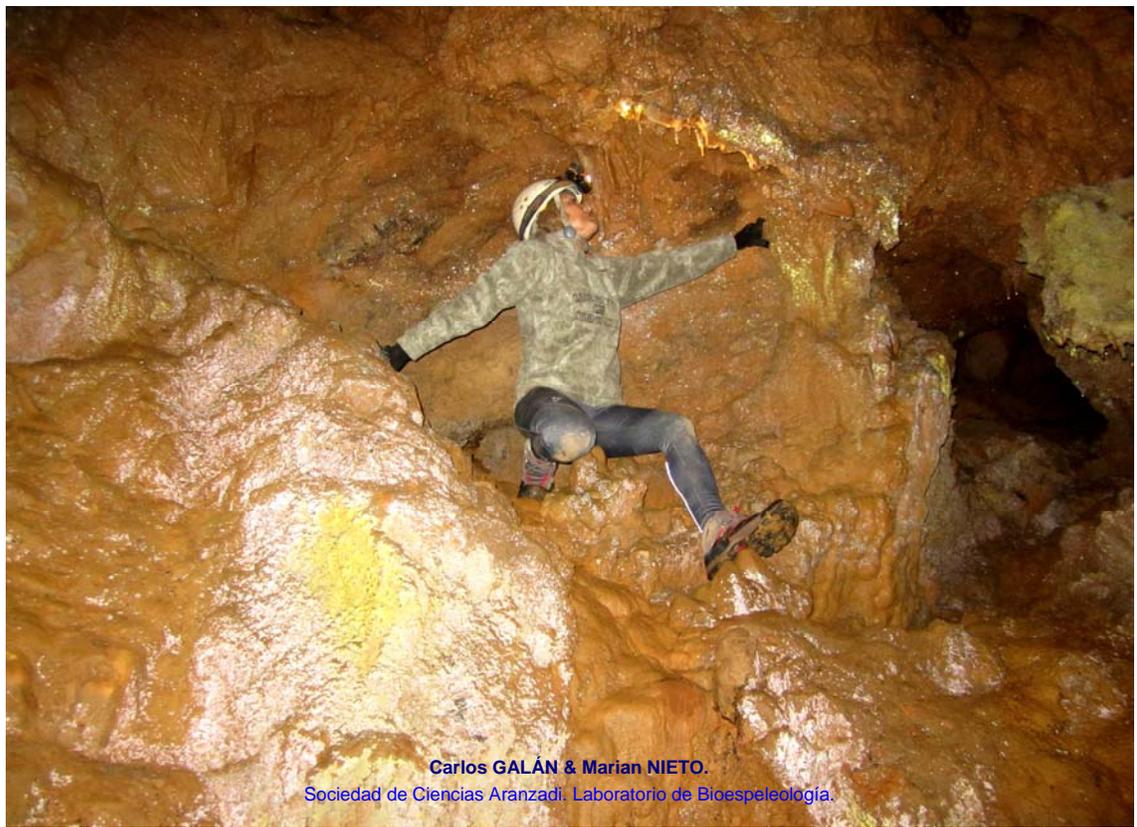


**EL ECOSISTEMA CAVERNÍCOLA DEL RÍO SUBTERRÁNEO DE ERREKETA: MAMÍFEROS, INTERACCIONES GEOMICROBIOLÓGICAS Y NUEVOS DATOS SOBRE CRUSTÁCEOS STYGOBIOS (PAÍS VASCO).**

The cave ecosystem of the Erreketa underground river: mammals, geomicrobiological interactions and new data on stygobite crustaceans (Basque Country).



**Carlos GALÁN & Marian NIETO.**  
Sociedad de Ciencias Aranzadi. Laboratorio de Bioespeleología.

# EL ECOSISTEMA CAVERNÍCOLA DEL RÍO SUBTERRÁNEO DE ERREKETA: MAMÍFEROS, INTERACCIONES GEOMICROBIOLÓGICAS Y NUEVOS DATOS SOBRE CRUSTÁCEOS STYGOBIOS (PAÍS VASCO).

The cave ecosystem of the Erreketa underground river: mammals, geomicrobiological interactions and new data on stygobite crustaceans (Basque Country).

**Carlos GALÁN & Marian NIETO.**

Sociedad de Ciencias Aranzadi. Laboratorio de Bioespeleología.

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

E-mail: cegalham@yahoo.es

Febrero 2020.

## RESUMEN

La cueva de Erreketa (Gipuzkoa, País Vasco) se desarrolla en una barra de mármoles y caliza margosa negra de edad Turoniense (Cretácico tardío) intrusiónada por sills básicos-ultrabásicos de la base del complejo volcánico del Cretácico tardío de la Cuenca Vasco-cantábrica. Posee un río subterráneo de 380 m de desarrollo y -10 m de desnivel, que descarga a través de una surgencia inferior. El ecosistema de la cueva fue estudiado mediante el empleo de cebos atrayentes, trampas acuáticas de recogida directa y filtrados con mallas de plancton. En la cavidad habitan mamíferos e invertebrados cavernícolas, destacando un interesante conjunto de crustáceos stygobios. La cavidad posee en adición diversos rasgos geo-microbiológicos de interés. Los trabajos efectuados son ilustrados con fotografía digital.

*Palabras clave:* Bioespeleología, Hidrogeología, Karst, Mármol, Complejo volcánico, Ecología, Evolución, Amphipoda, Isopoda.

## ABSTRACT

The Erreketa cave (Gipuzkoa, Basque Country) is developed in a bar of marbles and black marly limestone of Turonian age (late Cretaceous) intruded by basic-ultrabasic sills of the base of the late Cretaceous volcanic complex of the Basque-Cantabrian Basin. It has an underground river of 380 m of development and -10 m of unevenness, which discharges through a lower upwelling. The cave ecosystem was studied through the use of attractive baits, filtered with plankton nets and direct collection aquatic traps. In the cavity inhabit mammals and cave invertebrates, highlighting an interesting set of stygobite crustaceans. In addition, the cavity has various geo-microbiological features of interest. The works carried out are illustrated with digital photography.

*Key words:* Biospeleology, Hydrogeology, Karst, Marble, Volcanic complex, Ecology, Evolution, Amphipoda, Isopoda.

## INTRODUCCIÓN

La cavidad objeto de estudio llamó nuestra atención por desarrollarse en una litología poco habitual, ya que se trata de un pequeño afloramiento de calizas y mármoles, que es parte de una secuencia sedimentaria más extensa en la que alternan calizas, margas negras y lutitas, las cuales han sido intrusiónadas por sills de rocas ultramáficas del complejo volcánico de edad Cretácico tardío de la Cuenca Vasca. Las calizas situadas en la base y techo de los sills están transformadas por un intenso metamorfismo de contacto e hidrotermal en mármoles, con texturas granoblásticas poligonales.

La cavidad captura la infiltración del afloramiento de mármoles pero también de niveles suprayacentes de menor permeabilidad de calizas y margas negras, conjunto éste intrusiónado por distintas facies de rocas volcánicas procedentes de emisiones mantélicas en el fondo submarino de la cuenca vasca. Este complejo volcánico comprende diversos sills de rocas básicas, coladas volcánicas masivas, traquitas, lavas almohadilladas, brechas y rocas volcanoclásticas, que se presentan intercaladas entre las rocas sedimentarias, y datan de un período que se extiende entre el Cenomaniense y el Maastrichtiense (Cretácico tardío).

Las primeras prospecciones mostraron una pobre representación de troglobios terrestres. Sin embargo, en el río subterráneo (que recorre la mayor parte de las galerías de la cueva) detectamos la presencia de poblaciones de anfípodos e isópodos stygobios, lo que nos alentó a realizar trabajos de muestreo más detallados, con empleo de cebos atrayentes, trampas acuáticas y filtrado con mallas de plancton. Los resultados obtenidos revelaron un interesante ecosistema, con tapices de amebas gigantes, bacterias, hongos, diversas especies acuáticas stygobias, y una diversa representación de mamíferos troglógenos e invertebrados troglófilos. Las principales características geológicas y biológicas de esta cavidad-surgencia son presentadas a lo largo del trabajo.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

Las prospecciones bioespeleológicas fueron efectuadas en época invernal, en enero-febrero de 2020. Aparte de observaciones y colectas directas, la cueva fue muestreada con empleo de cebos atrayentes, trampas acuáticas y filtrados con mallas de plancton. Se tomaron también algunas muestras de la roca-caja y espeleotemas. Los materiales colectados fueron separados y estudiados bajo microscopio binocular Nikon (hasta 800 aumentos), consulta de bibliografía especializada y comparación con otras muestras de la Colección de Bioespeleología de la S.C. Aranzadi. Muestras de minerales fueron identificadas por sus propiedades físicas y analítica DRX. Fueron tomadas fotografías digitales para ilustrar las principales características de la cavidad y su fauna.

## **RESULTADOS**

La cavidad está situada en un afloramiento semioculto de mármol y caliza margosa de edad Turoniense (Cretácico tardío) en el flanco W del valle de Aizti erreka, a 2 km al NW de la localidad de Elgoibar, frente al caserío Erreketa. Las coordenadas ETRS89, UTM30N, de la boca son: N 4.785.724; E 545.720; altitud: 302 m snm.

Cabe destacar en primer lugar que se trata de un área prácticamente desprovista de cuevas, ya que se sitúa sobre el sinclinorio axial del Arco Plegado Vasco (Campos, 1979), entre los anticlinorios Norte y Sur, que son los que contienen los principales macizos kársticos de Gipuzkoa (Izarraitz y Ernio al Norte, y Udalaiz, Aizkorri y la Sierra de Aralar al Sur), desarrollados estos en calizas del Cretácico temprano y Jurásico (Galán, 1988, 1993).

El sinclinorio axial o sinclinorio de Bizkaia, al penetrar en Gipuzkoa se caracteriza por el contrario por contener grandes masas de basaltos submarinos y lavas almohadilladas, intercaladas en el flysch del Cretácico tardío. Este sinclinorio separa los grandes macizos kársticos del Norte de los que ocupan la zona meridional de Guipuzkoa.

## **CONTEXTO GEOLÓGICO**

La disgregación del supercontinente Pangea puso fin al ciclo Hercínico y dio paso al ciclo Alpino, instaurándose en el sur de Europa, entre la microplaca Ibérica y la placa Europea, una cuenca sedimentaria extensional y transcurrente. La Cuenca Vasco-Cantábrica es la prolongación occidental de los Pirineos y se formó como consecuencia de los movimientos relativos de las placas Europea e Ibérica durante el Mesozoico y el Terciario. Durante el Cretácico, coincidiendo con la apertura del Golfo de Vizcaya, se desarrolló una fuerte subsidencia tectónica, a favor de fallas sinsedimentarias extensionales - transtensionales, que favorecieron la acumulación de grandes cantidades de sedimentos marinos en torno a un surco marino profundo, donde se depositaron sedimentos turbidíticos y pelágicos hasta acumular una potencia de unos 8.000 m (Carracedo-Sánchez et al, 2012).

Entre el Albiense final y el Maastrichtiense la sedimentación cretácica está acompañada por un vulcanismo submarino de naturaleza alcalina. Al final del Maastrichtiense el desplazamiento de la placa Ibérica se invierte, acercándose progresivamente y colisionando con la Europea entre el Eoceno y el Oligoceno. El depósito de los materiales terciarios tiene lugar durante un periodo compresivo gobernado por la subducción parcial y la colisión entre las dos placas. El acercamiento y la colisión Alpina provocan el plegamiento, la fracturación y la emersión de los materiales depositados en la cuenca marina. El sector emergido es parte integrante de la cadena Pirenaica y forma la unidad geológica conocida como Arco Plegado Vasco.

## **EL VULCANISMO SUBMARINO CRETÁCICO**

Las rocas ígneas que afloran en el Arco Vasco están intercaladas o intruyen las secuencias sedimentarias de edad Cretácico tardío, en ambos flancos del sinclinorio axial y en su cierre periclinal. El desarrollo lateral y el espesor de las formaciones volcánicas son desiguales a lo largo del sinclinorio. La secuencia ígnea más potente (hasta 2.500 m) y continua se localiza en la zona de Eibar, Elgoibar, Bergara y Azkoitia (Gipuzkoa). En este sector se sitúa el afloramiento de mármoles estudiado en este trabajo, donde las formaciones volcánicas están interdigitadas con los sedimentos marinos.

El vulcanismo es esencialmente submarino, con lavas almohadilladas, brechas, tobas y rocas albiticas, asociadas a un magma basáltico-alcalino. Azambre & Rossy (1976) consideran que el magmatismo alcalino Cretácico de los Pirineos occidentales y el Arco Vasco ha originado: (1) rocas volcánicas, con lavas y productos piroclásticos, de naturaleza espilitica y traquítica y (2) rocas intrusivas, con picritas, teschenitas y, localmente, sienitas. Relacionan el magmatismo con una importante fracturación cortical, de dirección E-W, próxima a la orientación de la falla nor-pirenaica. Esta fracturación puede marcar un rifting antecenomaniense, que precedió al depósito del flysch del Cretácico tardío. La edad del magmatismo se extiende desde el Cenomaniense hasta el Maastrichtiense. Sin embargo, es preciso señalar que si bien al comienzo del Maastrichtiense cesó la actividad lávica, no por ello se extinguió la actividad magmática. Así, hay diques que cortan a coladas de varios tipos y, por otra parte, los sills, lacolitos y

pequeños stocks han intruido con posterioridad a coladas y rocas piroclásticas, con neto distanciamiento temporal. En todo caso, las rocas ígneas están plegadas juntamente con las rocas sedimentarias (Cuevas et al, 1981).

El vulcanismo es episódico, alternando momentos de actividad intensa con momentos amagmáticos. La actividad magmática está representada por materiales volcánicos e intrusivos de composición basáltica y, en menor medida, traquítica. Los productos volcánicos forman coladas de lavas almohadilladas (pillow lavas), coladas tabulares y depósitos volcanoclásticos, resedimentados sin-eruptivamente pero también autoclásticos y piroclásticos. Sobre los materiales sedimentarios y/o sobre los depósitos volcánicos intruyen pequeñas masas sinvolcánicas (stocks, lacolitos y sills) formados por gabros, doleritas y, a veces, teschenitas y picritas, y diques de composición basáltica a traquítica.

Todas las rocas ígneas están afectadas, en mayor o menor medida, por un metamorfismo hidrotermal tipo fondo oceánico (Rossy, 1998) dando lugar complejas paragénesis secundarias. En la mayor parte de las rocas coexisten minerales de alta (olivino, piroxeno, plagioclasa) y baja temperatura (clorita, calcita, albita). Los basaltos presentan entonces asociaciones minerales típicamente espilíticas. Los datos isotópicos sugieren la interacción de las rocas volcánicas con agua marina.

El análisis de las facies volcánicas y sedimentarias de la Cuenca Vasca pone en evidencia el carácter submarino del vulcanismo (Cuevas et al, 1981; Rossy, 1988), marcado especialmente por la abundancia de pillow lavas intercaladas en sedimentos marinos. La alta vesicularidad de las lavas y la presencia de materiales piroclásticos indican que el vulcanismo se desarrolló por debajo de los 700-800 m, coincidentes con la profundidad crítica a la cual un magma alcalino rico en fluidos puede desencadenar erupciones explosivas. El carácter alcalino de este magmatismo es típico de sectores anorogénicos de intraplaca. La fuente mantélica es similar a la fuente de los basaltos de isla oceánica, y está probablemente localizada bajo la litosfera y enriquecida en LREE (tierras raras ligeras). Las rocas más diferenciadas, traquitas y sienitas con analcima, derivan de la cristalización fraccionada de los basaltos alcalinos y gabros-teschenitas (Rossy, 1988; Azambre et al, 1992).

Estos productos volcánicos son la expresión más occidental de la provincia alcalina cretácica ligada a la zona de rift norpirenaico (Rossy, 1988). Este ámbito puede corresponder a una zona de falla transformante cretácica de escala litosférica, situada entre las placas Europea e Ibérica, en la cual se apoya la deriva con movimiento senestro y rotación antihoraria de Iberia (Aptiense terminal-Campaniense). Localmente se producen situaciones extensionales y de adelgazamiento crustal que implican la superposición de un ambiente de rift sobre el contexto general de tipo transformante (Azambre et al, 1992; Rossy et al., 1992).

Las variaciones de las tasas de fusión en el conjunto del magmatismo pirenaico cretácico, junto con las variaciones de la dinámica regional a lo largo de la zona de rift norpirenaica sugieren la existencia de situaciones distensivas y transformantes durante la evolución de la cuenca. Un cuadro detallado de la evolución geológica de Gipuzkoa es presentado en Galán (1993).

## **EL SILL DE ELGOIBAR Y LAS CALIZAS ADYACENTES**

El sill de Elgoibar forma parte de un conjunto de sills básicos-ultrabásicos que afloran en las inmediaciones de esta localidad guipuzcoana e intruyen, en dirección N130-140E, sobre rocas sedimentarias, por debajo del grueso de las formaciones volcánicas que forman el complejo volcánico de edad Cretácico tardío de la Cuenca Vasca.

Uno de estos sills ha sido estudiado en detalle en un corte del terreno en un aparcamiento de Elgoibar situado junto al grupo de viviendas Estarta y ha sido catalogado como lugar de interés geológico Sill de Elgoibar LIG 39 (Gobierno Vasco, 2020). Este sill se extiende por espacio de 2 km hacia el NW, precisamente entre Elgoibar y la proximidad de la cueva de Erreketa, estando la cavidad situada a techo del mismo, a escasos 20 m. Una falla situada al N, sobre la traza del arroyo Aizti, desplaza la continuación NW del mismo, junto al de otros sills paralelos. Las calizas intruídas, por su posición estratigráfica, corresponden a una edad Turoniense.

Las rocas ígneas se disponen subconcordantes con una secuencia sedimentaria (en la que alternan calizas, margas y lutitas), sobre las cuales desarrollan un metamorfismo de contacto. El metamorfismo térmico es patente sobre todo en las calizas situadas a techo del sill, transformadas en mármol, lo cual confirma el carácter intrusivo de estas rocas.

El sill está zonado. En la base las rocas están muy alteradas, aunque se preservan algunos bloques frescos en los que se observan estructuras bandeadas de origen acumulativo. Las rocas son ultramáficas, y están formadas esencialmente por olivino idiomorfo, claramente acumulativo, con muchos contactos mutuos; las fases intercumulus son piroxeno, anfíbol, biotita y opacos. Por encima de la sección ultramáfica aparece plagioclasa en las rocas. Los gabros, de grano fino y con textura diabásica-ofítica, están formados por plagioclasa, clinopiroxeno, biotita, esfena, opacos y anfíbol. Finalmente, a techo, en contacto con un nivel calizo marmorizado, las rocas intrusivas presentan un tamaño de grano más fino y forman una facies de borde fría. Esta facies presenta una textura holocristalina microporfídica con matriz microlítica. Los microfenocristales son esencialmente de clinopiroxeno, de plagioclasa y algunos pseudomorfos de olivino. La matriz está formada esencialmente por plagioclasa y clinopiroxeno.

Aproximadamente unos 15 m por debajo del techo del sill, se encuentra una facies gabroidea de grano grueso a muy grueso, en la que destaca la presencia de cristales prismáticos de anfíbol y piroxeno idiomorfos, de tamaño centimétrico, desordenados en una matriz plagioclásica. Esta facies representa, posiblemente, la intrusión de un sill en el propio sill. Algunas fracturas que recortan el sill están ocupadas por asbestos (crisotilo). Las calizas situadas a techo y muro están transformadas en mármoles con texturas granoblásticas poligonales características.

## DESCRIPCIÓN DE LA CAVIDAD

La cueva de Erreketa constituye una red subhorizontal de galerías, en general de moderado diámetro, de 380 m de desarrollo. Consta de dos niveles de galerías fósiles o hidrológicamente inactivas, que se extienden hacia el NW, en paralelo a la traza del techo del sill, y de la galería del río subterráneo, más extensa, que se extiende hacia el W y de la cual proceden las aguas subterráneas que recorren la cueva, drenando los terrenos margosos superiores hacia la base del complejo volcánico del Cretácico tardío. El buzamiento de los mármoles y margas marmorizadas es de 35° SW. En la confluencia de la red fósil con la activa las aguas del río siguen por una galería muy estrecha para reaparecer a escasos 12 m en la surgencia del sistema (tercera boca).

La cueva-surgencia es conocida desde antiguo y está incluida en el Catálogo Espeleológico de Gipuzkoa (CEG nº 430). Sus aguas se aprovecharon a principios del siglo 20 mediante una toma para el abastecimiento de Elgoibar. Las primeras exploraciones de la cavidad fueron efectuadas por la Sociedad de Ciencias Aranzadi en 1952 (informes de Juan San Martín y Julián Zabaleta, con topografía parcial de la red fósil). Pero el trabajo exploratorio principal fue efectuado por el Grupo Espeleológico de Elgoibar (Tobajas, 2013). Dicho trabajo presenta una descripción y topografía detallada de toda la cavidad e interesantes observaciones.

La cueva consta de tres bocas, muy próximas entre sí. La inferior es la surgencia del río subterráneo. A escasos 5 m de ella y 4 m más alta se encuentra una pequeña boca-arrastradero que comunica con el nivel fósil más bajo. Y a 20 m de distancia y +3 m de la anterior se encuentra la boca superior o boca de acceso, parcialmente tapiada por un antiguo cierre con una puerta de hierro.

Entrando por la boca superior (cota 0), se accede a una galería de 2 m de diámetro, que describe un giro pronunciado y alcanza una sala más amplia, dividida por una grieta-sima de -4 m (para ésta y sucesivas observaciones ver plano en Figura 01). Atravesando sobre la sima se alcanza la continuación del nivel superior, con una galería fósil horizontal de 54 m, que se desarrolla hacia el NW, con un trazado en zigzag orientado sobre un sistema de diaclasas ortogonales. Esta galería se superpone y comunica (en la base de la sala y a través de tres simas-grietas estrechas) con un nivel fósil inferior constituido por una larga y tortuosa galería inferior-arrastradero, sólo apta para espeleólogos delgados; en su extremo NW se alcanza una salita con espeleotemas. La galería inferior prosigue bajo la sima de la primera sala hacia el SE, con mayor altura, comunicando a través de una gatera con la segunda boca. De la base de la sala parten otros dos laterales: uno horizontal, que va a dar a una ventana a +4 m sobre el río, por donde se puede descender en escalada, y otro descendente, de techo bajo, que tras un giro conduce también al inicio del río.

El inicio del río es una ampliación, con espeleotemas, dos cortos laterales ascendentes, y una continuación inferior por donde se sumen las aguas en el estrecho conducto que lleva a la surgencia o boca inferior (cota -7 m).

Siguiendo río arriba se desarrolla hacia el W la galería del río, ligeramente ascendente y de 180 m de desarrollo. Esta galería presenta estrechamientos y ampliaciones a lo largo de su recorrido. Inicialmente es alta, pero a los 10 m presenta un tramo de techo bajo, que da paso a una ampliación. Tras ésta, la galería gana en altura y amplitud, presentando otro tramo con grandes bloques que pueden seguirse por un conducto inferior por donde circula el río o bien por dos pasos superiores en bypass, más amplios. Luego la galería sigue amplia por espacio de 50 m, con varias cascaditas, que conducen a una sala de techo plano en activo proceso de colapso de bloques. Tras pasar una zona de bloques sigue otro tramo, más compacto, que se torna de techo bajo y alcanza otro sector con morfología tubular y bloques menores de colapso reciente, por hundimiento de tramos del techo. El agua ingresa por un lateral en bypass en la pared N y también procede de otro afluente, el cual continúa en una gatera con agua que da paso a otra salita con bloques caóticos. En el extremo de esta se alcanza la surgencia del afluente, siendo este el punto más alto de la cavidad (cota +3). Ver imágenes de la cavidad, su fauna cavernícola y microorganismos en Figuras 01 a 32.

La roca-caja en que está excavada la cavidad es una caliza margosa de color gris a negro, que ha sido transformada en mármol por metamorfismo de contacto e hidrotermal. Las galerías fósiles presentan suelos con sedimentos arcillosos y tramos que conservan cantos rodados, testigos de una antigua circulación; sus paredes están recubiertas por pátinas de arcilla seca y, en algunas zonas, por recubrimientos de espeleotemas de calcita, que enmascaran la roca-caja subyacente. En la galería del río, en cambio, aunque también hay zonas con espeleotemas, predomina la roca desnuda y bloques y cantos poco rodados sobre el cauce del río subterráneo. Los estratos de mármol, de 10 a 70 cm de espesor, tienen un buzamiento medio de 35° SW, separados unos de otros por planos de estratificación centimétricos, más areniscosos y fuertemente silicificados, de colores ocre, que a menudo destacan en relieve positivo.

En zonas de fractura reciente de bloques se aprecian también planos de estratificación más margosos y de tonalidades rojizas, debido a contaminaciones diagenéticas por óxidos de hierro procedentes de los materiales volcánicos. Igualmente hay pequeñas venas de cuarzo con diseminaciones de pirita. A lo largo de la galería del río existen largos tramos donde la roca-caja contiene una gran cantidad de fósiles de orbitolinas y otros foraminíferos, cuyas tallas alcanzan varios milímetros y destacan sobre las paredes en relieve positivo. Es frecuente también la ocurrencia de silicificaciones, producidas por alteración hidrotermal, que obliteran la textura original de la roca, ocasionando reemplazamientos por sílice secundaria, tanto en la roca-caja como incluso en los fósiles que ella contiene.

La cavidad presenta áreas con espeleotemas normales blancas de calcita (estalactitas, coladas, recubrimientos estalagmíticos), particularmente en la galería del río, aunque estas no alcanzan gran profusión. También hay puntos donde los recubrimientos de calcita tienen colores amarillos, negros y rojizos, teñidos por trazas de sulfuros, sulfatos y oxi-hidróxidos metálicos, producidos por la acción hidrotermal y la disolución compleja de rocas ígneas y mineralizaciones en el flysch margoso suprayacente.

Son llamativas áreas con gran cantidad de espeleotemas botroidales y arborescentes, de pocos mm, de ópalo-CT, de color gris (especialmente en el inicio de la galería del río y en la galería fósil inferior, bajo la sima de -4 m que corta la primera sala). Muchas se forman a partir de silicificaciones de los planos de estratificación, pero también recubriendo superficies extensas de los estratos de mármol, donde crecen perpendiculares a las paredes. Muestras observadas al corte bajo el microscopio muestran una estructura en bandas, por acreción sucesiva de ópalo.

Otra muestra, de una colada blanca de calcita, fracturada naturalmente por subsidencia de un relleno arcilloso inferior, mostró también una estructura en bandas, pero con capas alternas de ópalo intercaladas con otras de calcita. Este proceso es debido a que el agua rica en sílice típicamente mantiene grandes cantidades de bicarbonato en solución. La pérdida de dióxido de carbono de las soluciones, cuando el agua subterránea entra a las galerías, causa una subida del pH. Dado que la solubilidad de la sílice está controlada por el pH, este incremento ocasiona que la sílice se disuelva y precipite el ión carbonato, decreciendo el pH tras la deposición, y precipitando entonces la sílice. Así, la sílice frecuentemente se deposita como una capa sobre la calcita previamente precipitada o rellenando los intersticios entre los cristales de calcita. En cada ciclo sucesivo de afluencia de las soluciones se repite la secuencia bandeada calcita-ópalo.

Las espeleotemas de ópalo pueden formar recubrimientos, costras, coladas, estalactitas, y suelen ser más frecuentes en cuevas en lava y rocas metamórficas que en caliza. Las espeleotemas de ópalo son generalmente blancas, pero las partículas de polvo pueden teñirlas de gris y otras sustancias pueden teñirlas de tonos amarillentos a ocre. Con frecuencia tienen superficies botroidales y ligeramente porosas. Debido a ello a menudo pueden no ser reconocidas como ópalo y suelen pasar desapercibidas cuando están asociadas a espeleotemas de calcita. La sílice puede proceder de vetas de cuarzo o de silicificaciones contenidas en la roca-caja y en las margas adyacentes.

Muy cerca de la cueva de Erreketa se localiza otra cavidad: Erreketa Txiki. Está situada a 15 m al N de la boca superior de Erreketa y es una pequeña cueva-laminador, fósil, de techo bajo, horizontal, y de 20 m de desarrollo. Rellenos de espeleotemas y sedimentos colmatan la comunicación entre ambas cuevas, pero resulta obvio que son parte del mismo sistema de galerías.

El desarrollo total de Erreketa (contando todos sus laterales) alcanza 380 m y el desnivel 10 m (+3 m; -7 m). Si sumamos la pequeña cueva de Erreketa Txiki el desarrollo del sistema asciende a 400 m.

## NOTAS HIDROGEOLÓGICAS

El río subterráneo de Erreketa tiene agua todo el año, con un caudal medio anual de 5-10 l/s y un caudal de crecida que puede alcanzar los 50 l/s. La temperatura ambiente es de 12°C y la del agua de 10°C.

La cavidad es así una cueva-surgencia, con conductos fósiles y activos, producto de la excavación por las aguas subterráneas de cauces progresivamente más bajos, que han dejado abandonados los niveles fósiles. El trazado del río subterráneo procede del W, y captura aguas infiltradas en los mármoles y en niveles superiores de calizas margosas y flysch negro, que infrayacen a la parte principal del complejo volcánico. Se estima un acuífero con un área de alimentación de 1 a 2 km<sup>2</sup>, limitándose la espeleogénesis a los tramos más compactos de calizas marmorizadas por efecto del metamorfismo de contacto con el techo del sill de Elgoibar.

A 140 m al N de este sistema y a cota algo más baja (290 m snm) se localiza una segunda surgencia, impracticable, también de caudal perenne en torno a 5-10 l/s de media anual. Estas aguas proceden de un segundo acuífero, independiente, situado al N, que se extiende hacia la cabecera del barranco de Aizti erreka, donde se localiza la sima-sumidero y cueva de San Miguel, en la cota 430 m snm (Tobajas, 2013). Una prueba de coloración con fluoresceína efectuada en esta cavidad en marzo de 1993 dio positivo en esta segunda surgencia, salvando una distancia lineal de 780 m y un desnivel de 140 m. El trazador recorrió el trayecto en 20 h, pero dio negativo en la surgencia de la cueva de Erreketa (Tobajas, 2013). Se trata así de otro acuífero, desarrollado más al N, en tramos de caliza adyacentes a dos sills y a un sistema de fallas asociadas. Ello prueba que, sólo localmente, son susceptibles de experimentar cierto grado de karstificación y eventual espeleogénesis los tramos más compactos de mármoles.

Las aguas del río subterráneo de Erreketa proceden del W, del flanco E del monte Morkaiko, por debajo del afloramiento principal de basaltos, lavas y rocas intrusivas del Complejo Volcánico intercaladas entre las rocas sedimentarias del Cretácico tardío (calizas, margas y lutitas, con frecuentes cambios de facies). La densa cobertura edáfica y vegetal permite pocas observaciones sobre el sustrato subyacente, pero parece claro el predominio de lutitas y margas, siendo escasos los términos de caliza más compactos, cuya extensión local es difícil de discernir.

La infiltración dispersa sobre este conjunto de mármoles y rocas asociadas, de permeabilidad variable, se incrementa en los tramos carbonáticos más compactos, que se extienden en paralelo al sill de Elgoibar. De hecho, las galerías fósiles de la cueva son muy compactas, pero en la galería del río, que se desarrolla perpendicular al sill, se aprecia que la roca-caja es progresivamente más margosa e inestable a medida que se avanza hacia el W.

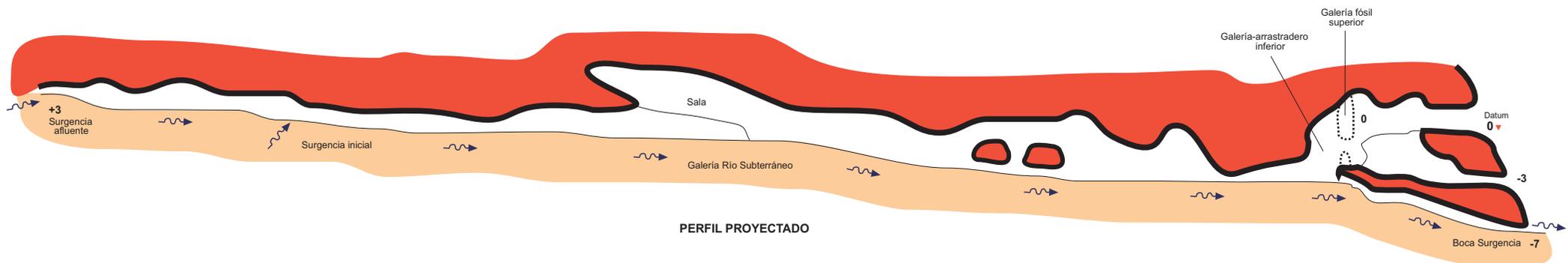
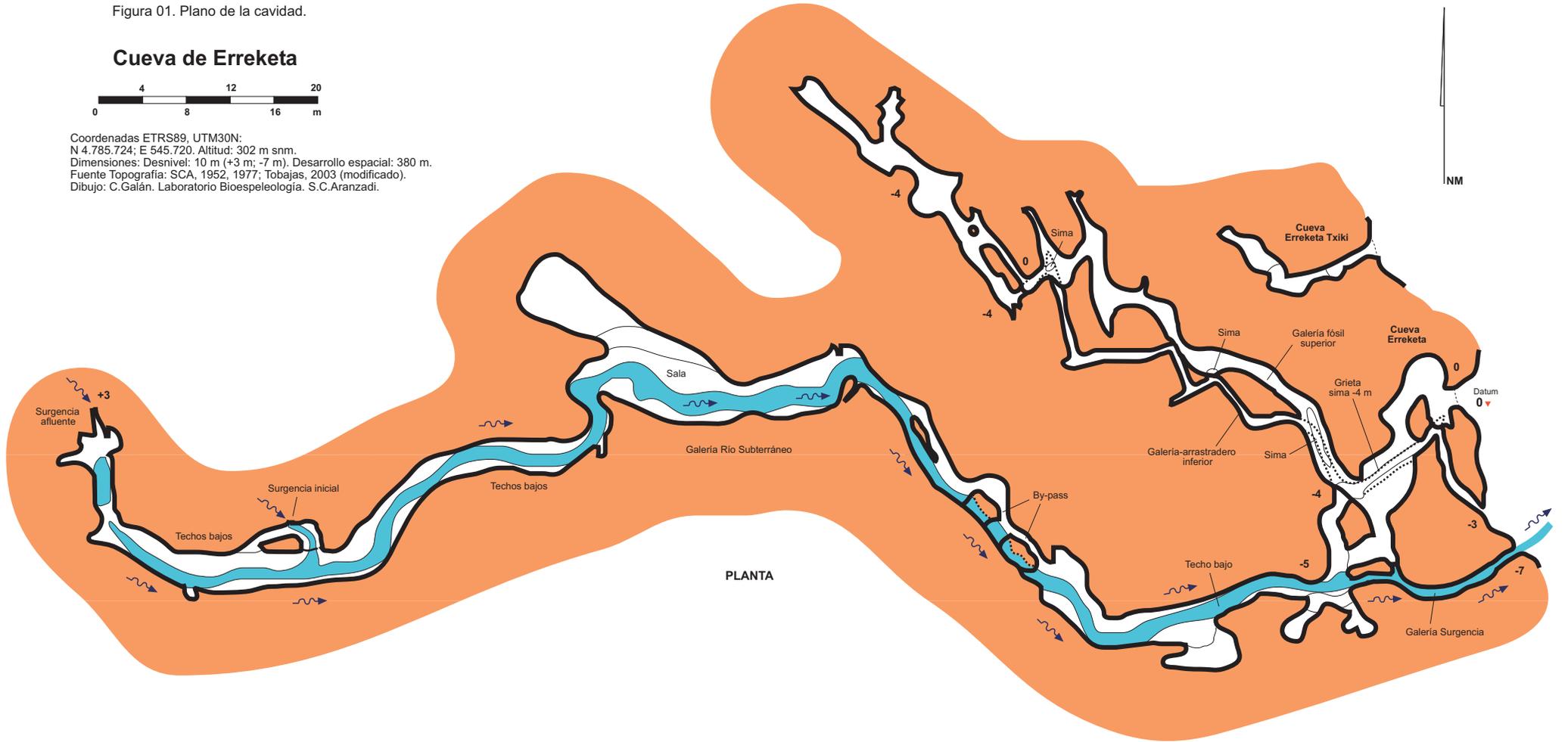
Ello probablemente explica la ocurrencia de colapsos y la falta de continuidad o interrupción de la galería del río al alejarse del sill, cuya acción metamórfica (de contacto e hidrotermal) parece haber otorgado mayor consistencia y estabilidad a las calizas más próximas al mismo. Aunque existen áreas carbonáticas más amplias, de menor permeabilidad, la espeleogénesis queda circunscrita a los tramos más compactos de calizas marmóreas.

Figura 01. Plano de la cavidad.

### Cueva de Erreketa



Coordenadas ETRS89, UTM30N:  
N 4.785.724; E 545.720. Altitud: 302 m snm.  
Dimensiones: Desnivel: 10 m (+3 m; -7 m), Desarrollo espacial: 380 m.  
Fuente Topografía: SCA, 1952, 1977; Tobajas, 2003 (modificado).  
Dibujo: C.Galán. Laboratorio Bioespeleología. S.C.Aranzadi.





**Figura 02.** Galería de acceso (nivel fósil superior) y pasamanos sobre la grieta-sima de -4 m (primera sala).



**Figura 03.** Galería fósil superior. Zonas con crecimientos de plasmidios de Mycetozoa y films de Actinobacteria, sobre películas de arcilla que enmascaran la roca-caja.



**Figura 04.** Morfología de las galerías en el nivel fósil superior, con suelo de sedimentos arcillosos y cantos rodados.



**Figura 05.** Galería fósil superior (arriba) y galería-arrastradero inferior, de tortuoso recorrido (debajo). Ambos niveles están enlazados en tres puntos distintos por simas estrechas de -4 m. Nótese las intercalaciones silíceas entre los estratos individuales.



**Figura 06.** Galería fósil. Crecimientos de espeleotemas botroidales de ópalo-CT y calcita a partir de silicificaciones en los planos de estratificación (arriba) y biofilms de Actinobacteria en forma de manchas blancas (debajo).



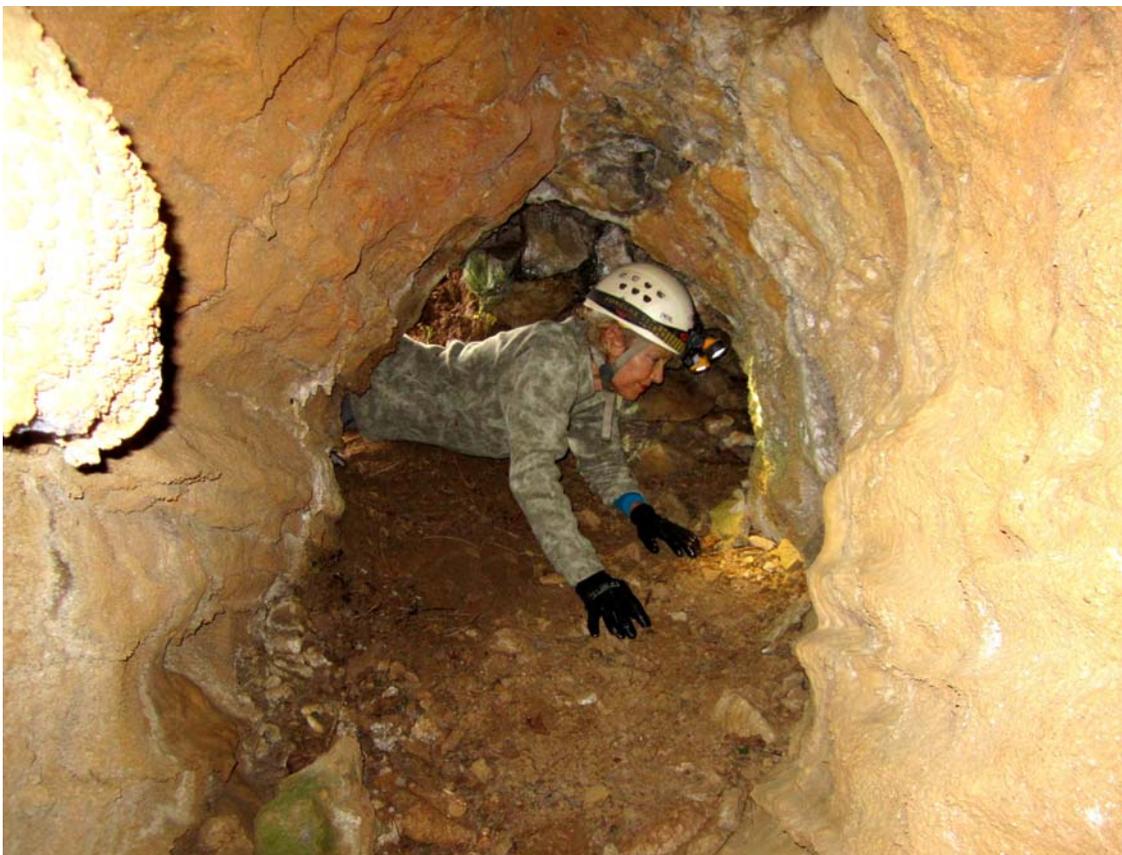
**Figura 07.** Zonas con espeleotemas de calcita en los niveles fósiles: estalactitas, banderas y coladas estalagmíticas.



**Figura 08.** Espeleotemas botroidales de calcita y ópalo-CT. Arriba: al lado de una colada de calcita teñida por trazas de elementos cromóforos. Debajo: sobre silicificaciones de los planos de estratificación, predominantemente.



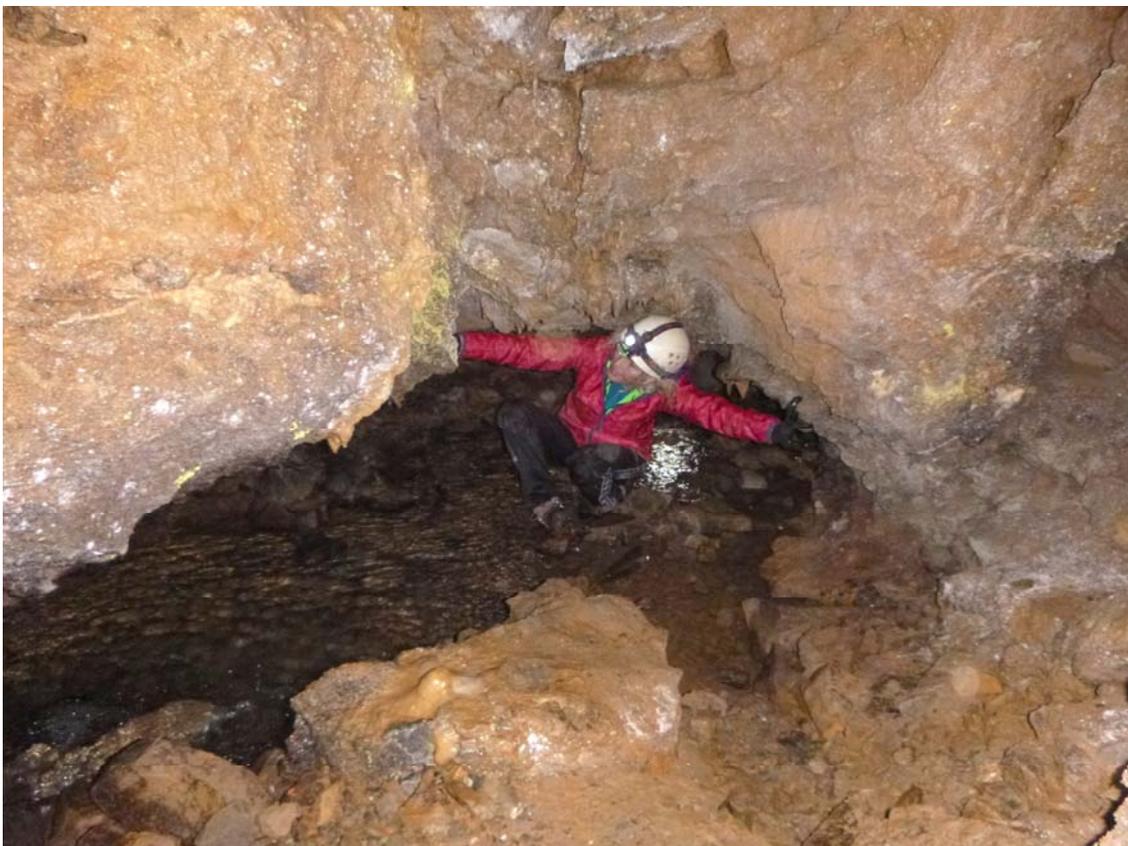
**Figura 09.** Detalle de crecimientos de espeleotemas botroidales de ópalo-CT de hasta 1 cm (arriba) y gran estalagmita creciendo sobre un saliente de la sima de -4 m de la primera sala, con coladas inferiores (debajo).



**Figura 10.** Galería del nivel fósil inferior, con cama de zorro (hecha de hierba y musgos secos) (arriba) e ingreso por la segunda boca (arrastradero), la cual da paso a la galería inferior (debajo).



**Figura 11.** Acceso al inicio de la galería del río, desde ventana superior (arriba) y galería descendente inferior (debajo). Nótese los recubrimientos de tapices bacteriales y Mycetozoa (de distintos colores) y espeleotemas de calcita y ópalo.



**Figura 12.** Primer tramo de la galería del río subterráneo, con paso de techo bajo.



**Figura 13.** La galería del río alterna ampliaciones y estrechamientos, con turbidez en el agua por lluvias recientes. Los bloques desprendidos van siendo removidos y disueltos por las aguas subterráneas.



**Figura 14.** Diversos aspectos de la galería del río, con espeleotemas en algunas zonas.



**Figura 15.** Pequeñas cascadas y tramos en bypass en el río subterráneo de Erreketa. Nótese las pátinas arcillosas que recubren la roca-caja.



**Figura 16.** Zonas de roca y coladas teñidas por oxi-hidróxidos de hierro. En la imagen inferior se aprecia un acúmulo de guano antiguo de quirópteros *Rhinolophidae*. La roca-caja marmorizada es de color gris-oscuro á negro.



**Figura 17.** Trabajos de muestreo y colectas de fauna acuática en remansos del río subterráneo.



**Figura 18.** Tramos amplios y pasos de techo bajo, en bypass, a lo largo de la galería del río. Nótese la gran cantidad de bloques de colapso en el cauce subterráneo.



**Figura 19.** Tramo superior del río con pasos de techo bajo entre y bajo bloques de colapso. En la imagen superior puede apreciarse la ocurrencia de tapices bacteriales blancos y plasmodios amarillos de Mycetozoa.



**Figura 20.** Zonas con espeleotemas de calcita y tapices bacteriales blancos en las bóvedas.

## BIOLOGÍA SUBTERRÁNEA

La cavidad presenta dos ambientes diferenciados. Un sector seco y de temperatura más cálida, constituido por las galerías fósiles, y la galería del río, recorrida por las aguas subterráneas, de ambiente algo más frío, con atmósfera de elevada humedad relativa y sometida a importantes variaciones de caudal.

La red fósil presenta en adición un rasgo muy peculiar, que es su frecuentación por mamíferos troglógenos. Estos introducen al ecosistema diversos recursos tróficos, en forma de residuos orgánicos de su alimentación epígea, así como guano, cadáveres y restos. Los mamíferos incluyen varias especies de carnívoros, roedores y quirópteros. Asociada a esta presencia de vertebrados, hay todo un conjunto de invertebrados foleófilos, guanófilos, fungívoros, ectoparásitos, y especies troglógenas y troglófilas, propios de la asociación parietal de la zona de entrada de las cuevas. En cambio, son pocas las especies de troglobios terrestres o de troglófilos con adaptaciones para desenvolverse en el ambiente profundo.

Un segundo rasgo de la cavidad es la ocurrencia de micelios de hongos (asociados a restos orgánicos vegetales y animales), de tapices bacteriales de diverso tipo (fundamentalmente bacterias quimiolitótrofas, que sintetizan materia orgánica a partir de componentes minerales) y de protozoos Mycetozoa (amebas gigantes, que fagocitan bacterias). Estos se desarrollan en ambos ambientes. Las bacterias intervienen en procesos geomicrobiológicos de alteración de la roca-caja y génesis de espeleotemas. Además, constituyen una fuente de nutrientes para diversos invertebrados que ingieren materiales arcillosos con cierto contenido de bacterias y subproductos de su metabolismo. Los hongos degradan materiales orgánicos y sirven a su vez de alimento a varias especies de insectos.

En la galería del río son escasas las especies cavernícolas terrestres, predominando una nutrida representación de troglobios acuáticos (= stygobios). Estos incluyen diversos órdenes y familias de crustáceos y seguramente una amplia diversidad de microfauna, no abordada en este estudio. Las aguas de infiltración (que dan origen al río de la cueva) aportan al ecosistema hipógeo materia orgánica particulada y disuelta, procedente del suelo superior y su densa cobertura forestal, con altos valores en carbono y nitrógeno orgánicos. A continuación pasaremos revista a los organismos hallados, comenzando por los más perceptibles.

## MEDIO TERRESTRE

### MAMÍFEROS

En primer lugar es de destacar la ocurrencia en la cavidad de varias especies de mamíferos, que introducen rasgos de cierta significación en el ambiente hipógeo.

Los quirópteros están representados por el murciélago grande de herradura *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber) (Rhinolophidae), de los que encontramos en la primera salida tres ejemplares hibernantes y una carcaza (esqueleto, con cráneo completo y restos de tejidos blandos, patagios y piel), de un ejemplar recientemente fallecido en la cavidad. Tobajas (2013) reportó la presencia de *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein), no encontrada durante nuestros muestreos. En todo caso resulta abundante la presencia de pequeños acúmulos de guano antiguo y menos la de guano fresco de quirópteros en la red fósil y en algunos puntos de la galería del río. Lo que indica que la cavidad es muy frecuentada por quirópteros, pudiendo albergar en el pasado poblaciones más importantes. Sobre el guano de quirópteros hay asociados crecimientos de micelios de hongos, utilizados por colémbolos y dípteros fungívoros. Es factible que otras especies de quirópteros frecuenten la cavidad en distintas épocas del año.

Los carnívoros están representados por el zorro común *Vulpes vulpes* (Linnaeus) (Canidae), que habita en la cavidad, y por algún ejemplar de garduña *Martes foina* (Erxleben) (Mustelidae), que también la frecuenta. El zorro ha sido observado en la cavidad y se conservan camas de hierba utilizadas por esta especie. En su proximidad encontramos numerosos restos óseos fragmentados de diversos mamíferos y aves, restos de plumas y cáscaras de huevos de aves, extensos trozos de piel y restos de jabalí, y otros residuos. Se trata de subproductos de su alimentación, de presas a las cuales da caza y ha traído a su madriguera.

En distintos puntos de la red fósil observamos también zarpazos en las paredes, que en un principio atribuimos a comadreja, pero en la galería arrastradero inferior encontramos más huellas de zarpazos semejantes, heces y huellas plantares inequívocas que corresponden a algún ejemplar de garduña, que frecuenta actualmente la cueva. Esta especie alcanza 44 cm de talla (cabeza y cuerpo) y 24 cm de longitud de la cola. Es de hábitos muy nocturnos, trepa bien, y frecuenta bordes de bosque y zonas rocosas, donde eventualmente excava su propia madriguera (Van Den Brink & Barruel, 1971). Su hallazgo en cuevas es no obstante raro.

Tobajas (2013) ha reportado la observación de lirones *Glis glis* (Linn.) (Rodentia: Gliridae) en la cavidad, en la galería inferior, y sus observaciones concuerdan con la descripción de la especie. El lirón es una especie muy arborícola, propia de hayedos, que construye sus nidos en árboles huecos. Accidentalmente ha sido encontrada en cavidades de Aralar (Galán, 1993). Nosotros no observamos esta especie durante los muestreos, hallando en cambio huesecillos de otros micromamíferos (insectívoros y roedores). Entre ellos hemos podido identificar restos de mandíbulas y maxilas de musaraña *Crocidura russula* (Hermann) (Soricidae), topillo *Pitymys duodecimcostatus* (De Selys Longchamps) (Microtidae) y ratoncitos de campo *Apodemus sylvaticus*

(Linn.) (Muridae). Estas especies son de hábitos nocturnos, de pequeño tamaño, y pueden ser consideradas troglóxenos que frecuentan las bocas y zonas de entrada de las cuevas.

La musaraña *Crociodura russula* posee ojos diminutos y hocico alargado, pero sin formar una verdadera trompa. Sus hábitos alimentarios incluyen la captura de arañas, insectos y pequeños gusanos, que pueden encontrar con facilidad en la zona de entrada de las cuevas. El topillo, *Pitymys duodecimcostatus*, es de costumbres parecidas. Mientras que los ratoncitos *Apodemus sylvaticus* son más fitófagos; normalmente su alimento consiste en bellotas, nueces, aunque también captura insectos y artrópodos terrestres, o bien roen cortezas y tallos de plantas. Se trata de especies frecuentes en bocas de cuevas en zonas forestadas, que a su vez pueden introducir al ambiente hipógeo distintos restos vegetales y animales.

La presencia de mamíferos en la cueva de Erreketa resulta así, en cierto sentido, singular. De las especies citadas sólo los quirópteros penetran profundamente, hasta zonas de la galería del río muy alejadas de las bocas.

## HONGOS Y BACTERIAS

Otro aspecto distintivo de la cavidad lo constituye la presencia de diversas especies de hongos, bacterias y recubrimientos de plasmidios de protozoos Mycetozoa (amebas gigantes). Su ocurrencia está relacionada con procesos de degradación de la materia orgánica, con procesos geomicrobiológicos de síntesis de materia orgánica nueva, con procesos de alteración de la roca-caja y con la formación de films cromóforos sobre espeleotemas.

Los hongos están representados en la cavidad básicamente por algunas hifas y micelios de ascomycetos (Ascomycota), que crecen asociados a restos de madera muerta, cáscaras de frutos y semillas, de origen externo, y en mayor abundancia por distintos tipos de mohos zygomycetos (Zygomycota), que crecen sobre guano de quirópteros, heces de otros mamíferos, sedimentos arcillosos ricos en materia orgánica y, que se apreciaron con particular profusión sobre los cebos atrayentes de queso aromático (que colocamos en la cavidad), contribuyendo a su rápida degradación. Por su metabolismo heterotrófico, los hongos se ocupan de la descomposición de materiales orgánicos, con lo que ayudan a los invertebrados detritívoros a obtener nutrientes.

Ante la ausencia de organismos fotosintetizadores, la producción primaria en el ecosistema hipógeo es muy reducida y está restringida a la actividad quimiosintética autótrofa de algunos microorganismos (bacterias). Estas comprenden formas autótrofas y heterótrofas. Las bacterias heterótrofas proceden de la superficie y necesitan materia orgánica para su desarrollo. Las bacterias autótrofas son autóctonas, habitan en las paredes de roca y arcilla de las cuevas y su desarrollo sólo depende de la existencia de algunos materiales inorgánicos.

Las bacterias en general participan de la descomposición de los residuos muertos y excreciones, disgregando el complejo orgánico en formas inorgánicas simples. A través de esta acción ingresan de nuevo en el ciclo de los elementos las combinaciones químicas de carbono, nitrógeno y fósforo que, a no ser por estas transformaciones, se perderían para el resto de los organismos. Las bacterias heterótrofas metabolizan la materia orgánica y sintetizan su propia sustancia, constituyendo así un canal entre la materia orgánica y la biomasa animal, ya que muy diversos crustáceos, gusanos y moluscos se alimentan de bacterias. Las bacterias autótrofas quimiosintéticas son capaces de producir en oscuridad total la síntesis de materia orgánica nueva, ya que gracias a su especial metabolismo obtienen energía de la oxidación de compuestos inorgánicos. En conjunto, la acción de las bacterias en las cuevas consiste en determinar los cambios que sufre la materia orgánica, ya sea en el sentido de su mineralización, ya en el de su síntesis (Galán, 1993; Galán & Herrera, 1998).

Uno de los más visibles grupos de bacterias observados en la cueva de Erreketa son las colonias de Actinobacteria, que generalmente forman manchas blancas y son responsables del distintivo olor a cueva o a humedad que presentan muchas cuevas. Otros grupos de bacterias y microorganismos pueden no ser observables a simple vista o pasar desapercibidos. Las Actinobacterias son organismos procariotas, Gram-positivas, mayoritariamente aeróbicas, pero lo suficientemente únicas como para ser estudiadas separadamente, por sus características especiales (Stanier et al, 1996). Son un componente importante en los suelos, especialmente en condiciones de pH alto (medio alcalino) y son predominantemente saprófitos, aunque pueden servirse de nutrientes muy variados. Morfológicamente se parecen a los hongos debido a sus células alargadas, que se ramifican en filamentos parecidos a hifas, pero se distinguen de estas por su tamaño (mucho más pequeño en varios órdenes de magnitud que el de las hifas fúngicas), en torno a una micra de espesor (10 a más de 100 micras en hifas de hongos), formando una trama ramificada que puede subdividirse en células bacterianas aisladas. Una característica distintiva de las Actinobacteria es que pueden utilizar una gran variedad de sustratos, incluyendo algunos que contienen polímeros poco degradables de insectos y plantas, tales como la quitina, celulosa y hemicelulosa (Pepper et al, 2015).

En la cavidad hay además importantes poblaciones de bacterias quimioautótrofas, autóctonas de este medio, pertenecientes a tres grupos: Ferrobacteria (*Leptothrix*, *Perabacterium*), Thiobacteria y bacterias nitrificantes. Las primeras descomponen el carbonato de hierro y oxidan los compuestos ferrosos, depositando cristales de hidróxido férrico. Las Thiobacteria o bacterias del azufre transforman los sulfuros en sulfatos. Las bacterias nitrificantes oxidan los compuestos amoniacales a nitrosos (*Nitrosomas*, *Nitrococcus*), y estos últimos a nítricos (*Nitrobacter*); su acción tiene el efecto de mineralizar las proteínas y de esta forma agota los recursos para bacterias heterótrofas.

Tal vez el papel más importante de las bacterias autótrofas reside en su capacidad de sintetizar vitaminas y oligoelementos. Los animales han perdido esta capacidad y ante la ausencia de plantas verdes en el medio hipógeo estas sustancias esenciales son aportadas por bacterias. Las Thiobacteria pueden sintetizar ácido nicotínico, ácido pantoico, riboflavina, piridoxina y vitamina B12. Las Actinobacteria pueden sintetizar carotenos. Así, las bacterias presentes en la roca y la arcilla de las cuevas son un importante factor en la nutrición de los cavernícolas, ya que proveen materiales energéticos, vitaminas y factores de crecimiento.

Los tapices bacteriales son abundantes en la cueva de Erreketa, pero su discriminación y estudio requiere de técnicas propias de la microbiología y escapa del alcance de este trabajo, en el que sólo incluimos los grupos y modos de ocurrencia que ha sido posible apreciar a simple vista en la cueva y en algunas muestras observadas en laboratorio bajo microscopio binocular.

Los tapices bacteriales más conspicuos, que atribuimos a Actinobacteria, forman manchas y agregados blancos, distribuidos por toda la cavidad, sobre las paredes de roca y suelos arcillosos secos. En las bóvedas con gotitas de agua de condensación hay también recubrimientos blancos extensos, que posiblemente corresponden a Actinobacteria. En la surgencia en zona de penumbra hay agregados de tonos azules y rosados de varias especies de Cyanobacteria sobre paredes húmedas. En la galería del río hay muchas zonas donde la roca de las paredes se presenta alterada y a menudo recubierta por pátinas de arcilla y espeleotemas con coloraciones rojizas y amarillentas, que atribuimos a la ocurrencia de Ferrobacteria y Thiobacteria, respectivamente. En adición, la coloración de algunos films puede corresponder a procesos inorgánicos de precipitación química de minerales secundarios a partir de componentes de la roca-caja y/o de soluciones procedentes de rocas del complejo volcánico. De igual modo las sustancias disueltas pueden formar films cromóforos sobre espeleotemas de calcita.

## PROTOZOOS MYCETOZOA

Más llamativa aún resulta la ocurrencia en la cavidad, en zona oscura, tanto en la red fósil como sobretodo a lo largo del río subterráneo, de recubrimientos orgánicos, de color amarillo, de amebas gigantes (protozoos Mycetozoa). Los recubrimientos de Mycetozoa están constituidos por plasmodios hialinos, con cuerpos fructíferos de color amarillo-oro intenso, los cuales a la luz de las linternas brillan en la oscuridad, con un llamativo efecto estético. En la cueva se presentan sobre superficies extensas en paredes, bóvedas y sobre espeleotemas, a veces en agregados densos.

Los Mycetozoa constituyen un phylum independiente de amebas (Baldauf, 2008); no son bacterias ni hongos, sino que están incluidos entre las amebas (protozoos Amoebozoa). Se caracterizan por presentar como aparato vegetativo un plasmodio (masa de citoplasma multinucleado), que carece de una pared rígida limitante y que se desliza de manera ameboidea sobre el sustrato, fagocitando bacterias y microorganismos más pequeños. Forman pequeñas masas gelatinosas (a veces manchas densas de más de 1 m de diámetro), apreciables a simple vista (aunque su identificación requiere su observación bajo el microscopio). Situados entre los animales y los vegetales, poseen una compleja ultraestructura y desarrollan cuerpos fructíferos con esporas. Se alimentan de bacterias y pueden desplazarse sobre el sustrato. Los ejemplos de Erreketa son similares a otros hallados previamente en otras cuevas de Gipuzkoa y se incluyen en el orden Trichiida (Galán & Nieto, 2010; Galán et al, 2010).

Posiblemente se trata de especies nuevas, aún no descritas a nivel específico, cuyo ciclo biológico y modo de ocurrencia resultan inhabituales, ya que los plasmodios de Mycetozoa se encuentran en zona de oscuridad total, creciendo y fructificando sobre espeleotemas y paredes expuestas de roca, donde el contenido orgánico es muy bajo. Estos protozoos, seres unicelulares pero de gran tamaño, se alimentan básicamente de bacterias quimiolitótrofas, que fagocitan. En sus inmediaciones se encuentran muchos tapices de bacterias blancas y amarillas, las últimas probablemente pertenecientes al grupo *Xanthobacter* o algún género afín. *Xanthobacter* es un género de Alphaproteobacteria, Gram-negativas, incluido en el orden Rhizobiales. En muchos puntos de la galería del río, alejados de la entrada de la cueva, los recubrimientos de Mycetozoa son especialmente densos y de intenso color amarillo. Su consistente hábitat hipógeo, en el que completan todo su ciclo vital, nos inclina a considerarlos formas troglóbias.

## MOLUSCOS TERRESTRES

En la cavidad habitan varias especies de caracoles terrestres troglófilos y troglógenos, prácticamente restringidos a la zona de entrada y galerías en el inicio de la zona oscura. Han sido hallados los siguientes gasterópodos del orden Stylommatophora: *Elona quimperiana*, *Oxychilus draparnaudi*, *Helicodonta obvolvata*, y *Cepaea nemoralis*.

La especie más abundante (y a la vez más interesante) es *Elona quimperiana* (Férussac) (Xanthonychidae), ya que presenta un grado de singularidad taxonómica elevada al ser, junto a *Norelona pyrenaica* (Draparnaud), los únicos representantes en Europa de la familia americana Xanthonychidae, con todos los interrogantes evolutivos que ello plantea (Wells & Chatfield, 1992). Tiene una distribución restringida a la cornisa cantábrica (N de la península ibérica y País Vasco francés), y una reducida área disyunta en la Bretaña francesa. Habita en zonas forestales húmedas, donde sus poblaciones son poco numerosas. Tiende a aceptarse que su área de distribución antes era continua y que las poblaciones intermedias se extinguieron durante algún período glacial. Por estas

razones la especie ha sido incluida en los listados de especies amenazadas de la Unión Europea. El género *Eloa* es monotípico. En el País Vasco la especie no es rara y ha sido hallada anteriormente en otras cuevas de Gipuzkoa y N de Navarra (Galán, 1993).

La concha de este caracol mide 25-30 mm de diámetro y 10 mm de altura, con 5-6 vueltas en espiral, y laterales muy planos. Otro rasgo distintivo es que en los adultos el borde de la apertura de la concha (peristoma) presenta un labio blanco. La concha es marrón casi traslúcido a través del cual se ve el manto del molusco, que tiene manchas oscuras y matices amarillentos. La especie era antes incluida en la familia Elonidae.

Este caracol vive 2 o 3 años y su hábitat típico son los bosques húmedos y umbríos, donde se alimenta de micelios de hongos, raíces, y ocasionalmente es necrófago y coprófago. Es básicamente nocturno, pudiendo salir de día con tiempo lluvioso. En Gipuzkoa parece ser frecuentemente cavernícola o habitar bajo madera de troncos en descomposición con hongos y bajo piedras. Puede ser víctima de depredadores, tales como erizos o escarabajos Licinidae, entre otros. Aunque en general sus poblaciones son reducidas, en la cueva de Erreketa es el caracol más abundante, encontrándose tanto adultos como juveniles, por lo que lo consideramos una forma troglófila.

En segundo lugar por su abundancia se encuentra *Oxychillus draparnaudi* (Beck) (Zonitidae). El género comprende 6 especies troglófilas o subtroglófilas en Gipuzkoa. Los caracoles de vidrio *Oxychillus* son más marcadamente cavernícolas que la especie anterior. De hábitos polífagos, se alimentan de restos vegetales y animales muy diversos, predando sobre lepidópteros vivos de la asociación parietal. Para ello presentan adaptaciones especiales en el funcionamiento de su estómago y hepatopáncreas, como niveles de quitinasa más altos que los de formas epígeas relacionadas. La concha de *O. draparnaudi* alcanza 14 mm de talla, 5-6 mm de altura, y es de color marrón amarillento traslúcido.

*Helicodonta obvolvata*, (Müller) (Helicodontidae) tiene una concha de color marrón oscuro, cubierta de pelos en los juveniles. Su concha alcanza 10-15 mm de talla, 5-6 mm de altura y se caracteriza por tener un lado superior plano y un ombligo ancho. El peristoma se aplana arriba y abajo. Habita en bosques húmedos, donde es frecuente bajo troncos caídos, y eventualmente ha sido encontrado en cuevas. De hábitos fitófagos y detritívoros puede alimentarse de restos vegetales y animales de todo tipo. Se lo considera troglógeno o subtroglófilo. En la cavidad es poco abundante y se lo ha encontrado cerca de la boca.

La última especie, *Cepaea nemoralis* (Linn.) (Helicidae) es un forma troglóxena o accidental. Cerca de la entrada, bajo la sima de -4 m, fueron halladas conchas vacías, enteramente amarillas, sin bandas, de 10-20 mm de talla, de esta especie, común y de amplia distribución en Europa. En adición, entre los sedimentos de este sector, hay también una microfauna que comprende al menos varias especies de nemátodos y diminutos ácaros edáficos, que no ha sido estudiada.

## ARÁCNIDOS

En la cavidad fueron halladas cuatro especies troglófilas de araneidos (orden Araneida), comunes en cuevas de la región: *Meta menardi* (Latreille), *Meta boumeti* Simon, *Metellina meriane* (Scopoli) (las tres de la familia Tetragnathidae) y *Tegenaria inermis* Simon (Agelenidae). También dos ejemplares machos, de 4 mm de talla, de garrapata dura *Ixodes vespertilionis* Koch (Acari: Ixodidae), de color marrón oscuro, casi negro. Y en la zona de penumbra de la boca-surgencia, ejemplares del opilión *Gyas titanus* Simon (Opiliones: Sclerosomatidae), de talla grande (cuerpo de 7 mm y patas de 85 mm).

*Ixodes vespertilionis* es un ectoparásito de quirópteros, sobre todo de las especies del género *Rhinolophus*, y generalmente es hallada en cuevas, cerca de los sitios donde los quirópteros descansan. Como todas las especies de *Ixodes*, *I. vespertilionis* carece de ojos y presenta patas largas y estilizadas. Sus larvas, ninfas y hembras adultas pueden ser halladas sobre los *Rhinolophus*, pero los machos adultos no necesitan alimentarse y suelen deambular sobre las paredes de las cuevas habitadas por estos quirópteros de hábitos cavernícolas (Galán, 1993), como es el caso en Erreketa. Esto se debe a su peculiar ciclo de vida.

La fecundación en las especies de *Ixodes* se produce en el suelo, antes de que los adultos alcancen a su hospedador final. Los machos de *Ixodes*, tras completar la espermatogénesis y la fecundación de las hembras (con la energía obtenida de la alimentación ninfal), no se alimentan, debido a que sus piezas bucales están muy atrofiadas (Estrada-Peña, 2015). La especie es considerada un troglógeno, vinculado a su hospedador. Sus caracteres regresivos son debidos a su modo de vida parásito, y no constituyen una adaptación al ambiente hipógeo.

Las cuatro especies de arañas son activos predadores de invertebrados de la asociación parietal y en la cueva se encuentran en el inicio de la zona oscura, no alcanzando el ambiente profundo. *Meta menardi* alcanza una talla de 15 mm, con prosoma de color negro a marrón-rojizo, y opistosoma de distinto color, variable, a menudo marrón más claro o verde; sus patas poseen anillos o bandas de colores marrón claro y oscuro, alternas. *Meta boumeti* es ligeramente menor (12-14 mm), muy similar en su morfología externa a la primera. Es de color marrón rojizo, con un margen más oscuro. Las patas son de color rojo-marrón; el opistosoma es amarillento (morado en los juveniles), pero luce una marca abdominal más débil y no posee anillos en sus patas. *Metellina merianae* es de cuerpo algo más elongado y de talla menor (7-12 mm). Su prosoma es verde amarillento, con rayas negras irregulares; patas de color verde amarillento, anilladas y moteadas con negro; opistosoma verdoso-parduzco a casi negro. *Tegenaria inermis* habita más cerca de la boca, incluyendo zonas de penumbra, es también de cuerpo algo alargado y grande (20 mm), prosoma y opistosoma peludos, con dibujos dorsales característicos (mancha clara y dos bandas laterales blancas en el

prosoma y mancha oscura en el centro del opistoma, bordeada por dos manchas blancas, alargadas). Esta última especie se desplaza velozmente y salta, siendo un depredador más activo que las otras, de desplazamientos más pausados o lentos.

La ecología de estas especies de arañas es muy similar. Frecuentan las paredes y techos en la zona de entrada, donde construyen telas, y son activos depredadores de una amplia variedad de presas, que incluye dípteros, lepidópteros, diplópodos, isópodos, y otras arañas de menor talla que habitan en las cuevas. Las cuatro especies son abundantes y frecuentes en cavidades de Gipuzkoa, pero habitualmente las dos especies de *Meta* no se presentan juntas en la misma cavidad (una de ellas y *Metellina* si). Aparentemente exhiben una tolerancia diferente a las variaciones microclimáticas dentro de la cueva, lo que parece ser el principal factor que determina la diferenciación de su nicho.

El opilión *Gyas titanus* es un troglóxeno o subtroglófilo muy frecuente en la región, en entradas de cuevas húmedas; se alimenta tanto de detritos vegetales como de pequeños animales muertos; destaca por su gran tamaño, sin clara separación entre tórax y abdomen, y muy largas patas; con dorso y patas oscuras, casi negras, y parte inferior y base de las patas blancas.

Ha sido reportada también la presencia de pseudoescorpiones en la cueva (Tobajas (2013), pero en nuestras prospecciones no hallamos ningún ejemplar de este orden. Es posible que ello se deba a que los muestreos fueron efectuados en época invernal, cuando la densidad de presas es baja, ya que la mayoría de los insectos que frecuentan la zona de entrada entran en diapausa.

## ISÓPODOS TERRESTRES

Están representados en bajo número en la cavidad por la especie común de "cochinilla de la humedad" *Oniscus asellus* Linné. (Crustacea Oniscoidea: Oniscidae). Se trata de un troglóxeno habitual en las bocas y zonas de entrada de muchas cuevas, sobre todo en invierno. Se conocen citas de esta especie en todo el País Vasco. Alcanza 16 mm de talla y es frecuente sobre las paredes, pero durante los muestreos en la cavidad sólo la hallamos bajo piedras y cortezas de madera en la zona de entrada. Se trata de una especie muy migrófila, de hábitos alimentarios saprofágos o detritívoros, frecuente también bajo piedras y troncos en superficie.

## QUILÓPODOS

Los Chilopoda (ciempiés) están representados por la especie troglobia *Lithobius anophthalmus* Matic (Lithobiidae). Este género posee numerosas especies cavernícolas en Gipuzkoa (10 de ellas troglobias y 7 troglófilas) y son activos depredadores.

Normalmente los *Lithobius* cavernícolas difieren de las formas de superficie por una serie de caracteres: depigmentación más o menos acusada; reducción en el número y tamaño de los ocelos (que puede incluir la desaparición total del aparato ocular); notable desarrollo del órgano de Tömösvary (de funciones higró y mecanoreceptoras); alargamiento de los apéndices y de los segmentos corporales; antenas elongadas, con mayor número de artejos. En la mayoría de las especies de *Lithobius* el número de artejos antenales oscila entre 20 y 50, pero en muchos troglobios supera esta cifra.

La especie *Lithobius anophthalmus* es una de las especies más troglomorfa del grupo. Posee una talla de 12-16 mm, antenas con 52-63 artejos (62 en los ejemplares colectados en Erreketa), faltan totalmente los ocelos y el órgano de Tömösvary es de grandes dimensiones. Posee un color marrón-rojizo debido a que posee tegumentos quitinosos. Se trata de un endemismo vasco, sólo conocido de Gipuzkoa (cavidades en los macizos de Ernio e Izarraitz) y algunas cuevas de Bizkaia.

Los *Lithobius* son activos depredadores muy comunes en cuevas, y habitualmente se concentran donde el alimento es abundante. Por ello son frecuentes en la zona de entrada, visitada por numerosos artrópodos troglógenos, y en la proximidad de acumulaciones de materia orgánica en el interior de las galerías, puntos éstos que actúan como centros de atracción de fauna.

Son activos depredadores de insectos y otros artrópodos, a los que atrapan con facilidad y dan muerte inoculando la ponzoña con sus agudas forcípulas. Es poco lo conocido sobre el tipo de veneno de estos animales, que de todas formas es inofensivo para el hombre, aunque muy eficaz en animales pequeños.

En la cavidad se lo encuentra en la zona fósil, deambulando sobre los sedimentos del suelo y oculto en anfractuosidades de las paredes de roca o bajo piedras. Es abundante, y en la galería del río acude con prontitud a los cebos, incluso a los más alejados, en la zona profunda, donde da caza a colémbolos y pequeños coleópteros.

## DÍPTEROS, LEPIDÓPTEROS Y TRICÓPTEROS

En el inicio de la zona oscura resultan conspicuas tres especies de dípteros: *Culex pipiens* Linnaeus (Culicidae); *Limonia nubeculosa* Meigen (Limoniidae); y *Triphleba antricola* (Schmitz) (Phoridae). También encontramos restos de alas de tricópteros (Limnephilidae) pero no ejemplares vivos; probablemente corresponden a restos de individuos predados por arañas. Sobre las paredes igualmente son muy visibles ejemplares de lepidópteros *Triphosa dubitata* Linnaeus (Geometridae) y *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus) (Noctuidae).

Habitualmente estas especies no penetran en la zona profunda, tratándose de troglógenos regulares, representantes típicos de la asociación parietal, que acuden a las cuevas para pasar un período de letargo estacional (Galán, 1993), con la excepción de la especie guanófila *Triphleba antricola*, mosquita que se alimenta sobre guano de quirópteros y es a la vez micófaga. Esta especie puede considerarse troglófila y penetra hasta la zona profunda de la galería del río, donde acude a los cebos de queso recubiertos de mohos. La especie alcanza 2,5-4 mm de talla, posee ojos bien desarrollados, cabeza y cuerpo negro, y alas transparentes.

Las otras dos especies de dípteros, comunes en cuevas de la región, se encontraban en bajo número (para lo que suele ser habitual), probablemente debido a la escasez generalizada de insectos en época invernal. Las concentraciones de dípteros en la zona de entrada de las cuevas obedecen a requerimientos metabólicos de su ciclo de vida. Generalmente se trata de concentraciones de hembras en las que se produce una hibernación espontánea (no motivada por el descenso de temperatura). El período de letargo permite a las hembras aumentar su contenido graso sin alimentarse y prepararse para un nuevo período de reproducción (Galán, 1993).

Los restos de alas y otros fragmentos de tricópteros encontrados en la cavidad pertenecen a la especie *Stenophilax permistus* McLachlan (Limnephilidae). Estos insectos, de larvas acuáticas, cuando se transforman en adultos se van volando hacia las cuevas. Tras un período de letargo o diapausa estival, en el que las hembras inhiben el desarrollo de sus ovarios, se inicia el período reproductor, siendo frecuente ver en las cuevas a los adultos copulando. Una vez fecundadas las hembras, abandonan las cuevas y se dirigen hacia los ríos para la puesta. *S. permistus* alcanza 2 cm de talla y su coloración es de tonos marrones.

Los lepidópteros *Triphosa* y *Scoliopteryx*, comunes en la región, son muy frecuentes en época invernal. Las hembras adultas de estos dos géneros experimentan una interrupción de la vitalogénesis y del desarrollo de los oocitos durante su estancia en las cuevas; al llegar la primavera cesa este período de inhibición y salen al exterior para la puesta.

Durante el verano pueden tener períodos de descanso relativo; suelen poner sus huevos en primavera y las orugas viven especialmente entre mayo y julio. Los adultos pueden mantenerse sin comer, viviendo de la energía almacenada en sus cuerpos en la fase de oruga, o completándola con pequeños ingresos de materia orgánica.

En Erreketa llamó nuestra atención algo que no habíamos observado con anterioridad. La presencia en el mismo biotopo, en zona oscura, a escasos 20 m de la boca inferior (gatera), de adultos de *Triphosa dubitata*, junto a numerosos ejemplares juveniles de la especie, de 8-10 mm de envergadura alar (los adultos alcanzan 30-40 mm de envergadura). Esto indicaría que una buena parte de su ciclo de vida (mayor de lo que era conocido) transcurre en las cuevas, incluyendo fases de crecimiento de juveniles.

## COLÉMBOLOS

Los colémbolos encontrados en la cavidad comprenden dos especies distintas: la forma troglófila *Isotoma notabilis* Schaeffer (Isotomidae) y una especie troglobia muy modificada *Pseudosinella stygia* Bonet (Entomobryidae). La primera es de talla muy pequeña (algo menos de 1 mm), depigmentada, pero conserva ojos, muy reducidos. La segunda no posee ojos y su talla es ligeramente mayor (1,5 mm)

*Isotoma notabilis* habita preferentemente en las galerías secas de la zona fósil, donde se la encuentra bajo restos aislados de madera muerta, pequeñas deyecciones de guano de quirópteros y sobre paredes de roca. Observable mediante prospección directa, acude con prontitud a los cebos. *Pseudosinella stygia* habita en la zona profunda, a lo largo del río subterráneo, y fue hallada mediante el empleo de cebos atrayentes en las orillas con coladas estalagmíticas. Es una especie rara y poco frecuente, muy troglomorfa, con antenas muy elongadas y furca (órgano del salto) muy desarrollada. Su tipo de nutrición omnívora le permite utilizar todo tipo de restos orgánicos, los cuales detecta con facilidad gracias al gran desarrollo de órganos sensoriales y quimiorreceptores localizados en el tercer segmento antenal. Ambas especies son de hábitos alimentarios detritívoros-micrófagos, pero *I. notabilis* parece estar más vinculada a la utilización de guano y restos vegetales y también ha sido hallada en superficie en biotopos húmidos. *Pseudosinella stygia* es en cambio estrictamente cavernícola.

## COLEÓPTEROS

En la cavidad ha sido hallada sólo una especie de pequeña talla (2-3 mm) con rasgos cavernícolas. Se trata de *Choleva fagniezi* Jeannel (Leiodidae: Cholevinae). El género *Choleva* está representado por especies lucífugas; muchas de ellas foleófilas y saprófagas (habitan en las madrigueras de pequeños mamíferos y en nidos de aves, aprovechando los restos de alimentos y otros residuos) y frecuentan también la hojarasca, detritos vegetales y cuevas. En general, alternan en su ciclo un período epígeo y otro hipógeo. Deleurance (1959) ha observado que algunos *Choleva* entran durante el verano en las cuevas, donde construyen una celda en la arcilla, en la cual pasan una diapausa de varios meses; el resto de su ciclo puede ocurrir dentro o fuera de las cuevas. *Choleva fagniezi* es una especie oculada, de distribución europea. En la península ibérica sólo se encuentra en el norte.

Adicionalmente, resultó curioso (y conspicuo) el hallazgo de varias larvas de coleóptero, de intenso color anaranjado, con ojos, cabeza marrón y 2 cm de talla, deambulando en la zona fósil sobre suelos arcillosos con guano disperso. Se trata de una larva de

coleóptero Elateridae atribuible al género *Agriotes*. Obviamente es un troglógeno y su presencia parece asociada a la gran cantidad de residuos orgánicos aportados por los mamíferos, pero su ocurrencia no deja de ser llamativa.

También, en la base de la sima de -4m y en la galería de techo bajo que conduce al río, encontramos muchos restos y fragmentos de élitros y partes de cabeza y tórax de coleópteros epigeos de talla grande, de las familias Carabidae, Cantharidae, Scarabeidae, y posiblemente otras. Se encuentran junto a guano de quirópteros y esparcidos en una especie de canalillo excavado en la arcilla por las aguas de infiltración. Todo parece indicar que no se trata de ejemplares que han entrado voluntariamente a la cavidad, sino restos de la alimentación de los quirópteros *Rhinolophus ferrumequinum* (que dan caza a presas grandes), que los han capturado en el exterior y los han traído hasta la cueva para consumirlos en ella.

La fauna de invertebrados terrestres (excluyendo los casos de restos de predación) suman 22 taxa (a lo que cabe agregar la presencia de hongos, diversos tipos de bacterias y protozoos Amoebozoa). Los mamíferos suman 8 taxa distintos. Llama la atención que muchas de las especies presentes están relacionadas con la diversidad de mamíferos que frecuentan la cueva, y en su mayoría quedan restringidos a la zona de entrada y proximidad de las bocas. Las formas troglóbicas se reducen a una especie de quilópodo y otra de colémbolo. También es llamativa la ausencia de diversos grupos cavernícolas, que habitualmente están muy bien representados, como pseudoescorpiones o diplópodos. No sabemos si esto puede atribuirse a la colecta en época invernal, o bien al ambiente relativamente seco del sector fósil, o simplemente se trata de un rasgo característico de esta cavidad, desarrollada en una litología inusual. Un resumen de los 30 organismos terrestres identificados es presentado en la Tabla 1.

**Tabla 1.** Lista de los organismos cavernícolas terrestres identificados, con indicación de su categoría ecológica.

Grupo	Familia o grupo superior	Especie	Categoría ecológica
Mollusca	Xanthonychidae	<i>Elona quimperiana</i> (Férussac)	Troglófilo
Mollusca	Zonitidae	<i>Oxychillus draparnaudi</i> (Beck)	Troglófilo
Mollusca	Helicodontidae	<i>Helicodonta obvoluta</i> , (Müller)	Troglógeno
Mollusca	Helicidae	<i>Cepaea nemoralis</i> (Linn.)	Troglógeno
Opiliones	Sclerosomatidae	<i>Gyas titanus</i> Simon	Troglógeno
Araneida	Tetragnathidae	<i>Meta menardi</i> (Latreille)	Troglófilo
Araneida	Tetragnathidae	<i>Meta bouneti</i> Simon	Troglófilo
Araneida	Tetragnathidae	<i>Metellina meriane</i> (Scopoli).	Troglófilo
Araneida	Agelenidae	<i>Tegenaria inermis</i> <b>Simon</b>	Troglófilo
Acari	Ixodidae	<i>Ixodes vespertilionis</i> Koch	Troglógeno
Crustacea Isopoda	Oniscidae	<i>Oniscus asellus</i> Linné	Troglógeno
Chilopoda	Lithobiidae	<i>Lithobius anophthalmus</i> Matic	Troglóbio
Collembola	Isotomidae	<i>Isotoma notabilis</i> Schaeffer	Troglófilo
Collembola	Entomobryidae.	<i>Pseudosinella stygia</i> Bonet	Troglóbio
Diptera	Limoniidae	<i>Limonia nubeculosa</i> Meigen	Troglógeno
Diptera	Culicidae	<i>Culex pipiens</i> Linnaeus.	Troglógeno
Diptera	Phoridae	<i>Triphleba antricola</i> (Schmitz)	Troglófilo
Lepidoptera	Geometridae	<i>Triphosa dubitata</i> Linnaeus	Troglógeno
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Scoliopteryx libatrix</i> (Linnaeus)	Troglógeno
Trichoptera	Limnephilidae	<i>Stenophilax permistus</i> McLachlan	Troglógeno
Coleoptera	Leiodidae. Cholevini	<i>Choleva fagniezi</i> Jeannel	Troglófilo
Coleoptera	Elateridae	<i>Agriotes</i> sp.	Troglógeno
Mammalia. Chiroptera	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> (Schreber)	Troglógeno
Mammalia. Chiroptera	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus hipposideros</i> (Bechstein)	Troglógeno
Mammalia. Carnivora	Canidae.	<i>Vulpes vulpes</i> (Linnaeus)	Troglógeno
Mammalia. Carnivora	Mustelidae	<i>Martes foina</i> (Erxleben)	Troglógeno
Mammalia. Insectivora	Soricidae	<i>Crociodura russula</i> (Hermann) (Soricidae),	Troglógeno
Mammalia. Rodentia	Gliridae	<i>Glis glis</i> (Linn.)	Troglógeno
Mammalia. Rodentia	Microtidae	<i>Pitymys duodecimcostatus</i> (De Selys Longchamps)	Troglógeno
Mammalia. Rodentia	Muridae	<i>Apodemus sylvaticus</i> (Linn.)	Troglógeno



**Figura 21.** Detalles de oxi-hidróxidos de Fe, vetas de cuarzo y gran número de fósiles milimétricos de Orbitolinas y otros foraminíferos, en relieve positivo, en distintos puntos de la galería del río.



**Figura 22.** Impactantes recubrimientos amarillos densos de amebas gigantes Trichiida y tapices bacteriales blancos.



**Figura 23.** Diversos aspectos de la galería del río: zonas con bloques clásicos y áreas con coladas de distintos colores y extensos recubrimientos de tapices bacteriales y biofilms de protozoos Mycetozoa.



**Figura 24.** Detalles de la densidad e intenso colorido de tapices bacteriales y biofilms amarillos de amebas gigantes, sobre áreas extensas, contrastando con coladas estalagmíticas ocre, teñidas por elementos cromóforos.

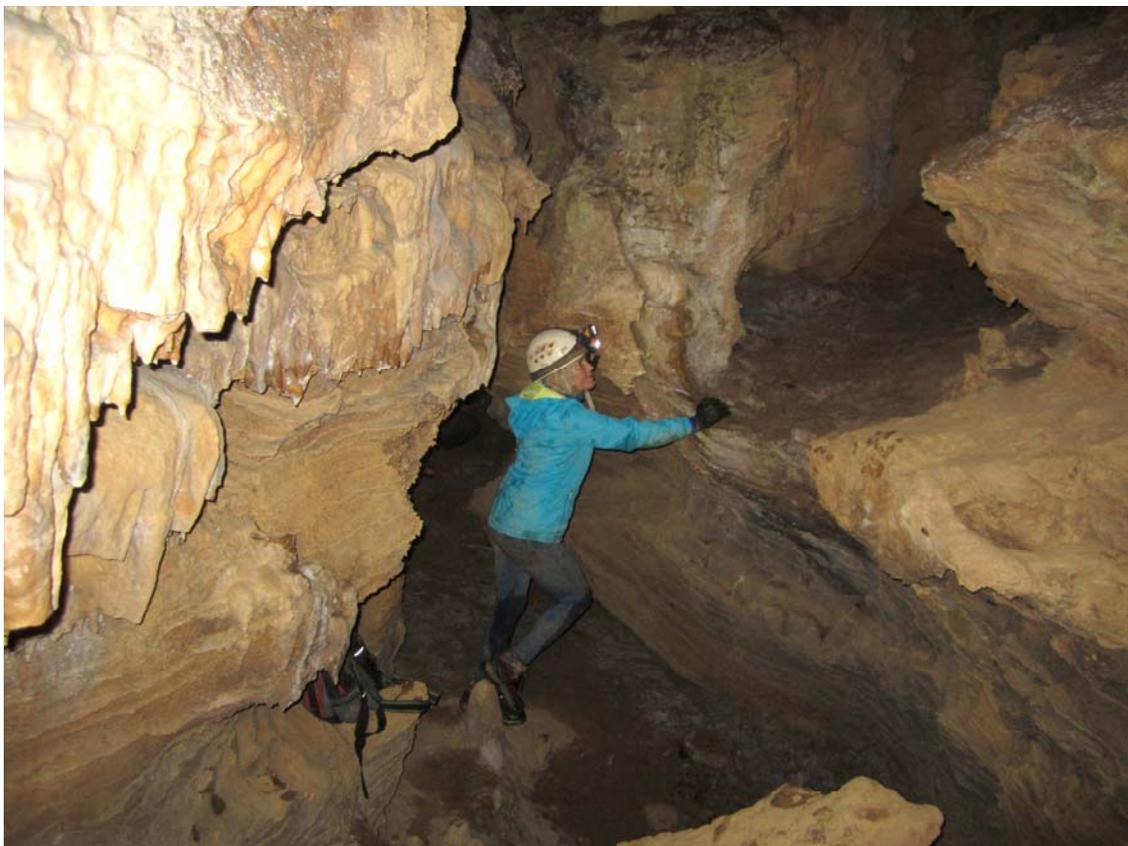


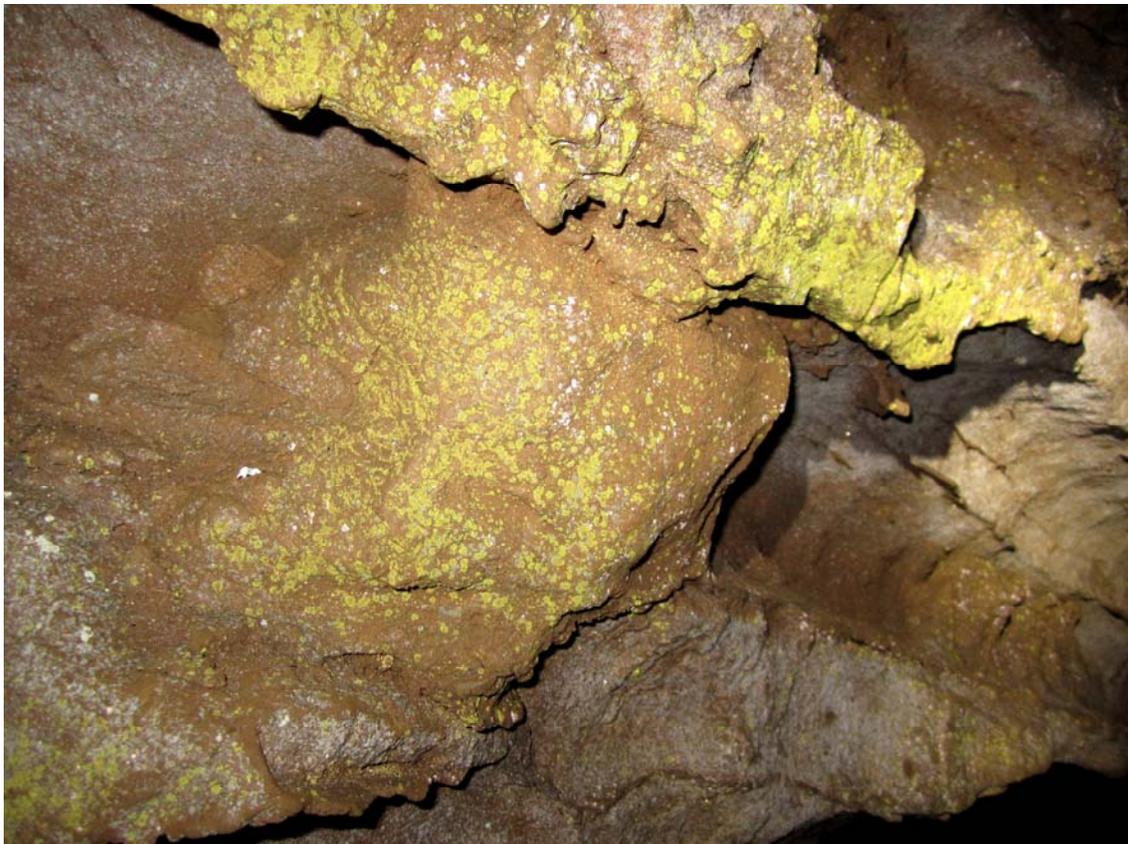
Figura 25. Laterales ascendentes en el sector inicial del río, con gran profusión de tapices de microorganismos.



**Figura 26.** Detalles de la roca-caja (mármol negro) y bóvedas con proliferación de Actinobacteria blancas y algunos Mycetozoa de tonos amarillos en estrecha interacción.



**Figura 27.** Morfología predominante en la galería del río: estratos de mármol con pátinas de arcilla y silicificaciones de los planos de estratificación, en relieve positivo, junto a pequeñas espeleotemas de calcita.



**Figura 28.** Detalles de áreas con espeleotemas de calcita (arriba) y profusión de Mycetozoa y tapices bacteriales en la zona profunda de la cavidad, en oscuridad total y muy lejos de las bocas de Erreketa (debajo).



**Figura 29.** Detalle de restos de madera y crecimientos de micelios ramificados de hongos y mohos. En este sector fósil hay algo de guano de quirópteros y fragmentos de élitros de coleópteros epígeos. Se puede apreciar también pequeñas espeleotemas botroidales de ópalo-CT.



**Figura 30.** Otros ejemplos en la zona fósil de amebas gigantes Mycetozoa (arriba) y sector inicial de la boca surgencia, con tapices azules y rosados de Cyanobacteria (debajo). Este grupo de microorganismos puede ser considerado el más importante que se ha originado en nuestro planeta, ya que sus adquisiciones evolutivas determinaron la evolución de todo el resto de organismos. (Ver un amplio comentario en los textos).

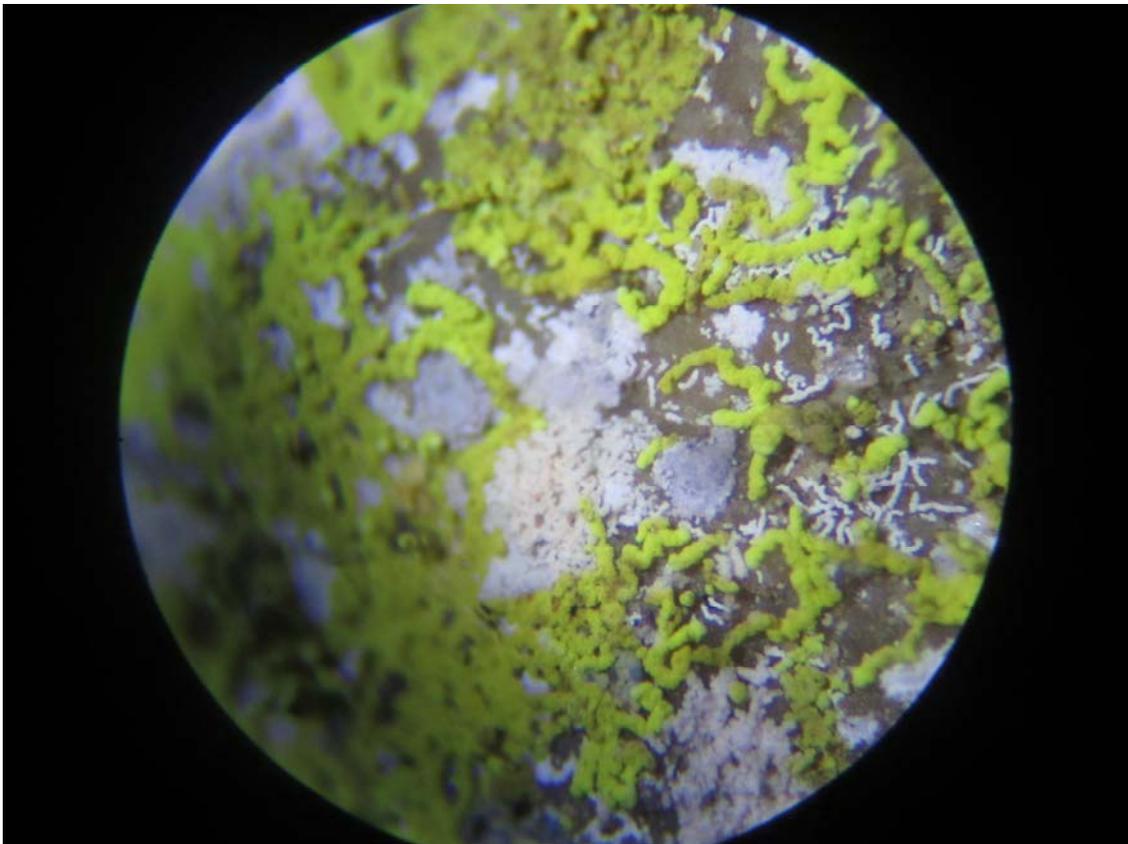


Figura 31. Imágenes al microscopio binocular de cuerpos fructíferos amarillos de protozoos Mycetozoa.



**Figura 32.** Algunos ejemplos de fauna. Fila 1: *Niphargus longicaudatus*. Fila 2: *Rhinolophus ferrumequinum* y dos especies de araneidos: *Tegenaria inermis* (arriba) y *Meta bournetii* juvenil (debajo). Fila 3: *Scoliopteryx libatrix* y larva de coleóptero *Agriotes*. Fila 4: caracol *Elona quimperiana* (izquierda) y colémbolo *Pseudosinella stygia* (derecha).

## MEDIO ACUÁTICO

La fauna acuática de Erreketa incluye un conjunto de crustáceos pertenecientes a varios órdenes y familias distintas. En total colectamos ocho especies de crustáceos (5 de ellos son troglobios): Dos son especies de macrofauna, perceptible a simple vista (isópodos y anfípodos) y las seis restantes son parte de la meiofauna, de tallas diminutas (cladóceros, ostrácodos y copépodos), y fueron colectados mediante filtrados con mallas de plankton in situ y en muestras de sedimentos arcillosos y grava separadas en laboratorio. En los textos siguientes presentamos las especies encontradas, agregando algunos datos biológicos y ecológicos de los grupos menos conocidos. Un resumen de los organismos identificados es presentado en la Tabla 2.

### CLADÓCEROS

Los cladóceros son crustáceos de pequeño tamaño, muy típicos de las aguas continentales. Constituyen el único orden de la subclase Branchiopoda que está representado en las aguas subterráneas. Son animales micrófagos o filtradores, y se alimentan de algas, protozoos, rotíferos, bacterias y detritos muy diversos. Los movimientos de algunos de sus apéndices producen corrientes que arrastran este diminuto alimento hasta su boca.

Los cladóceros se caracterizan por poseer un caparazón bivalvo que deja sin proteger una región cefálica que lleva un par de antenas ramosas que el animal utiliza para la natación. Cuerpo con segmentación no apreciable y 4-6 pares de patas. Talla de 0,2-0,4 mm. A pesar de su corta vida y rápida capacidad de multiplicación, con muchas generaciones por año, los cladóceros hallados en el medio hipógeo son raros y en todos los casos se trata de formas epígeas que han llegado accidentalmente a las cuevas.

Su escaso éxito en la colonización del medio hipógeo parece ser debido a que las algas y protozoos (sobre todo, flagelados) de los cuales se alimentan están ausentes de las aguas subterráneas. La especie hallada en Erreketa, *Chydorus sphaericus* (Müller) (Chydoridae), alcanza 0,2-0,3 mm de talla y es un filtrador de seston cosmopolita y común en muchas cuevas de Gipuzkoa.

### OSTRÁCODOS

La subclase Ostracoda comprende 4 órdenes; pero sólo unos de ellos, el de los *Podocopida*, tiene representantes en las aguas continentales. Los podocópodos se reconocen por su caparazón bivalvo sin escotadura anterior (cuando están cerradas las valvas, todos los apéndices quedan incluidos), segunda antena con una sola rama y pediforme, palpo mandibular con cuatro artejos, y cuatro pares de apéndices post-mandibulares. El cuerpo termina en una furca, formada por dos ramas provistas de sedas. Al igual que los cladóceros, son de muy pequeño tamaño. Los ostrácodos hipógeos son relativamente raros en cuevas, ya que la gran mayoría de ellos son freatobios. Su alimentación es esencialmente micrófaga. Se nutren de algas, bacterias, diatomeas, otros microorganismos y detritos orgánicos; algunas especies atrapan presas mayores o roen organismos muertos. Las larvas (especie de nauplius con caparazón) experimentan 8 mudas antes de llegar a adultos. Su vida media es uno a cinco meses. Los ostrácodos hipógeos difieren de las formas epígeas por la transparencia de sus valvas, anoftalmia, y mayor desarrollo de los órganos sensoriales de las segundas antenas. La mayoría de los ostrácodos hipógeos pertenecen a la familia *Cypridae*.

*Candona vasconica* (Margalef) (Cypridae) es una especie con ojos reducidos y 0,9 mm de talla. Ha sido encontrada previamente en cavidades de Aralar y Ernio, pero también es conocida de localidades epígeas, particularmente manantiales y charcas próximas con agua circulante. Es una forma omnívora y frecuentemente roe hojas muertas hasta dejar el esqueleto. Es considerada troglófila. En la cavidad aparecieron ejemplares en una de las muestras con arcilla y grava, tomada en el inicio del río. Probablemente es filtrada a través de fisuras desde el suelo superior.

**Tabla 2.** Lista de los organismos cavernícolas acuáticos identificados, con indicación de su categoría ecológica.

Grupo	Familia	Especie	Categoría ecológica
Branchiopoda. Cladocera	Chydoridae	<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)	Epígeo
Ostracoda. Podocopida	Cypridae	<i>Candona vasconica</i> (Margalef)	Stygófilo
Copepoda. Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	Stygófilo
Copepoda. Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Graeteriella unisteiger</i> (Graeter)	Stygobio
Copepoda. Harpacticoida	Canthocamptidae	<i>Bryocamptus pyrenaicus</i> Chappuis	Stygobio
Copepoda. Harpacticoida	Parastenocaridae	<i>Parastenocaris cantabrica</i> Chappuis	Stygobio
Isopoda	Asellidae	<i>Proasellus guipuzcoensis</i> (Beck)	Stygobio
Amphipoda	Niphargiidae	<i>Niphargus (Supraniphargus) longicaudatus</i> (Costa)	Stygobio

## COPÉPODOS

Los copépodos son un grupo de crustáceos diminutos cuyo nombre deriva del griego kopé (= remo), debido a que nadan utilizando sus patas como microscópicos remos. 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. En general consumen extraordinarias cantidades de diatomeas y microplancton, cumpliendo así una importante función biológica, ya que a su vez sirven de alimento básico a numerosas especies de peces de importancia pesquera. Los copépodos hipógeos pertenecen a dos órdenes (para algunos autores subórdenes) dulceacuícolas: *Cyclopoida* y *Harpacticoida*. No obstante, el origen de estos grupos es marino.

El cuerpo de los copépodos está dividido en dos regiones: el cefalotórax o pereion, en el cual se encuentran implantados los apéndices, y el abdomen, reducido, formado por cuatro segmentos y el telson, sobre el cual se articula una furca caudal típicamente de forma ahorquillada. Los segmentos abdominales no llevan apéndices y en el primero de ellos se encuentra la abertura genital.

La porción cefálica lleva dos pares de antenas, uno de mandíbulas, y dos de maxilas, a los que siguen un par de maxilípedos y 5 pares de patas. Las antenas del primer par son largas, formadas de muchos artejos y provistas de sedas y pelos sensoriales. Los machos de *Cyclopoida* y *Harpacticoida* tienen sus antenas geniculadas, para sujetar a la hembra durante la reproducción. El movimiento de las antenas produce una corriente de agua que arrastra hasta la boca pequeños organismos, los cuales son retenidos por las cerdas de los apéndices bucales.

Los copépodos pueden nadar de dos formas: utilizando los apéndices cefálicos (en cuyo caso el avance es lento y gradual) o las patas (avance rápido, a sacudidas). Las formas de fondo suelen andar sobre el sustrato.

Generalmente poseen un ojo impar, en forma de mancha coloreada, formado a partir de la unión de tres ojos simples. El nombre de algunos géneros (p.ej. *Cyclops*) hace alusión a este carácter ciclope. Los sexos son separados. Las hembras llevan los huevos dentro de uno o comúnmente dos sacos ovígeros transparentes. Los copépodos nacen en forma de nauplios con tres pares de apéndices; una serie de mudas (típicamente seis) conducen a la fase de copepodito, y otras cinco mudas (o más) a la de adulto (Galán, 1993).

El orden Cyclopoida comprende numerosas formas libres, marinas o de agua dulce. El pereion es generalmente ovoide y notablemente más ancho que el cuerpo posterior. Abdomen con 4 segmentos (1 y 2 fusionados) en las hembras y 5 en los machos. Ramas de la furca generalmente alargadas, con 4 sedas apicales. Patas de los pares primero a cuarto de estructura parecida, con ramas bi o triarticuladas; las del quinto par con una sola rama rudimentaria.

Las partículas alimenticias no son filtradas, sino tomadas con las piezas bucales. En el tubo digestivo se encuentra una pasta fina, con restos de diversos organismos del nano y del microplancton. Algunos son omnívoros y otros acentuadamente carnívoros, predando sobre planarias, oligoquetos y otros crustáceos (Margalef, 1953). Incluso atacan a larvas de salamandra. La duración total de su vida oscila entre 3 y 9 meses. Existen formas planctónicas, que nadan a saltos, y otras más bien bentónicas; estas últimas poseen antenas cortas y aspecto harpacticoideo, desplazándose sobre el sustrato del fondo. Las especies halladas en cavidades guipuzcoanas pertenecen a la familia *Cyclopidae* (Galán, 1993).

Las especies del género *Paracyclops* habitan regularmente en el medio hipógeo y en el intersticial. Suelen presentar algunas modificaciones morfológicas y son más o menos depigmentadas. *Paracyclops fimbriatus* (Fischer) es una especie de fondo, reptadora, de 0,7-0,9 mm de talla y color rosado. Es cosmopolita y ha sido hallado en cavidades de Gipuzkoa. Habita también en pequeños cuerpos de agua epígeos y es francamente rheófilo. Posee la aptitud de salir del agua arrastrándose y llevando con él una delgada película líquida (Margalef, 1953). Es considerada una forma troglófila.

Las especies del género *Graeteriella* son diminutas y poseen modificaciones morfológicas, incluyendo simplificaciones y reducciones estructurales en el número de artejos de los apéndices y en las sedas de los mismos. Son formas estrictamente cavernícolas, microftalmas, que no nadan sino que se desplazan con un tipo de locomoción similar a la de los harpacticoideos. Las puestas son reducidas en número, los huevos son más voluminosos, y el desarrollo post-embrionario es más largo.

*Graeteriella unisetiger* (Graeter) mide 0,3-0,5 mm y se reconoce por su aspecto harpacticoide y por poseer una sola seda apical en cada rama de la furca. Este copépodo no nada, sino que camina de modo parecido a los harpacticoideos. Es considerado una forma stygobia, con ojo presente pero reducido. Ampliamente distribuido en cuevas de Europa, desde el País Vasco y Pirineos franceses hasta Europa central y Georgia. En la península ibérica sólo es conocida de cavidades de Gipuzkoa y Cantabria. Su distribución recuerda a la del género *Niphargus* (Amphipoda) en Europa.

Los ciclópodos troglobios derivan de formas que eran parte de una fauna tropical que poblaba Europa a inicios del Terciario. Al comenzar el Cuaternario las formas tropicales fueron destruidas en Europa por la severidad del cambio climático. Sólo las especies que se adaptaron a vivir en el medio subterráneo sobrevivieron al glaciario, constituyendo de este modo especies relictas de una fauna originariamente tropical.

El orden Harpacticoida comprende copépodos con forma del cuerpo alargada y paralela, de muy pequeño tamaño (menores de 0,5 mm o microscópicos), con un sólo saco ovígero. El grupo incluye especies marinas y de agua dulce, libres, con numerosos representantes en aguas intersticiales y subterráneas. Las especies epígeas no intersticiales habitan en pequeños cuerpos de agua

y musgos húmedos. Los dos primeros segmentos del abdomen más o menos fusionados; el primero con un sexto par de patas rudimentarias; patas del quinto par formadas por dos piezas. Reproducción similar a la de los ciclópodos. Se mueven serpenteando, con ondulaciones del cuerpo y ayudados por las patas. Su morfología elongada los hace especialmente aptos para desplazarse por los intersticios entre granos de sedimento. Las antenas, cortas, no intervienen en la locomoción; en ellas se encuentran órganos sensoriales, especialmente en el cuarto arto de las mismas. El tubo digestivo aparece lleno de partículas muy pequeñas, con detritos y algas microscópicas. Las especies subterráneas pierden el pigmento con facilidad, especialmente el del ojo.

Los harpacticidos han derivado a partir de distintas líneas filéticas: los Ameiridae han colonizado el medio subterráneo directamente a partir del mar; *Bryocamptus* (de la familia Canthocamptidae) está relacionado con formas muscícolas, que siguen habitando en biotopos epígeos en las regiones tropicales, mientras que en la zona templada han buscado refugio en las cavernas, siendo algunos de ellos relictos de una fauna tropical del Terciario; *Parastenocaris* tiene especies típicamente intersticiales, de cuerpo alargado y vermiforme, muy adecuado para desplazarse entre las partículas de arena, y probablemente han pasado a través del medio intersticial marino a aguas salobres, y luego a aguas dulces y cuevas. El parentesco de los harpacticidos hipógeos con formas intersticiales y muscícolas es evidente en muchos casos. La anoftalmia y reducciones estructurales son también comunes en las formas intersticiales.

El género *Bryocamptus* cuenta en Guipúzcoa con 5 especies cavernícolas (3 de ellas stygobias), que se diferencian en el número y disposición de las sedas en los diferentes artojos de las patas y en el número de dientes del opérculo. *Bryocamptus pyrenaeus* Chappuis ha sido encontrada en cavidades de la vertiente pirenaica francesa, Aralar, y ahora en Erreketa.

La familia Parastenocaridae cuenta en Gipuzkoa con dos especies troglobias de *Parastenocaris* caracterizadas por su cuerpo extremadamente alargado, aunque su longitud es de sólo 0,3 mm. *Parastenocaris cantabrica* Chappuis era conocida previamente sólo de cavidades en Cantabria y Gipuzkoa. Las especies troglobias del género *Parastenocaris* tienen una distribución restringida a los Pirineos occidentales, País Vasco y Cantabria, con una sola excepción: *P. proserpina*, del sur de Italia.

## ISÓPODOS ACUÁTICOS

Los isópodos están muy bien representados en los karsts de Gipuzkoa y comprenden formas acuáticas y terrestres. Los isópodos tienen un cuerpo deprimido y relativamente ancho. Se caracterizan por poseer casi siempre siete segmentos torácicos libres, con sus apéndices locomotores muy semejantes entre sí, de donde deriva el nombre del grupo. Los segmentos del abdomen tienen tendencia a fusionarse, mientras que el telson engloba algunos segmentos anteriores, recibiendo entonces la denominación de pleotelson. Los pleópodos o apéndices abdominales, en número de 5 pares, tienen forma de lámina; los dos primeros están asociados a la reproducción; los restantes a la función respiratoria; el último par constituye los urópodos, generalmente largos y sobresalientes. Ojos sentados, reducidos en casi todas las formas de agua dulce, y ausentes en los cavernícolas e intersticiales. El tubo digestivo es lineal y la excreción se realiza principalmente a través de las glándulas maxilares. Los machos suelen ser mayores que las hembras. Las hembras poseen una cámara incubadora donde se desarrollan los embriones, y cuando salen a la vida libre los isópodos ya presentan su forma definitiva.

La mayoría de los isópodos son formas marinas, y en las de agua dulce muchas estirpes han evolucionado adaptándose a la vida hipógea. En su mayor parte se alimentan de detritos vegetales y cadáveres de animales.

La especie hallada en Erreketa pertenece al género *Proasellus* de la familia Asellidae (suborden Asellota). Esta familia contiene especies acuáticas hipógeas de gran interés. Presentan el cuerpo deprimido dorso-ventralmente, segmentos abdominales fusionados y pleon y pleópodos con caracteres altamente modificados. La familia Asellidae está representada en Gipuzkoa por el género *Proasellus*, con varias especies stygobias (sin ojos y depigmentadas) de pequeña talla (5-7 mm), y de hábitos cavernícolas-freáticos, encontrándose en cuevas, surgencias y en el medio intersticial (Galán, 2012).

Los representantes del género *Proasellus* hallados en cavidades guipuzcoanas eran incluidos en el heterogéneo grupo *P. spelaeus*, que fue revisado detenidamente por Henry & Magniez en 2003, separando un total de 11 especies para el País Vasco, norte de Navarra y País Vasco francés (Henry & Magniez, 2003; Magniez, 2003). Tres de ellas están presentes en Gipuzkoa.

*Proasellus guipuzcoensis* Henry & Magniez es una forma troglobia, endémica del SW de Gipuzkoa, circunscrita al momento de su descripción a sólo una parte del macizo de Aizkorri (surgencia de Ubao y flanco N de la Sierra de Aloña). Su hallazgo en Erreketa extiende así su área de distribución y muestra que la cuenca del río Deba ha sido la vía de colonización remontante seguida, desde el litoral marino, para diferenciar la especie.

Los ejemplares de *P. guipuzcoensis* colectados en Erreketa alcanzan 5 mm de talla, depigmentados y sin ojos, fueron hallados sobre guijarros y gravas, en las aguas del río, en zonas de poca corriente, en la zona profunda más alejada de la boca. Se desplazan caminando con lentitud sobre el sustrato, pero también nada en estrecho contacto con el fondo, y se introducen entre los sedimentos del fondo. Se alimentan de microplancton y materia orgánica particulada.

## ANFÍPODOS

El orden Amphipoda es, entre los crustáceos, uno de los grupos que posee algunos de los representantes más típicos de la fauna acuática hipógea, aunque en su mayoría son marinos. A diferencia de los isópodos, cuyos apéndices torácicos y abdominales son muy similares, los anfípodos presentan varios grupos de apéndices que difieren en forma y función.

La organización del cuerpo en los anfípodos se caracteriza por poseer el cuerpo comprimido lateralmente y dividido en cefalon, pereion y pleon. El cefalon presenta un par de ojos compuestos, generalmente reducidos o ausentes en las especies cavernícolas. Las primeras antenas son grandes y bifurcadas, con dos flagelos. Los primeros artejos de la segunda antena son muy cortos; en el segundo artejo de las mismas se encuentra el orificio excretor de la glándula antenal; el flagelo de la segunda antena es único y en los machos puede llevar unos órganos sensoriales llamados calceolos. El pereion está compuesto por 8 segmentos, cada uno con un par de apéndices. El primer segmento está fusionado al cefalon y porta un par de pereiópodos modificados como maxilípedos, que sirven para la alimentación. De los 7 pares de apéndices restantes los dos primeros, más desarrollados, llamados gnatópodos, son utilizados para capturar el alimento, mientras que los cinco pereiópodos restantes suelen ser locomotores y unguiculados, y los tres últimos están dirigidos hacia atrás. Estos últimos también están relacionados con la respiración, ya que en su base se encuentran las branquias.

En las hembras existen láminas en la base de algunos pereiópodos que forman una cámara incubadora en la cual se desarrollan los huevos. La posición de las branquias en el tórax o pereion y no en el abdomen como en los isópodos, es una diferencia con estos últimos.

A ello se agrega que el abdomen o pleon es muy grande, en ocasiones tanto como el pereion. Los tres primeros segmentos forman el metasoma; sus costados constituyen las placas epimerales y cada uno lleva un par de pleópodos, dirigidos hacia adelante; éstos son bifurcados y dispuestos para nadar. Los tres últimos segmentos constituyen el urosoma; sus apéndices o urópodos están dirigidos hacia atrás y están formados, cada uno de ellos, por un basipodio y dos ramas espinosas, que generalmente les sirven para saltar. A esto obedece el nombre de anfípodos, que significa que tienen dos clases de patas en el abdomen, los pleópodos y los urópodos. El abdomen termina con el telson, lámina más o menos hendida y provista de espinas marginales y distales. Las branquias, en número de 4 a 6 pares, están fijas a las placas coxales; el agua que las baña se renueva continuamente gracias al movimiento de los pleópodos.

Los machos suelen ser algo mayores que las hembras. Los jóvenes abandonan el huevo cuando han adquirido su forma definitiva. Al cabo de unas 10 mudas alcanzan la madurez sexual. Los anfípodos en general son omnívoros y muy voraces. Acaban con los restos orgánicos de todo tipo. Aunque no suelen atrapar presas vivas, algunas formas son muy carnívoras, mientras que otras consumen restos vegetales y detritos. Los cavernícolas alternan diferentes alimentos, incluyendo arcilla (Gounot, 1960).

Las especies de anfípodos no pueden ser reconocidas por simple observación o fotos. Es necesario tomar muestras y analizarlas en laboratorio. La identificación se realiza por medio de la disección de los ejemplares bajo una lupa, utilizando pinzas finas y agujas para extraer cada parte del cuerpo, desde las antenas hasta el telson, incluyendo las mandíbulas y otras minúsculas piezas de la boca. Todas estas partes deben ser montadas en portaobjetos para poder analizarlas detalladamente al microscopio, una tarea que requiere práctica y mucha paciencia, pero que es indispensable para la determinación de los ejemplares.

Los taxa de anfípodos cavernícolas de Gipuzkoa comprenden 7 especies de 3 familias distintas (Galán, 1993). En la cueva de Erreketa fue hallada la especie *Niphargus longicaudatus* (Costa), perteneciente al subgénero *Supraniphargus* (familia Niphargidae).

La familia Niphargidae es establecida por Karaman en 1962 y contiene especies exclusivamente troglobias y paleárticas. La discusión acerca del origen y filogenia de *Niphargus* sigue dos hipótesis alternativas. La primera, postulada por Chevreux (1920), Schellenberg (1933) y Barnard & Barnard (1983), supone un parentesco de *Niphargus* con los géneros marinos *Eriopisa* y *Eriopisella*, y sería por tanto un linaje de los Hadzioidea. No obstante, Ruffo (1953) ha señalado que la similitud morfológica entre estos géneros puede ser debida a convergencia de caracteres arcaicos (= symplesiomorfismo) y que de hecho *Niphargus* representa un linaje independiente. La segunda hipótesis supone un parentesco con los Crangonyctoidea y es sustentada por Bousfield (1977; 1983), quien los incluye en esta superfamilia junto a Crangonyctidae, Paramelitidae y Neoniphargidae. De acuerdo con Karaman & Ruffo (1986) los Niphargidae están especialmente relacionados con los Neoniphargidae de Australia, India y Madagascar, un grupo de agua dulce con representantes epígeos e hipógeos. Por el momento las evidencias son insuficientes para inclinarse por una de estas dos hipótesis. Las afinidades con los Neoniphargidae pueden sugerir un antiguo origen dulceacuícola. En cambio, si Barnard & Barnard (1983) están en lo correcto, es más probable un origen marino directo (Galán, 1993).

Entre los autores que han postulado un origen marino para *Niphargus* se encuentran Chevreux (1920), Schellenberg (1933) y Vandel (1964). Estos autores han destacado que los *Niphargus* son muy próximos a *Eriopisa*, un género representado por una especie marina, *E. elongata*, remarcable por su anoftalmia y distribuida en las regiones costeras. Conviene a la vez destacar que no todos los *Niphargus* son cavernícolas, y el género incluye otras especies intersticiales y habitantes de los fondos de grandes lagos alpinos y subalpinos. La distribución de los *Niphargidae* ocupa el centro de Europa, coincidiendo su límite norte aproximadamente con la línea de máxima extensión de las áreas glaciadas cuaternarias, y faltando en el sur (península ibérica, Sicilia y Peloponeso). En la península ibérica sólo ocurre en dos áreas muy restringidas: el País Vasco y la extremidad Este de los Pirineos catalanes. Los *Niphargus* viven principalmente en aguas continentales y ocasionalmente en aguas salobres costeras. No obstante, Dresco Derouet

(1959) ha demostrado experimentalmente que *Niphargus virei*, de agua dulce, tolera bien hasta 25% de agua de mar diluida. La distribución de *Niphargus* no muestra correspondencia con paleo-costas, como es común entre los Hadzioidea.

Las diferencias en tamaño entre las distintas especies del género soportan la idea de que la evolución de los *Niphargus* ha sido el resultado de un proceso de neotenia parcial o paedomorfosis (Brehm, 1955), en la cual ciertas estructuras han sido mantenidas en los adultos de algunas especies, mientras que en otras los caracteres adultos son propios de fases juveniles. Las formas stygobias son las que alcanzan mayor tamaño (=gigantismo). El género está representado en las aguas subterráneas de Guipuzkoa por dos especies stygobias (Margalef, 1970; Galán, 1993, 2012).

El género *Niphargus* es el símbolo emblemático de las aguas kársticas europeas. Los *Niphargus* tienen la apariencia de pequeños camarones, con cuerpo comprimido lateralmente, por lo cual suelen desplazarse recostados sobre uno de sus lados. *Niphargus longicaudatus* Costa, alcanza 7 a 12 mm de talla, es completamente ciega y depigmentada, y ha sido colectada en sólo algunas cuevas y minas-cuevas en Oyarzun, Altza (Donostia), valle del Leizarán, Ernio-Pagoeta, Aizkorri, y en la Sierra de Lokiz (Navarra), generalmente a baja o moderada altitud. En la cueva de Erreketa *N. longicaudatus* fue colectada en la zona media del río subterráneo, en remansos de poco fondo y corriente lenta, con cauce de cantos rodados, grava y arcilla fina. La especie es poco abundante en la cavidad. Probablemente en el biotopo de colecta encuentra cierta cantidad de materia orgánica particulada, asociada a la arcilla del fondo, y microfauna planctónica.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

La cueva de Erreketa posee un ecosistema singular, con especies acuáticas y terrestres, y se desarrolla en una litología inusual, en mármoles del Cretácico tardío (afectados por metamorfismo de contacto de un sill de rocas ultramáficas, de la base del complejo volcánico submarino que intrusionó a las rocas sedimentarias durante la apertura del Golfo de Bizkaia).

El medio terrestre de la cueva contiene numerosas especies trogóxenas, asociadas a la presencia de mamíferos en la cavidad (quirópteros, carnívoros, insectívoros y roedores), guano y restos orgánicos, así como especies propias de la asociación parietal de la zona de entrada de las cuevas. Estas incluyen gasterópodos, arácnidos, isópodos terrestres, quilópodos y varios órdenes de insectos. En la zona profunda habitan dos especies troglobias (de quilópodos y colémbolos).

También destaca la ocurrencia de micelios de hongos y mohos, tapices bacteriales y, especialmente, de densos recubrimientos orgánicos de amebas gigantes, plasmodiales y fagocíticas (protozoos Mycetozoa). Los organismos heterótrofos están asociados a la presencia de guano y materiales orgánicos, mientras que la proliferación de bacterias quimioautótrofas guarda relación con la diversidad de sustratos minerales (subproductos del metamorfismo de contacto e hidrotermal), con silicificaciones e inclusiones de sulfuros y óxidos metálicos, retrabajados por las aguas de infiltración. Los tapices bacteriales constituyen el soporte de las poblaciones de Mycetozoa troglobias, y aportan nutrientes a las poblaciones de invertebrados detritívoros y micrófagos.

El medio acuático sostiene a su vez una interesante representación de crustáceos, con ocho especies, cinco de ellas stygobias (de anfípodos, isópodos y copépodos), todas ellas de antiguo origen, relictos de una fauna de tipo tropical y subtropical que habitó en la región en distintos momentos del Terciario, colonizó el medio hipógeo y se diferenció en él, sobreviviendo al glaciario Cuaternario; por lo que se trata de especies relictas, de gran antigüedad filética ("fósiles vivientes" en la acepción de: Vandel, 1964).

A lo largo del texto han sido hechos comentarios sobre los principales rasgos biológicos y ecológicos de las especies halladas. Señalamos a continuación algunos aspectos que nos parecen curiosos, singulares o controversiales.

El caracol *Elona quimperiana*, de distribución disyunta en la Bretaña francesa y cornisa Cantábrica (hasta el País Vasco francés), ha sido hallado también en enclaves de hayedo húmedo al S del Ebro (Sierras de la Demanda y Cameros) (Arribas, 1992). Estas poblaciones periféricas, aisladas de la principal, sugieren una distribución relictica, que, como en el caso de la Bretaña francesa, puede corresponder a una distribución más extensa durante períodos del Pleistoceno más húmedos que el actual, que favorecieron la expansión de los hayedos. La retracción Holocena de los mismos sería la causa de la disyunción (Arribas, 1992), criterio que compartimos, ya que también es frecuente este tipo de distribuciones en mamíferos y herpetofauna que actualmente mantienen poblaciones en Europa, que se extienden dispersas por la península ibérica sólo a lo largo de la franja Cantábrica.

También parece ser controversial el traslado de *Elona* (antes incluida en Elonidae) a la familia americana Xanthonychidae (según: Nordsiek, 1986) ya que en muchas database actualizadas de moluscos, no se incluye a *Elona* en Xanthonychidae (familia que cuenta con más de 45 géneros y cientos de especies en América). Muchos géneros de esta última familia presentan sinapomorfias en caracteres de los genitales (los caracteres de las conchas son menos reveladores), que sustentan hipótesis filogenéticas de monofilia de los géneros en distintos clados, pero es una cuestión de interpretación el reagrupamiento de los mismos a nivel taxonómico de familias. En todo caso, el género *Elona* cuenta con una especie fósil del Plioceno superior de Alemania (*E. kowalczyki* Schlickum & Strauch) (ahora *Puisseguria kowalczyki*), que bien puede explicar un lejano parentesco con un ancestro común, el cual se diversificó ampliamente en América y no o mucho menos en Europa.

La abundancia de *E. quimperiana* en la cavidad y su ocurrencia muy frecuente en cavidades de Gipuzkoa, sugieren a su vez que se trata de un taxón con hábitos o preferencias cavernícolas. Sus bajas poblaciones en hábitats epigeos (aunque no en los hipógeos, al menos en Gipuzkoa) han hecho considerarla rara o en situación de amenaza, otro aspecto también discutible, ya que

muchas otras especies de invertebrados cavernícolas (que revisten mayor interés por su troglomorfismo, relictualidad y alto grado de endemismo) mantienen poblaciones mucho más reducidas en número y soportan mayores amenazas.

Otro aspecto es el hallazgo de dos especies de arañas del género *Meta* (Tetragnathidae) habitando en la misma cavidad. *M. menardi* y *M. bourneti* comparten similares requerimientos ecológicos, frecuentan los mismos biotopos (paredes de la zona de entrada cercanas a las bocas) y predan sobre similares presas. Algunos autores han señalado que *M. bourneti* prefiere cuevas ligeramente más calidas y soporta fluctuaciones microclimáticas más amplias que *M. menardi*, la cual escoge cavidades con un rango más estrecho de temperaturas más frías y alta humedad, y que cuando una cueva ofrece condiciones adecuadas para ambas especies, normalmente *M. bourneti* resulta excluida por competencia (Mammola & Isaia, 2014).

En el País Vasco, en cambio, ambas especies habitan en las mismas cavidades, junto a *Metellina merianae* y *Tegeneria inermis*, y en rangos microclimáticos que se solapan. Aunque habitualmente las dos especies de *Meta* no se presentan juntas, en Erreketa sí lo hacen y además, compartiendo el mismo biotopo que *M. merianae*, también muy afín a ambas en sus preferencias ecológicas. Somos de la opinión que esta coexistencia de especies taxonómica y ecológicamente próximas no presenta dificultades si hay suficiente alimento disponible y que basta leves desplazamientos de biotopo hacia áreas más frías o más húmedas, hacia el interior de la cueva, para permitir la coexistencia. Esto se da incluso en la menos variable zona profunda para especies troglóbias muy próximas, de los mismos grupos zoológicos, hecho éste constatado en grupos tales como pseudoescorpiones, quilópodos y colémbolos, entre otros. Creemos que otros factores ecológicos, como diferencias de lugar o tiempo de cópula de las distintas especies, o la simple heterogeneidad microambiental, son suficientes para permitir la coexistencia en la misma cueva de especies próximas con similares requerimientos tróficos y ecológicos.

Hemos señalado también la presencia de distintas fases juveniles del lepidóptero *Triphosa dubitata* en Erreketa y de larvas de coleópteros *Agriotes* (Elateridae), deambulando como otras especies cavernícolas por la zona fósil de la cavidad, cuando los adultos de esta familia son coleópteros epigeos que no frecuentan cuevas. Esto puede sugerir que algunas especies de troglóxenos muy comunes, eventualmente pueden mantener en ocasiones (o en algunas cuevas) unos hábitos más marcadamente cavernícolas que lo habitual. En el caso del ciclo de vida de *Triphosa*, si bien los huevos y las larvas son epigeos, su ciclo de vida desde las fases más tempranas de imago, hasta adultos plenamente desarrollados, puede darse en el medio hipógeo. La presencia de larvas de *Agriotes* puede en cambio deberse a que algún adulto puso huevos en o cerca de la boca y las larvas ingresaron a la cueva al encontrar alimento en ella y mayor protección ante las condiciones climáticas invernales.

A su vez el díptero *Triphleba antricola*, considerado troglófilo, resulta muy cavernícola, y aunque tiene pigmentación y ojos muy desarrollados, presenta la aptitud de frecuentar el ambiente profundo, donde acude con prontitud a los cebos con moho, por lo que obviamente tiene adaptaciones que le permiten desenvolverse perfectamente en oscuridad total.

Entre las bacterias, destaca la ocurrencia de Actinobacteria, profusamente distribuidas por toda la cavidad, y de las que ya fue hecho un amplio comentario. Pero llamó también nuestra atención la presencia (escasa) en la surgencia, sobre paredes húmedas en zona de penumbra acentuada, de biofilms de tonos azules y rosados de varias especies de Cyanobacteria.

Este grupo, poco conocido, merece un comentario más extenso, ya que nos remite a procesos esenciales en ecología y evolución. Las Cyanobacteria colonizan ambientes extremos muy variados y presentan una gran complejidad morfológica y fisiológica. Se pueden encontrar cianobacterias virtualmente en todas partes: no solo en aguas continentales o marinas, sino en suelos, aguas termales, tundras, paredes húmedas de las entradas de las cuevas, desiertos, y ambientes antrópicos. Tienen unos requerimientos nutricionales muy bajos y se adaptan a utilizar luz de muchas longitudes de onda y a bajas intensidades. A la vez han desarrollado mecanismos de supervivencia en ambientes extremos, que hasta hace unos años no se consideraban compatibles con la vida.

Las Cyanobacteria pueden ser consideradas el grupo más importante de organismos que se ha originado en nuestro planeta. Sus adquisiciones evolutivas determinaron la evolución de todo el resto de organismos. Su capacidad de utilizar agua como donador de electrones para la fotosíntesis impulsó una producción primaria explosiva frente a las restricciones impuestas por la disponibilidad de otras fuentes de electrones ( $H_2S$ ,  $H_2$ ,  $Fe^{2+}$ ). Por otra parte, su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico incrementó su éxito. Además de los cambios en lo que se refiere al oxígeno, estos organismos captaron cada vez más carbono para formar materia orgánica, lo que creó suelo y sustratos para ser incorporados a las redes tróficas. Este grupo comprende bacterias capaces de realizar la fotosíntesis oxigénica y son los únicos procariontes que llevan a cabo este tipo de fotosíntesis. Se trata de bacterias Gramnegativas, cuyos descendientes dieron lugar a los plastos por endosimbiosis. Las cianobacterias fueron las primeras en realizar una variante de la fotosíntesis que ha llegado a ser la predominante, y que ha determinado la evolución de la vida terrestre.

La fotosíntesis necesita un reductor (una fuente de electrones), que en este caso es el agua. Al tomar el H del agua se libera oxígeno. La explosión evolutiva de las cianobacterias, presentes desde hace al menos 2.700 millones de años, dio lugar a la acumulación de oxígeno en la atmósfera, sentando las bases para la aparición del metabolismo aerobio y la radiación de los organismos eucariotas. Las Cyanobacteria comparten también con distintas bacterias la habilidad de tomar el  $N_2$  del aire, donde es el gas más abundante, y reducirlo a amonio ( $NH_4^+$ ), una forma de nitrógeno que todas las células pueden aprovechar. La enzima que realiza la fijación del nitrógeno es la nitrogenasa, que es inhibida por el oxígeno, con lo cual se hace incompatible con la fotosíntesis y, por tanto, en muchas Cyanobacteria los dos procesos se separan en el tiempo, realizándose la fotosíntesis durante las horas de luz y la fijación de nitrógeno por células especializadas solamente por la noche.

La cooperación de las Cyanobacteria con otras estirpes celulares de organismos dió lugar a sinergias metabólicas muy importantes. La endosimbiosis introdujo la fotoautotrofia en los eucariotas. Un ancestro de las cianobacterias se incorporó a algunas de estas células, transformándose en un cloroplasto. Hoy día sigue habiendo protozoos que incorporan cianobacterias y establecen unas relaciones metabólicas y fisiológicas muy estrechas, una unión de mutuo beneficio (Bodyl et al, 2007). La idea de la cooperación como fuerza evolutiva, choca frontalmente con la idea capitalista de la lucha por la vida y la competencia como motor de la evolución, a través de la selección natural darwinista (Margulis, 2009). La vida, como proceso unitario, es sobretodo cooperación, en delicado equilibrio, entre las partes y el todo. Las Cyanobacteria inicialmente ingeridas dieron lugar luego, por coevolución, a los plastidios actuales presentes en todas las algas y plantas superiores, quedando su genoma reducido tras incorporarse la mayoría de sus genes al genoma del otro simbiote. Negociación química y transferencia genética están en la base de muchos eventos trascendentales en la evolución de la vida (Margulis 2009; Margulis & Bermudes, 1985). Otra simbiosis relevante que han establecido las cianobacterias es la que constituyen los líquenes, cuando el fotobionte es una Cyanobacteria. En este caso, el potencial metabólico del conjunto les permite sobrevivir en condiciones que serían impensables para cada uno de los simbiotes por separado. La cianobacteria, fotoautótrofa y diazótrofa, proporciona nutrientes al conjunto, y el hongo proporciona la humedad necesaria para la supervivencia. De esta forma, los líquenes son los primeros pobladores de suelos muy hostiles y pobres, que posteriormente y sobre el sustrato que han originado los líquenes, puede pasar a sustentar a otros tipos de organismos.

Es interesante resaltar que la transferencia horizontal de genes es un mecanismo que se postula crucial en la evolución de las cianobacterias. Se trata de otro mecanismo de cooperación, que enriquece el acervo genético y por lo tanto la capacidad de supervivencia (Margulis 2009). Pueden encontrarse numerosos ejemplos que muestran que este evento ha sucedido con frecuencia como puede deducirse del estudio de los genomas completos de las Cyanobacteria que se conocen.

Las Cyanobacteria pueden formar colonias con diferentes grados de complejidad. Y tienen una característica que muy pocos procariotas poseen, la capacidad de llevar a cabo diferenciación celular. Tal diferenciación supone una expresión génica diferencial y lleva a la generación de células especializadas, como los heterocistos (células que llevan a cabo la fijación de nitrógeno) (Peleato Sánchez, 2011). En ellas se producen varias escisiones en el genoma, y se produce una regulación génica que genera información posicional, lo que regula que se origine un determinado patrón espacial de distribución.

Uno de los principios fundamentales de la vida es la cooperación entre células. Es evidente en el caso de todos los organismos pluricelulares donde, desde formas simples hasta los seres humanos, observamos claramente cómo hay una comunicación y cooperación que armonizan la fisiología de todos los seres pluricelulares.

En las últimas décadas se ha puesto de manifiesto que los organismos unicelulares se comunican y también cooperan entre sí (Wingreen & Levin, 2006). Estos organismos pueden ser bacterias, hongos o protozoos, y la comunicación-respuesta puede ser interespecífica o intraespecífica. Como otros procariotas, las Cyanobacteria se comunican con otros individuos de la población, y mandan mensajes moleculares al medio externo. Estas moléculas también pueden ser de acción alelopática contra competidores de otras especies o de su misma especie. Un caso muy interesante son las moléculas de comunicación que dan información poblacional a las células, retroalimentando la regulación sobre el tamaño de la propia población y generando respuestas sociales coordinadas. Las células producen, excretan y detectan moléculas (normalmente pequeñas) llamadas autoinductores. A altas concentraciones de los autoinductores, las Cyanobacteria entran en un nuevo estatus fisiológico que mediante una expresión génica específica, se caracteriza por una respuesta colectiva que adoptan todas las células de la población. Este nuevo comportamiento puede dar lugar a agregación en colonias, formación de biofilms, síntesis de toxinas, e intercambios de DNA, entre otras respuestas. La comunicación interespecífica está menos estudiada, pero también se ha puesto de manifiesto en muchísimos ejemplos de complejos consorcios de microorganismos que se comunican y cooperan, como por ejemplo los tapetes microbianos o los biofilms. En estos casos hay unas fuertes sinergias en que las potencialidades metabólicas de cada uno de los integrantes se utilizan para mutuo beneficio. Claramente estos ejemplos y otros muchos de cooperación están lejos de la competición darwiniana (Peleato Sánchez, 2009). Esta cooperación implica una comunicación que permite ajustar el comportamiento a las circunstancias ambientales y a la densidad de población.

Las Cyanobacteria son unos organismos que pasan desapercibidos en la vida cotidiana y que no forman parte de los conocimientos generales de la sociedad. Sin embargo, sin ellas, no estaríamos aquí en este momento. No solamente desde el punto de vista evolutivo, sino debido a que en la actualidad juegan papeles cruciales en los ciclos globales de algunos elementos y en las cadenas tróficas como productores primarios.

La evidencia en este grupo de organismos de que ha ocurrido y ocurre transferencia horizontal de genes y recombinación homóloga puede interpretarse en conflicto con conceptos neodarwinianos (Ward et al, 2008), ya que no hay competencia, sino colaboración. Esta idea entronca con el análisis del hecho de lo que supuso la endosimbiosis de una cianobacteria ancestral en células de la línea evolutiva a eucariotas, citada antes. Estas endosimbiosis se sigue observando que se producen profusamente en la actualidad, con una amplia gama de organismos. Conforme conocemos más, se hace evidente que grandes innovaciones evolutivas están basadas en esta cooperación, más que en la competencia. Las Cyanobacteria, organismos clave en la vida tal como esta diseñada hoy, son el ejemplo de que sin duda la cooperación determinó el camino evolutivo de toda la vida sobre el planeta Tierra. Su ocurrencia en Erreketa nos permite recordar estos importantes hechos.

Las amebas gigantes *Trichiida* (Mycetozoa) resultan también un caso peculiar, por su modo de ocurrencia en la cavidad. Ya que se trata de un grupo cuyo hábitat típico es el bosque templado-húmedo, donde ocurren como crecimientos de pequeñas masas gelatinosas sobre la hojarasca, madera, corteza de árboles y plantas, algunas de ellas de llamativos colores. Es aceptado que, de modo general en este grupo, los plasmodios una vez formados presentan fototaxia, es decir, huyen de la luz para ir a zonas oscuras y húmedas reptando (bajo troncos, rocas, etc.); posteriormente los plasmodios migran a zonas expuestas a la luz e inician la formación de la estructura fructífera en cuyo interior se forman las esporas (Galán & Nieto, 2010; Galán et al, 2010). En nuestro caso, su ciclo biológico difiere del que es habitual en este grupo de organismos, ya que las esporas dan origen en la cueva a los plasmodios, en la zona oscura y de alta humedad, y sobre superficies expuestas de roca, y los plasmodios no abandonan esta zona sino que es precisamente en ella donde generan los cuerpos fructíferos amarillos, que a su vez generan las esporas.

Las esporas formadas están rodeadas de filamentos (capilicios) que contribuyen a su dispersión. Si las condiciones son desfavorables las esporas permanecen en anabiosis, en caso contrario germinan y el ciclo comienza de nuevo. Las esporas germinadas producen gametos ameboides uniflagelados que se fusionan por pares para formar cigotos biflagelados. Después, el cigoto amebode pierde sus flagelos y se desarrolla formando un nuevo plasmodio (de compleja ultraestructura), que puede fusionarse con otros. Los núcleos vegetativos de un plasmodio son diploides y la meiosis tiene lugar justamente antes de la formación de las esporas (Stanier et al, 1996).

Estas peculiares características nos inclinan a suponer, con las debidas reservas, que probablemente su ciclo biológico completo se da en el medio hipógeo. Por lo que cabría también considerar a estos taxa como formas troglobias, de una categoría especial, ya que se nutren esencialmente de bacterias quimioautótrofas. La ocurrencia de estas últimas está a su vez relacionada con litologías que presentan componentes minerales adecuados para el desarrollo de esas especies bacteriales. En todo caso, su abundancia y densidad en Erreketa resulta destacable y sugiere múltiples interacciones geomicrobiológicas.

El medio acuático, por su parte, presenta una interesante representación de crustáceos (cladóceros, ostrácodos, copépodos, isópodos y anfípodos), con cinco especies stygobias de macro-meiofauna (y seguramente muchas más de microfauna, incluyendo otros grupos de invertebrados), de antiguo origen, relictos de una fauna de tipo tropical y subtropical que habitó en la región en distintos momentos del Terciario, colonizó el medio hipógeo y se diferenció en él, sobreviviendo al glaciario Cuaternario. El caso de los isópodos *Proasellus* y anfípodos *Niphargus* ilustra muy bien la vía de colonización que han seguido muchos crustáceos cavernícolas para alcanzar el karst desde el medio marino, a través del intersticial de los valles.

El medio hipógeo es extenso e inhomogéneo, y en él cada karst y cada cavidad individual pueden presentar rasgos y facetas particulares, que los distinguen o difieren de los rasgos comunes del conjunto. La vida sobre el planeta se ha extendido sobre esta amplia diversidad, a través de la evolución de los distintos grupos taxonómicos, superando distintas vicisitudes históricas, dando así lugar a la multiplicidad de especies que apreciamos en la actualidad, y de las que tenemos sólo un conocimiento fragmentario.

Su historia natural es algo peculiar, que vamos develando progresivamente, en la medida que prospectamos las cavidades y estudiamos con mayor detalle su fauna. La cueva de Erreketa contiene rasgos peculiares y su ecosistema hipógeo, con más de 40 taxa distintos y al menos ocho especies troglobias de macrofauna, nos aporta en este sentido una serie de datos de interés científico que amplían nuestro conocimiento sobre la biología de los animales cavernícolas presentes en la región vasca.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a todos aquellos integrantes y colaboradores de la Sociedad de Ciencias Aranzadi que han ayudado en los trabajos de campo efectuados en esta cavidad. De modo especial a Juliane Forstner, José M. Rivas, Egoitz Gabilondo, Laura Núñez y Ainhoa Miner. A tres árbitros del Centro de Ecología del IVIC (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas), Biosphere Consultancies (United Kingdom) y Sociedad de Ciencias Aranzadi, por la revisión crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

## BIBLIOGRAFIA

- Arribas, O. 1992. Elona quimperiana (Férussac, 1821) en el Sistema ibérico septentrional (Gastropoda, Pulmonata, Xanthonychidae). *Zubia*, 10: 25-29.
- Azambre, B. & M. Rossy. 1976. Le magmatisme alcalin d'âge crétacé dans les Pyrénées occidentales et l'Arc basque; ses relations avec le métamorphisme et la tectonique. *Bull. Soc. Géol. France*, 18: 1725-1728.
- Baldauf, S. 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. *Journal of Systematics and Evolution*, 46 (3): 263-273.
- Barnard, J. & C. Barnard. 1983. *Freshwater Amphipoda of the world*. Hayfield Assoc., Vernon, Virginia, 830 p.
- Bodily, A.; P. Mackiewicz & J.W. Stiller. 2007. The intracellular cyanobacteria of *Pulinella chromatophora*: endosymbionts or organelles? *Trends in Microbiology*, 15, 295-296.
- Bousfield, E. 1977. A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world. *Crustaceana*, Suppl.4: 282-316.
- Bousfield, E. 1983. An updated phyletic classification and paleohistory of the Amphipoda. *Crustacean Phylogeny: Crustacean Issues*, 1: 257-277.
- Brehm, V. 1955. *Niphargus-probleme*. *Sitzb. Öster. Akad. Wiss., Abt. 1*, 164.
- Campos, J. 1979. Estudio geológico del Pirineo vasco al W del río Bidasoa. *Munibe, S.C. Aranzadi*, 31 (1-2): 3-139.

- Carracedo-Sánchez, M.; F. Sarrionandia & T. Juteau. 2012. El Vulcanismo Submarino de edad Cretácica de la Cuenca Vasco-Cantábrica. *Macla* (16), Revista de la Sociedad española de mineralogía: 260-267.
- Chevreaux, E. 1920. Sur quelques Amphipodes nouveaux ou peu connus des cotes de Bretagne. *Bull.Soc.Zool.France*, 45: 23-28.
- Cuevas, J.; A. Garrote & J.M. Tubia. 1981. Análisis y significado de diferentes tipos de estructuras en el magmatismo del Cretácico superior de la cuenca Vasco-Cantábrica (1ª parte). *Munibe, S.C.Aranzadi*, 33 (1-2): 1-20.
- Deleurance, S. 1959. Sur l'écologie et le cycle évolutif de *Choleva angustata* Fab. et *fagniezi* Jeann. (Col. Catopidae). *Ann.Spéol.*, 14.
- Dresco Derouet, L. 1959. Contribution a l'étude de la biologie des deux crustacés aquatiques cavernicoles: *Caecosphaeroma burgundum* D. et *Niphargus orcinus virei* Ch. *Vie et Milieu*, 10: 321-346.
- Estrada-Peña, A. 2015. Orden Ixodida: Las garrapatas. *Revista IDE@ - SEA. Ibero Diversidad Entomológica @ccesible*, nº 13: 1-15.
- Galán, C. 1988. Zonas kársticas de Guipúzcoa: Los grandes sistemas subterráneos. *Munibe, S.C.Aranzadi*, 40: 73-89.
- Galán, C. 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Cienc.Nat.)*, S.C.Aranzadi, 45: 1-163.
- 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. Espeleo. Web aranzadi-sciences.org*, Archivo PDF, 10 pp.
- Galán, C. & F.F. Herrera. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución (Cave fauna: environment and evolution). *Bol.Soc.Venez.Espeleo*, 32: 13-43.
- 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. Espeleo. Web aranzadi-sciences.org*, Archivo PDF, 33 pp.
- Galán, C.; Nieto, M. & C. Vera Martin. 2010. Recubrimientos de microorganismos (Mycetozoa) y espeleotemas en una cueva en caliza Jurásica de la cuenca del río Leizarán (Gipuzkoa, País Vasco). *Publ. Dpto. Espeleo. Web aranzadi-sciences.org*, Archivo PDF, 28 pp.
- Gobierno Vasco. 2020. Sill de Elgoibar. LIG 39. Inventario lugares de interés geológico en la Comunidad autónoma del País Vasco. Dept. Medio Ambiente Gob. Vasco. [www.ingurumena.net](http://www.ingurumena.net): 5 pp.
- Gounot, A. 1960. Recherches sur le limon argileux souterrain et sur son role nutritif pour les *Niphargus* (Amphipodes, Gammarides). *Am.Spéol.*, 15: 501-526.
- Henry, J. & G. Magniez. 2003. Isopodes Aselloïdes stygobies d'Espagne. III. Le genre *Proasellus*: B – Espèces anophthalmes. *Groundwater Crustaceans of Spain*, 17. *Beaufortia* 53 (6): 129-157.
- Karaman, G. & S. Ruffo. 1986. Amphipoda: *Niphargus*-group (*Niphargidae* sensu Bousfield, 1982). *Stygofauna mundi*, Leiden, 564-566.
- Magniez, G. 2003. Stygobitic Aselloidea of the Ibero-Aquitainian region. *Subterranean Biology* 1: 43-47.
- Mammola, S. & M. Isaia. 2014. Niche differentiation in *Meta bourneti* and *M. menardi* (Araneae, Tetragnathidae) with notes on the life history. *International Journal of Speleology*, 43 (3): 343-353.
- Margalef, R. 1953. Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas. *Inst.Forest.Invest.Exp., Minist.Agr., Madrid*, 10: 1-243.
- Margalef, R. 1970. Anfípodos recolectados en aguas subterráneas del País Vasco. *Munibe*, 22(3-4): 169-174.
- Margulis, L. 2009. Genome acquisition in horizontal gene transfer: symbiogenesis and macromolecular sequence analysis. *Methods Mol. Biol.* 532: 181-191.
- Margulis, L. & D. Bermudes. Symbiosis as a mechanism of evolution: status of cell symbiosis theory. *Symbiosis* 1: 101-124.
- Nordsieck, H. 1986. Das system der tertiären Helicoidea Mittel- und Westeuropas (Gastropoda: Stylommatophora). *Heldia* 1 (4): 109-120.
- Peleato Sánchez, M. L. 2011. Las Cianobacterias: Cooperación versus Competencia. *Real Acad. Ciencias Exact., Fís., Quím., Naturales de Zaragoza*. Discurso de ingreso, 42 pp.
- Pepper, I.L.; C.P. Gerba & T.J. Gentry. 2015. *Environmental Microbiology* (Thrid Edition). Academic Press, Elsevier Inc. 728 p.
- Rosy, M. 1988. Contribution a l'étude du magmatisme Mésozoïque du Domaine Pyrénéen: I. Le Trias dans l'ensemble du domaine; II. Le Crétacé dans les provinces Basque d'Espagne. Tesis Doctoral, Université de Frenche-Comté des Sciences et Techniques de Besançon. 429 p.
- Rosy, M.; B. Azambre & F. Albarède. 1992. REE and Sr-Nd isotope geochemistry of the alkaline magmatism from the Cretaceous North Pyrenean Rift Zone (France, Spain). *Chem. Geol.*, 97, 33-46.
- Ruffo, S. 1953. Lo stato attuale delle conoscenze sulla distribuzione geografica degli Anfipodi delle acque sotterranee europee e dei paesi mediterranei. *Premier Congr.Internat.Spéol.*, Paris, 3: 13-38.
- Schellenberg, A. 1933. *Niphargus* - probleme. *Mitt.Zool.Mus.Berlin*, 19: 23-41.
- Stanier, R.; J. Ingraham; M. Wheelis & P. Painter. 1996. *Microbiología* (Segunda Edición). Ed.Reverté, Barcelona, 750 pp.
- Tobajas, A.M. 2013. Bajo el suelo Elgoibar por cuevas, minas y túneles. [www.elgoibartarrensanetan.net/bajoelsuelo/Bajoelsuelo.pdf](http://www.elgoibartarrensanetan.net/bajoelsuelo/Bajoelsuelo.pdf). 223 pp.
- Van Den Brink, F. H. & P. Barruel, 1971. Guía de campo de los mamíferos salvajes de Europa occidental. Ed. Omega. 239 p.
- Vandel, A. 1964. *Biospéologie: La Biologie des Animaux cavernicoles*. Ed.Gauthier-Villars, Paris, 619 p.
- Ward, D.M.; F.M. Cohan; D. Bhaya; J.F. Heidelberg; M. Kuhl & A. Grossman. 2008. Genomics, environmental genomics and the issue of microbial species. *Heredity* 100: 207-219.
- Wells, S.M. & J. Chatfield. 1992. Threatened non-marine mollusc of Europe. *Nature and Environment* (Council of Europe, Biodiversity, UNEP-WCMC, Cambridge), 64: 1-174.
- Wingreen, N.S. & S.A. Levin. 2006. Cooperation among microorganisms. *PLoS Biol* 4: e299.