamiento y rarefacción de especies (en biomasa y número de individuos), y faltando (no habiendo sido colectados) en algunas cuevas algunos de los siguientes grupos representativos: pseudoescorpiones, dipluros, otras especies de opiliones e isópodos terrestres, pocos quilópodos, y muy escasos anfípodos o isópodos acuáticos de tallas mayores.

La abundancia de las distintas especies troglobias en la biocenosis de una cueva o sistema hipógeo guarda una relación con su talla y papel trófico. Los predadores se encuentran en una relación de 1/10 a 1/50 en relación a los detritívoros. En el mismo nivel trófico, las formas de menor talla tienen una representación numérica mucho mayor, pero su biomasa por especie puede ser semejante (Galán, 1993, 2003). Habitualmente la abundancia de los taxa troglobios que acuden a los cebos en cuevas de la región es la siguiente: los colémbolos y coleópteros Leptodirinae son muy abundantes, predominando los primeros en número y los segundos por su biomasa (numéricamente la relación sería de 20 a 1) (Galán, 1993, 2003). No se puede hacer una comparación entre troglófilos y troglobios, ya que los primeros predominan en las zonas próximas a la entrada, y los segundos en biotopos de la zona profunda. Puede decirse que a los cebos que atraen muchos troglobios sólo acuden algunos troglófilos (y en bajo número). La fauna que acude a los cebos igualmente aporta una información fragmentaria, ya que hay taxa que a menudo se esconden en microespacios y anfructuosidades en las inmediaciones del cebo (siendo por tanto difíciles de ver) mientras que los detritívoros que se alimentan directamente del cebo resultan más conspicuos.

Esta relativa rarefacción (o auténtica declinación) de las poblaciones cavernícolas en un karst de montaña con cobertura vegetal de hayedo, creemos que sólo es plausible atribuirlo a causas antrópicas, como a la deforestación y al impacto moderno del uso de agroquímicos, fertilizantes y plaguicidas, de uso creciente. Ello también incide en la declinación y merma de los principales grupos de invertebrados en superficie, que de ordinario constituyen un aporte trófico al ecosistema cavernícola. Este enfeudamiento en la red de mesocavernas y declinación de las poblaciones cavernícolas puede constatarse tanto por el bajo número de ejemplares observados como por el tiempo que tardan en acudir a los cebos.

Un trabajo efectuado hace una década, que analiza las tendencias demográficas, tamaño de las poblaciones, estatus y grado de amenaza de las especies troglobias de Gipuzkoa, y que formula una estrategia para su conservación (Galán, 2006), mostró una acentuada declinación de las poblaciones cavernícolas, con respecto a los años 1960's. De los 104 taxa troglobios considerados en dicho estudio la declinación media de las poblaciones es del 32% de los efectivos existentes 40 años antes, llegando en algunos macizos kársticos hasta el 14% de la abundancia previa. Los tiempos de captura con empleo de cebos han aumentado en todos los macizos entre 2 y 3 veces (en los 1960's bastaban 3-7 días para que los cebos atrajeran una considerable cantidad y variedad de especies, mientras que en la actualidad se precisan de 2-3 semanas para obtener resultados apreciables). El trabajo muestra una situación generalizada de amenaza, existiendo un grado de amenaza muy alto (o riesgo de extinción) para 28 especies (20 de ellas endémicas) de las 104 estudiadas en los karsts de Gipuzkoa (Galán, 2006).

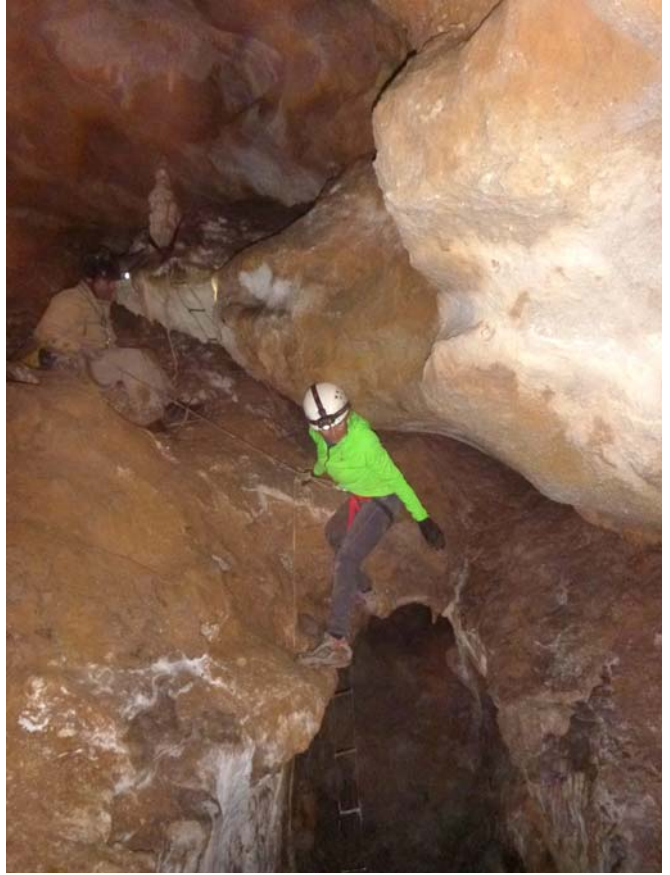
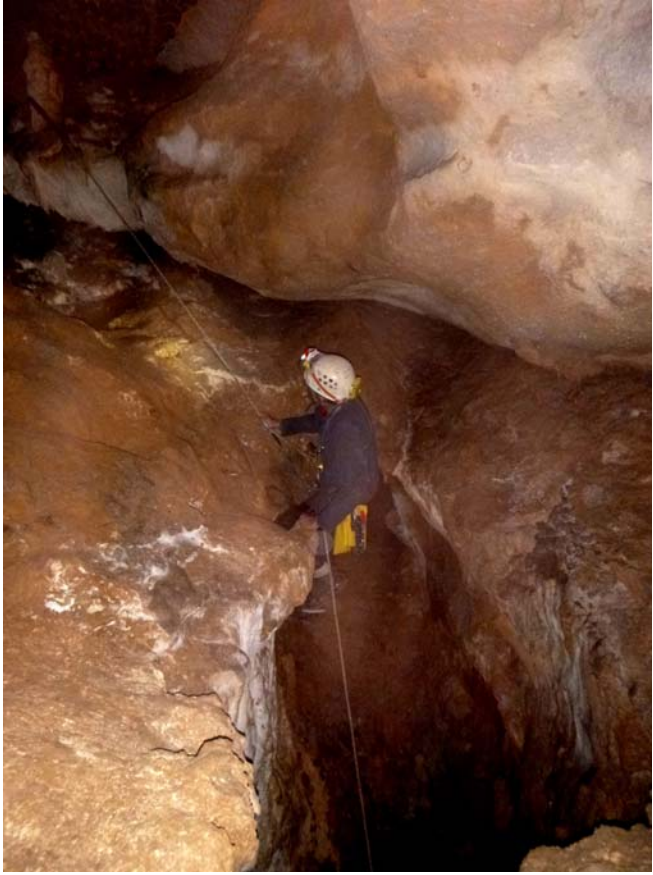
Para cavidades de la Sierra de Entzia, no contamos con datos de los años 1960's sobre la abundancia previa de fauna, pero sí sobre un reducido número de cuevas de Urbasa (como Arleze, Usaide, sima de Tximua) y Orobe (Alsasua), que muestran de modo comparado una situación actual similar de pérdida de abundancia, declinación y amenaza de las poblaciones troglobias. El aumento del tiempo de captura con cebos podría ser interpretado como un enfeudamiento o hundimiento de la fauna troglobia en la red de mesocavernas, evitando las galerías recorridas por el ser humano y las zonas más superficiales del karst. En todo caso esto implica también una rarefacción, similar a la que se constata hoy por observación directa (sin empleo de cebos) al visitar muchas cuevas. Las visitas de exploración directa, sin cebado previo, muestran una acentuada rarefacción, en muchos casos del orden del 10% (una décima parte) de lo que era común observar en los años 1960-70's.

Los datos obtenidos, aún a falta de estudios más detallados, sugieren que también en los karsts de Navarra y Álava se está produciendo una declinación en número de las poblaciones troglobias y que éstas soportan variables grados de amenaza.





**Figura 15.** Gran sala y pequeños laterales con espeleotemas en la sima-cueva de Urigutxi, desarrollada en calcarenitas arenosas y calizas bioclásticas de edad Luteciense - Thanetiense (Eoceno - Paleoceno terminal).



**Figura 16.** Segunda vertical, de -15 m, en la cueva-sima de Urigutxi (borde superior y vista en picado), con una pequeña cascada (fuertes goteos) y pequeña laguna en su base. La cavidad alcanza -27 m de desnivel.



**Figura 17.** Laguna basal con playas de arena y meandro entallado en la sima-cueva de Urigitxi. Sobre las paredes, recubrimientos de coladas y vermiculaciones negras de todorokita - goethita.



**Figura 18.** En la pared de la segunda vertical de la cueva-sima de Urigutxi una ventana conduce a una red de galerías, de 122 m de desarrollo, en cuya parte terminal encontramos una especie adicional de colémbolo troglóbico.



Figura 19. Sala con pendants freáticos, espeleotemas y un pequeño río subterráneo en la cueva-sima de Urigutxi.



**Figura 20.** Una pequeña boca con una sima vertical de -14 m da acceso a una amplia galería en la sima Urbasa 11, desarrollada en calizas dolomíticas de edad Daniense (Paleoceno).



**Figura 21.** Coladas estalagmíticas y espeleotemas en la sima Urbasa 11, de 258 m de desarrollo y -28 m de desnivel.



**Figura 22.** Gours, espeleotemas y pequeño lago subterráneo de umbral estalagmítico en la sima Urbasa 11.





**Figura 23.** Galería inferior de la sima Urbasa 11, con un pequeño río subterráneo habitado por fauna stygobia.



**Figura 24.** Gran depresión (102 m de largo x 72 m de ancho y 35 m de altura) con la amplia boca de Lezeaundi, en cuyo fondo se accede a una red de simas y galerías de 440 m de desarrollo y -70 m de desnivel. Fue muestreada en invierno y se desarrolla en calcarenitas masivas con nummulites de edad Luteciense (Eoceno).



**Figura 25.** Segunda sala y galerías internas con espeleotemas en la sima de Lezeaundi (Sierra de Urbasa).



**Figura 26.** Pequeñas simas verticales separan varios niveles de galerías en la sima de Lezeaundi.



**Figura 27.** Galerías inferiores en la sima de Lezeaundi, de -70 m. Gran parte de las galerías se desarrolla sobre diaclasas y entre bloques de subsidencia, bajo el perímetro de la gran bóveda de la depresión externa.



**Figura 28.** Detalle de fósiles de nummulites en las paredes de las simas internas de Lezeaudi, excavadas en calcarenitas masivas. La cavidad no posee cursos de agua, sólo pequeñas filtraciones.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El hábitat de los cavernícolas terrestres troglobios comprende fundamentalmente la red de mesocavernas y las zonas de aire en calma en la zona profunda de las cuevas ("deep cave environment"), y requiere asimismo de condiciones favorables para su alimentación, reproducción y desarrollo.

La zona profunda de las cuevas ("deep cave environment") se caracteriza por la estabilidad de las condiciones ambientales: oscuridad total, temperatura constante (aproximadamente igual a la media anual de la localidad en que se encuentra), elevada humedad relativa (que puede alcanzar valores de sobresaturación), atmósfera en calma y pCO<sub>2</sub> ligeramente más elevada que la exterior. En esta región de las cuevas habita la fauna troglobia, aunque también se encuentran formas troglófilas y algunos troglóxenos regulares como los quirópteros. Probablemente los troglobios constituyen, por sus especiales características, el conjunto faunístico al cual los investigadores han prestado mayor atención. La comunidad de troglobios es en parte dependiente de los aportes externos y posee múltiples relaciones, directas o indirectas, con los troglófilos y troglóxenos. Puede decirse que todo aporte de materia orgánica que alcanza la zona profunda, bien sea que provenga de la síntesis bacteriana, del arrastre por las aguas de infiltración o por gravedad, o de los seres vivos de las zonas superficiales y sus restos, puede ser aprovechado por ellos.

La synusia de la zona profunda presenta una distribución muy irregular o heterogénea. Los troglobios no habitan toda la cueva y se concentran en lugares determinados. Las zonas secas o insuficientemente húmedas están desprovistas de troglobios. De hecho, las cuevas secas son generalmente azoicas. En las partes secas de cuevas húmedas suelen encontrarse algunos araneidos que se alimentan de colémbolos; diversas especies de estos últimos pueden vivir en ambientes relativamente secos a condición de que encuentren un mínimo de materia orgánica. La existencia de alimento es un factor fundamental y comanda la distribución de la fauna cavernícola en el karst.

Los troglobios se concentran en zonas donde el alimento es abundante, y en estas zonas la densidad de las poblaciones es máxima (biotopos óptimos). Si los recursos son escasos los troglobios también lo son. No obstante no debe concebirse la abundancia de alimento sólo por lo visible a simple vista, ya que muchos recursos son microscópicos y están contenidos en la arcilla y en las aguas de infiltración. Las zonas de abundante alimento, de todas formas, siguen siendo acentuadamente oligotróficas en cuevas europeas, en comparación con ambientes epigeos o edáficos.

Los bioespeleólogos saben muy bien que es raro localizar a los cavernícolas en forma directa en las galerías, y generalmente se recurre a cebos para atraerlos desde sus pequeños escondites. Los lugares preferidos de los troglobios suelen comprender zonas muy húmedas (en general con presencia de goteo o láminas de agua próximas), con paredes de roca caliza expuesta, depósitos estalagmíticos y arcilla. Los troglobios pueden deambular por el suelo o las paredes de galerías en busca de alimento, pero habitualmente se refugian en pequeñas oquedades y fisuras de un complejo biotopo donde existen materiales arcillosos en la interfase entre la roca y las capas estalagmíticas. En este medio construyen galerías y cámaras en las cuales descansan y se reproducen. En adición, los troglobios pasan grandes lapsos de tiempo de su existencia en este conjunto de pequeños refugios, que son como su hogar particular dentro del amplio mundo de la cueva; por eso es raro verlos, aunque sus poblaciones sean abundantes. Desde ellos salen a explorar en busca de alimento a la superficie de la galería. Cuando se colocan cebos acuden a los mismos en cantidades relativamente importantes. Otras veces es posible verlos concentrados por la existencia de un cebo natural: el cadáver de un murciélago, una rama de árbol arrastrada por una crecida, troglóxenos que han penetrado hasta ese sitio. En todo caso, cuando se los perturba, rápidamente buscan refugio y se ocultan: bajo piedras, entre los granos de sedimento, en pequeños agujeros del suelo estalagmítico o en fisuras de la roca: son las entradas a los pequeños espacios y cámaras en las que se refugian, se reproducen y se desarrollan las larvas y juveniles de estas especies.

Para los cavernícolas acuáticos ya hemos señalado su preferencia por los gourls, pequeños estanques y cursos de agua de corriente lenta con depósitos arcillosos y estalagmíticos. Estos biotopos pueden ser unidos (o sus aguas renovadas) en períodos de aguas altas.

El biotopo de los troglobios está en consecuencia condicionado por la existencia de tres factores: condiciones microclimáticas adecuadas (sobre todo, alta humedad), fuentes de alimento próximas (con una relativa riqueza o concentración de nutrientes), y existencia de condiciones del sustrato adecuadas para la reproducción y el descanso. Sin olvidar que la arcilla, y la microfauna y productos orgánicos que ella contiene, resulta un elemento nutritivo indispensable en la dieta de muchos troglobios, bien sea de adultos o en sus fases larvarias. En sus desplazamientos los troglobios pueden recorrer muchos otros lugares del medio subterráneo, fuera de su biotopo habitual.

El tamaño de las poblaciones troglobias es generalmente muy pequeño, a menudo del orden de 5.000 individuos, aunque algunos grupos taxonómicos que comprenden formas detritívoras de pequeño tamaño pueden ser considerablemente mayores en número (Galán, 2006). Es habitual también que el rango de distribución de las especies sea pequeño y que, cuando éste resulta extenso, la especie esté constituida por una pequeña serie de núcleos poblacionales, dispersos en el área total. Es decir, que en el rango total de la especie los efectivos se concentran en pocas poblaciones, circunscriptas a algunos sistemas de cuevas y, dentro de ellas, a una red de biotopos óptimos. Esta red es como un archipiélago en el amplio mar del rango de distribución de la especie. Existe amplia evidencia de este tipo de distribuciones insulares, con ejemplos de especies sólo conocidas de unas pocas cuevas o incluso circunscriptas a sólo algunos biotopos en el área total de la especie en el interior de las cavidades.

Estas áreas con biotopos óptimos para troglobios pueden reunir a su vez a muchas especies de distintos grupos taxonómicos, ya que las biocenosis hipógeas son fuertemente interdependientes. Las especies depredadoras requieren que existan en el área cierto número de especies detritívoras que les sirvan de alimento. De igual modo, los troglobios acuáticos o stygobios, aunque pueden efectuar desplazamientos siguiendo la red hidrológica del acuífero kárstico (incluso hasta los puntos de surgencia), generalmente se concentran en pocas localizaciones (gours de fondo arcilloso, pozas y pequeños cursos de agua).

Esta insularidad en las distribuciones de biotopos adecuados para troglobios, sumado a sus eventuales desplazamientos, y a toda la heterogeneidad introducida por los distintos factores ecológicos y temporales, pueden explicar la variable presencia o ausencia de especies en distintas cuevas, o el hallazgo de especies adicionales no encontradas en muestreos detallados previos.

También somos de la opinión de que el pequeño tamaño (en general) de los troglobios no permite apreciar en campo, durante una campaña de prospección, las tenues diferencias morfológicas que a menudo separan a especies próximas (dentro de los distintos grupos taxonómicos), siendo necesaria su identificación posterior en laboratorio. Así puede ocurrir que tras coleccionar un número adecuado de ejemplares, generalmente reducido, se descarte coleccionar otros al pensar que se trata de la misma especie (aunque pudiera no serlo). De este modo pueden pasar desapercibidas especies que luego se encuentran en muestreos posteriores. En suma, una gama de posibilidades, en la que sólo podemos tener certidumbre del material coleccionado e identificado, lo que constituye un inventario aproximado, susceptible siempre de hallazgos adicionales que lo amplíen.

En cambio, resulta menos explicable la baja abundancia numérica hallada y la declinación experimentada por las poblaciones cavernícolas. De momento no contamos con datos para explicar sus causas para los casos que examinamos en esta nota sobre algunas cavidades de las sierras de Urbasa y Entzia. Pero podemos al respecto extrapolar datos obtenidos del estudio de los macizos kársticos de Gipuzkoa (Galán, 2006). De entre las causas probables que podrían estar afectando a la abundancia numérica de las poblaciones, a su declinación y a la biodiversidad de los ecosistemas, creemos que los factores más importantes pueden ser: la continuada deforestación de la vegetación natural de hayedos en la sierra (y su sustitución en algunos casos por plantaciones de coníferas exóticas), pérdida de suelos asociada a la creciente carga ganadera (bovina y caballar) y extensión de prados, y, fundamentalmente, a la introducción de productos agroquímicos, fertilizantes y pesticidas (no utilizados 50 años atrás en niveles altos de la sierra). La declinación de las poblaciones de invertebrados en superficie también es un factor que afecta a los ecosistemas subterráneos, con pérdida del ingreso de troglófenos y reducción en el suministro de nutrientes. A ello se pueden sumar otros factores, conexos y colaterales, como la construcción de pistas forestales, tránsito de tractores y vehículos a motor, paso de hidrocarburos y metales pesados a las aguas subterráneas, y variables grados de contaminación orgánica y química.

Un factor que está adquiriendo una importancia creciente es el impacto del turismo de masas sobre la vida cavernícola. Aparte del caso de cuevas turísticas y cuevas en las que se instala luz o se producen modificaciones permanentes tales como el cierre o apertura de nuevas bocas, las cuales pueden cambiar los parámetros climáticos, se produce una fuerte degradación del medio por exceso de visitas en cuevas no-turísticas. El espeleo-turismo o las visitas continuadas a cuevas de fácil acceso, particularmente cuando se trata de una actividad comercial de empresas de aventura, introduce cambios indeseables. Además de la práctica común de dejar basura y desechos por todos lados, o de destruir espeleotemas por afán coleccionista o por puro vandalismo, cambios menos fáciles de percibir son producidos por las visitas frecuentes y afectan a la biota. El disturbio continuado puede producir la pérdida de hábitat para algunas especies crípticas, por compactación del suelo y cambios en las condiciones microclimáticas.

En resumen, lo que nos parece evidente, aunque resulte difícil de cuantificar, es que estamos asistiendo actualmente a una acelerada reducción de hábitats naturales, contaminación y pérdida de biodiversidad, incluso en los ecosistemas subterráneos, pese a la declaratoria de "parques naturales" de estos karsts de las sierras de Urbasa y Entzia.

Margalef (1976) ya indicaba la existencia de paralelismos entre la vida en las cavernas y la de las grandes profundidades marinas, ya que ambos medios comparten características. Ambos son ambientes extremos, donde reina la oscuridad total, son pobres en recursos tróficos y sostienen a un conjunto de especies raras, de extraña apariencia, con modos de vida con bajo metabolismo y bajo consumo energético. En el caso de la fauna abisal sus habitantes deben además lidiar con las grandes presiones de las profundidades marinas. En el caso de las especies troglobias a menudo se trata de especies relictas, derivadas de una fauna tropical o subtropical que poblaba Europa durante el Terciario (e incluso períodos anteriores), y cuyos únicos representantes vivientes de esos grupos zoológicos lo constituyen los troglobios, que habitan en el karst, y que han soportado innumerables cambios climáticos y ambientales (incluyendo glaciaciones) a lo largo de su dilatada historia. La gran mayoría de las especies troglobias son auténticos "fósiles vivientes", en las acepciones de Jeannel (1943) y Vandel (1964). Estas especies, en su mayoría endémicas de la región vasco-navarra, constituyen la mayor riqueza en biodiversidad zoológica y la mayor contribución de esta región a la biodiversidad global del planeta. Sólo por ello debería prestarse atención a su conservación, ya que conforman un valioso patrimonio en especies y en genes, únicos en el mundo, que se encuentran hoy en situación de amenaza.

Para concluir, esta breve nota sólo quiere poner de relieve que el karst y las cavernas de las sierras de Entzia y Urbasa conservan aún -de modo desigual- un importante stock de especies cavernícolas, que conviene preservar. Su distribución espacial en el karst muestra que todo un mosaico de factores puede influir en la heterogeneidad encontrada y en sus afinidades y diferencias con karsts vecinos. El trabajo reporta el hallazgo de dos especies troglobias adicionales para cavidades de Entzia, elevando a 44 el número de especies cavernícolas para Entzia y a 56 para el conjunto de las cinco cavidades estudiadas en Urbasa-Entzia (14 de ellas troglobios -acuáticos y terrestres- y 19 troglófilos), así como diversos datos microbiológicos e hidrogeológicos.



## AGRADECIMIENTOS

A los miembros de la Sociedad de Ciencias Aranzadi, Juliane Forstner, Iñigo Herraiz, Marian Nieto, Daniel Arrieta, José M. Rivas y Ainhoa Miner, por su valiosa ayuda en las prospecciones biológicas y toma de datos en las cavidades. A tres revisores anónimos de Biosphere Consultancies (Reino Unido), IVIC (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas) y SCA, por la revisión crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

## BIBLIOGRAFIA

- Camacho, A. I. 1998. La vida animal en el Mundo subterráneo: Habitantes de las Grandes Cuevas y Simas de España. In: Puch, C. Ed. Grandes cuevas y simas de España. Espeleo Club de Gràcia & FEE, Barcelona, pp: 19-46.
- Culver, D. & J. Holsinger. 1992. How many species of troglobites are there? *NSS Bulletin*, 54: 79-80.
- Delay, B. 1975. Etude quantitative de populations monospécifiques de Coléoptères hypogés par la méthode des marquages et recaptures. *Ann. Spéleol.*, 24(3): 579-593.
- Fresneda, J. & J.M. Salgado. 2016. Catálogo de los Coleópteros Leiodidae Cholevinae Kirby, 1837, de la península Ibérica e islas Baleares. *Monografías del Museu de Ciències Naturals*, 7: 1-312.
- Galán, C. 1993. Fauna Hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Ciencias Naturales)*, S.C.Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163. (Reedición digital 2000 en Publ. Dpto. Espeleol. Web aranzadi-sciences.org, PDF, 163 pp).
- Galán, C. 2003. Ecología de la cueva de Guardetxe y del MSS circundante: un estudio comparado de ecosistemas subterráneos en materiales del Cretácico tardío del Arco Plegado Vasco. *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 20 pp.
- Galán, C. 2006. Conservación de la fauna cavernícola troglobia de Gipuzkoa: (1) contexto general, biodiversidad comparada, relictualidad y endemismo. *Publ.Dpto.Espeleol. S.C.Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, PDF*, 14 pp.
- Galán, C. 2006. Conservación de la fauna troglobia de Gipuzkoa: (4) demografía, estatus y grado de amenaza de las poblaciones troglobias. *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, PDF*, 8 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. *Publ.Dpto.Espeleol. S.C.Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 10 pp.
- Galán, C. 2019 a. Biología Subterránea de una extensa sima en caliza dolomítica y dolomía de edad Paleoceno en la Sierra de Entzia. *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 47 pp.
- Galán, C. 2019 b. Notas hidrogeológicas y biológicas sobre una cavidad de la Sierra de Urbasa en calcarenitas arenosas, calizas y microconglomerados silíceos de edad Eoceno. *Publ.Dpto.Espeleol. S.C.Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, PDF*, 24 pp.
- Galán, C. & M. Nieto. 2010. Mycetozoa: curiosas formas de vida en cuevas de Gipuzkoa. Nuevos hallazgos en caliza Urgoniana en los karsts de Aizkorri (Igitegi), Izarraitz (Aixa), y Udalaiz (Montxon koba). *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 33 pp.
- Galán, C. & M. Nieto. 2018. Notas sobre la fauna cavernícola de la sima Urbasa 11 (Navarra). *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 30 pp.
- Galán, C. & J.M. Rivas. 2019. Biología Subterránea de la cueva-sima de Lezeaundi (Sierra de Urbasa, Navarra). *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 40 pp.
- Galán, C.; F. Herrera; A. Rincón & M. Leis. 2009. Diversidad de la fauna cavernícola de los karsts en caliza del norte de Venezuela. *Bol.SVE*, 43: 14 pp + Reeditado con ilustraciones en: *Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 31 pp.
- Galán, C.; F.F. Herrera & M. Nieto. 2017. Ecología de la fauna cavernícola de la Cueva de Urdoleta (karst de San Pedro, Álava, País Vasco). *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 36 pp.
- Galán, C.; M. Nieto & A. Miner. 2019. Biología subterránea de la Cueva de las Armas (Itaída, Sierra de Entzia, Álava) con notas sobre su Historia Natural. *Publ. Dpto. Espeleol. S.C. Aranzadi. Web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF*, 32 pp.
- Ginet, R. 1977. Amphipodes troglobies d'Espagne. *Crustaceana, Suppl. 4* : 173-176.
- Ginet, R. & C. Juberthie. 1987. Le peuplement animal des karsts de France (Eléments de biogéographie souterraine pour les Invertébrés). *Première partie: la faune aquatique. Karstologia*, 10:43-51.
- 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.
- Jeannel, R. 1943. *Les fossiles vivants des cavernes*. Ed.Gallimard, Paris, 321 p.
- Jordana, R. & E. Beruete. 1983. Cavernicolous Collembola from karst caves in the west of Navarra (Spain). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft - Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 56: 303-315.
- Juberthie, C. & V. Decú. 1994. Structure et diversité du domaine souterrain: particularités des habitats et adaptations des espèces. In: Juberthie & Decú. *Encyclopaedia Biospeologica*, Tome I, Soc. Biospéologie, Moulis & Bucarest, pp: 5-22.
- Karaman, G. S. 1978. Revision of the genus *Pseudoniphargus* Chevreux 1901 (fam. Gammaridae). *Boll. Mus. civ. Stor. nat. Verona*, 5 : 239-258.
- Lescher Moutoué, F. 1973. Sur la biologie et l'écologie des Copépodes Cyclopidés hypogés (Crustacés). *Ann.Spéleol.*, 28: 429-502; 581-674.
- Margalef, R. 1970 a. Anfípodos recolectados en aguas subterráneas ibéricas. *Speleon* 17: 63-65.
- Margalef, R. 1970 b. Anfípodos recolectados en aguas subterráneas del País Vasco. *Munibe*, 22(3-4): 169-174.
- Margalef, R. 1976. Paralelismo entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 21: 10-20.
- 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. *Bijdr.Dierk.*, 57(2): 191-206.
- Racovitza, G. 1971. La variation numérique de la population de *Pheleuon* (Parapholeuon) moczaryi Cs. de la grotte de Vadu-Crisului. *Trav. Inst. Spéleol. E. Racovitza*, 10: 273-278.
- Stock, J. H. 1980. Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda). *Bijdr. Dierk.*, 50 : 105-144.
- Vandel, A. 1964. *Biospéologie: La Biologie des Animaux cavernicoles*. Ed.Gauthier-Villars, Paris, 619 p.