

Fauna cavernícola de la Sierra de Aralar. Ecología, taxonomía y evolución.

Carlos GALAN.

Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Febrero 2004.

RESUMEN.

Se describe la fauna que habita en las cuevas de Aralar (Gipuzkoa - Navarra), ofreciendo una visión global de los grupos taxonómicos presentes, su biología y ecología. Hasta ahora han sido halladas 220 especies zoológicas en las cuevas y simas de Aralar, 102 de ellas con diverso grado de troglomorfo y 52 especies estrictamente troglobias. 80% de las formas troglobias (44 taxa) son endémicas de la región vasca y 14 entre estas últimas sólo son conocidas en el mundo de Aralar (endemismos exclusivos de Aralar). Muchos troglobios son formas relictas, auténticos fósiles vivos y restos de antiguas faunas, de tipo tropical, que poblaban Europa durante el Terciario. El karst de Aralar es notable por su alta biodiversidad y endemismo, y contiene un valioso patrimonio biológico que debemos preservar. La fauna troglobia de Aralar, junto a la de otros karsts cercanos, constituyen la mayor contribución de la región vasca a la biodiversidad zoológica mundial.

INTRODUCCION.

La fauna troglobia de Aralar (Gipuzkoa - Navarra) encierra una gran riqueza en especies y comprende invertebrados que ecológicamente son cavernícolas estrictos, habitantes del ambiente profundo de las cuevas: un medio adverso y extremo de considerable extensión (GALAN & HERRERA, 1998). Estos seres, morfológicamente muy modificados y de extraña apariencia, poseen además otras características singulares en su fisiología, etología y estrategia reproductiva, es decir, un conjunto de rasgos (= troglomorfo) que constituye un ejemplo notable de convergencia evolutiva, ya que lo presentan los troglobios de los más diversos grupos zoológicos (GALAN, 1993).



La inmensa mayoría de los troglobios de Aralar deriva de antiguas faunas, de tipo tropical, que habitaron en la región durante el Terciario. Sus parientes más próximos han desaparecido de la superficie terrestre y por ello se trata en muchos casos de fósiles vivientes, relictos de otras épocas. Su interés evolutivo y como indicadores biogeográficos es por tanto muy considerable (AIME, 1981; CULVER, 1982; GALAN, 1993).

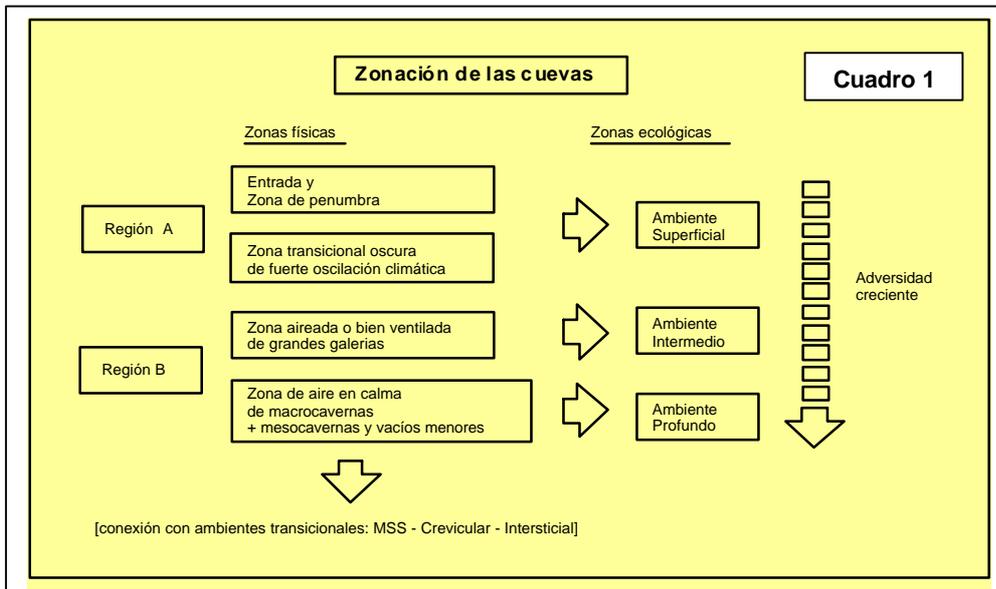
Una alta proporción de estos troglobios son además formas endémicas, exclusivas de la región Vasca, es decir, sólo conocidas en el mundo de una o unas pocas cuevas de esta región. En Aralar hasta hoy han sido halladas 52 especies troglobias, 44 de ellas endémicas de la región Vasca y 14 de estas últimas endemismos exclusivos de Aralar. Adicionalmente, otras 50 especies muestran un grado variable de troglomorfismo, y son llamadas troglófilas; éstas completan su ciclo vital en las cuevas pero pueden también ser encontradas en otros habitats crípticos transicionales. Hay además un conjunto de más de 100 especies para los cuales las cuevas son sólo una parte de su habitat, la categoría de los troglóxenos; éstas generalmente se encuentran en la zona oscura próxima a las entradas y aunque utilizan las cuevas para completar diversos aspectos de sus requerimientos biológicos, no completan en ellas su ciclo de vida y no son por tanto verdaderos cavernícolas o lo son sólo en forma parcial.

Conviene también destacar que el término “cueva” o “caverna” es un concepto antropocéntrico. Las cavernas son definidas como aquellos vacíos en el karst, de un tamaño tal, que el ser humano puede penetrar en ellas. Pero en realidad el habitat típico de los troglobios no son las macrocavernas, sino cavidades menores, generalmente de diámetros de entre 20 y 0,1 cm (mesocavernas) y una parte de la red de vacíos inferiores a 0,1 cm (microcavernas).

En el apartado de Espeleología Física hemos visto que en el karst de Aralar existen 850 cuevas, con 70 km de macrocavernas o galerías accesibles al ser humano. Pero probablemente la red de mesocavernas en Aralar supera con facilidad los 1.000 km de conductos. Este considerable volumen subterráneo, incluido en la roca caliza, ofrece una superficie habitable para los troglobios probablemente mayor que el área superficial. El mundo subterráneo es por tanto un medio de gran extensión.

ZONACION DEL HABITAT HIPOGEO.

Las cavernas, en general, poseen una zonación física característica, con tres ambientes distintos. El ambiente superficial está constituido por la zona de entrada, en penumbra, y por una zona transicional oscura de fuerte oscilación climática. Esta primera parte de las cavernas es el habitat típico de los troglóxenos. No



obstante algunos troglóxenos que cuentan con medios para orientarse en oscuridad total pueden penetrar (de modo cíclico o temporal) en el siguiente ambiente; p.ej. este es el caso de quirópteros (que cuentan con el sentido de ecolocación) o de diversos araneidos e insectos (que cuentan con sentidos químicos de orientación).

La siguiente región de las cuevas es muy poco variable climáticamente, la oscuridad

es total y la humedad relativa suele ser muy elevada. En ella puede distinguirse una zona bien aireada o ventilada, que comprende la mayor parte de la red de galerías visitables por el ser humano (macrocavernas), y donde es frecuente la renovación del aire (ambiente intermedio), y otra de aire en calma o confinado, de más lenta renovación, que habitualmente presenta altas concentraciones de CO₂ y otros gases, así como una elevada radioactividad natural (GADOROS, 1986) y humedad relativa próxima a la saturación (ambiente

profundo = “deep cave” environment). Esta zona comprende las partes más profundas de macrocavernas, galerías terminadas en “cul de sac”, y una extensa red de mesocavernas y vacíos menores, más profundamente incluidos en la roca-caja, y por tanto no accesibles a la penetración humana. (GALAN & HERRERA, 1998). (Ver cuadro 1 anexo).

En el ambiente intermedio las características bióticas son relativamente benignas y éste es el habitat característico de los troglófilos, en el cual viven y se reproducen, y el cual, en zonas tropicales, suele ser muy extenso. Por el contrario, el ambiente profundo es un habitat extremo (Ver cuadro 2 anexo) y los troglófilos, aunque pueden penetrar temporalmente en esta zona, no son aptos para mantenerse indefinidamente en ella. De modo inverso, los troglobios pueden en sus desplazamientos ingresar en el ambiente intermedio de modo temporal o circunstancial, pero completan su ciclo vital y están adaptados al ambiente profundo. Por ello es que los troglobios no resultan fáciles de ver por los espeleólogos, ya que, aparte de su pequeño tamaño, normalmente están incluidos en la red de mesocavernas.

CARACTERÍSTICAS DEL MEDIO HIPOGEO

Cuadro 2

1. Su extensión y zonación.

2. Ambiente profundo (“deep cave” environment):

- Mesocavernas y zona profunda de aire en calma de macrocavernas.
- **Oscuridad total.**
- **Elevada humedad relativa.**
- **Escasez de recursos tróficos.**
- **Temperatura constante = Valor medio clima actual.**
- **Ausencia de fotosíntesis y plantas verdes.**
- **Actividad quimiosintética autótrofa (bacterias de la arcilla).**
- **Alta concentración de CO₂. Concentración subóptima de oxígeno.**
- **Elevada radioactividad natural.**
- **Alta concentración de gas Radon (hasta 80 kBq/m³).**
- **Presencia de mezcla de gases y aerosoles sólidos autóctonos.**
- **Red tridimensional y laberíntica de vacíos.**
- **Superficies verticales, húmedas y resbaladizas.**
- **Inundación periódica: condición anfibia y rheófoba de los troglobios.**
- **Desecación periódica de los pequeños cuerpos de agua.**
- **Severo stress ambiental: largos períodos de ayuno y anoxia.**
- **Ausencia de predadores epígeos y parásitos. Baja competencia.**
- **Habitat extenso y adverso. Paralelismo con el medio abisal marino.**

Esta zonación de las cuevas implica una gradación de los parámetros físicos y bióticos, y no límites o fronteras absolutas. El ambiente profundo, habitat típico de los troglobios, comprende vacíos de diverso tamaño y en muy diversa posición topográfica, incluso en zonas relativamente próximas a las entradas y zona de penumbra.

En las cavernas, la severidad del medio se acrecienta al profundizar en él, desde la superficie hacia el interior de la roca. Para adaptarse al ambiente hipógeo los organismos tiene que superar una serie de gradientes o barreras. La primera barrera obvia es la oscuridad total. Pero ya hemos visto que incluso algunos troglóxenos pue-

den penetrar en zona oscura de modo temporal. No obstante, la mayoría de los animales no cuenta con mecanismos para desenvolverse en oscuridad total. Los animales capaces de visión nocturna están en realidad adaptados a utilizar bajas intensidades luminosas, pero son incapaces de orientarse en oscuridad total.

La oscuridad de las cuevas determina una segunda barrera, trófica. En ausencia de luz solar no es posible la fotosíntesis y las plantas verdes están ausentes de las cuevas. Ello determina que el principal alimento disponible en superficie, los vegetales, falte en las cuevas, y por tanto faltan también los animales fitófagos. Los cavernícolas son detritívoros o carnívoros que predan sobre éstos. Incluso los considerados carnívoros son omnívoros o parcialmente detritívoros, al menos durante parte de su ciclo de vida. Los cavernícolas se alimentan en realidad de fragmentos de materia orgánica, de origen vegetal y animal, que ingresan por gravedad y arrastre por las aguas de infiltración, especialmente coloides y solutos depositados por las aguas percolantes y depósitos de crecida. A diferencia de las cavernas, en el medio intersticial y en el edáfico normalmente está presente un alto porcentaje de algas y vegetales, los cuales faltan en las cavernas. Por ello, muchos invertebrados de la fauna del suelo o del intersticial, aparentemente capaces de desenvolverse en oscuridad, resultan excluidos de las cuevas por razones tróficas.

Una tercera barrera la constituye la elevada humedad relativa. En invertebrados terrestres, la adaptación al ambiente húmedo de las cuevas requiere de intercambios gaseosos a través de la piel y un incremento de la

permeabilidad relacionada con el control del balance hídrico corporal, ya que la humedad relativa está por encima del valor de equilibrio de sus fluidos corporales. Los cavernícolas terrestres prácticamente viven en un ambiente acuático. Y los acuáticos pueden desplazarse de unos a otros cuerpos de agua gracias a que la atmósfera subterránea permanece saturada de vapor de agua. Esta condición anfibia es general entre los troglobios. Por el contrario, mínimas cantidades de aridez son letales para los troglobios.

Barreras adicionales las constituyen las habilidades de los organismos para desenvolverse en el ambiente profundo, donde se acrecientan las condiciones adversas: recursos tróficos dispersos y escasos; red tridimensional y laberíntica de vacíos; superficies rocosas húmedas sujetas a inundaciones periódicas; atmósfera saturada con mezcla de gases; elevada radioactividad natural; niveles subóptimos de CO₂ y oxígeno en el aire; bajo contenido de oxígeno en los cuerpos de agua. Los cavernícolas estrictos deben adaptarse a vivir en estas condiciones adversas y de severo stress. La reducida tasa metabólica de los cavernícolas probablemente es uno de los mecanismos involucrados para sobrevivir bajo tales condiciones (GALAN, 1993; GALAN & HERRERA, 1998).

TROGLOMORFISMO.

Los troglobios se han adaptado a vivir en el ambiente profundo de las cuevas y para ello han desarrollado una serie de modificaciones anatómicas, fisiológicas, metabólicas y de estrategia de vida, que los convierten en especialistas de este habitat. Este conjunto de caracteres modificados ha sido denominado "troglomorfo" y caracteriza a los cavernícolas estrictos o troglobios. Aunque inicialmente fue propuesto para designar modificaciones anatómicas (CHRISTIANSEN, 1962), posteriormente el término ha sido extendido a caracteres fisiológicos, comportamentales y de estrategia de vida (HOWARTH, 1993; GALAN, 1993; GALAN & HERRERA, 1998). Los más comunes son citados en el cuadro 3 anexo.



Los caracteres troglomorfos, en menor grado y sólo en parte de ellos, pueden presentarse también en troglófilos y en organismos de habitats transicionales (medio edáfico, intersticial). Aunque básicamente son los mismos que la hipótesis clásica de VANDEL (1965) atribuía a los troglobios, en la visión actual se considera que la exclusividad o no de vivir en cuevas no es un criterio adecuado para definir a los troglobios. Tanto porque es difícil verificar tal exclusividad, como porque -como hemos visto- hay

notables diferencias entre el ambiente intermedio de las cuevas y el ambiente subterráneo profundo (constituido sobre todo por mesocavernas y no sólo por "cuevas"). Así, tanto los troglófilos como los troglobios están adaptados a vivir en las cuevas, pero habitan en ambientes distintos (los troglófilos en el ambiente intermedio y los troglobios en el ambiente profundo) y poseen distintas estrategias de vida.

La principal adaptación para la vida troglobia reside en la adopción de una estrategia de vida que ha sido denominada selección de la A o estrategia de adversidad (GREENSLADE, 1983; ROUCH, 1986), la cual, en forma paralela, puede también presentarse en otros ambientes adversos o severos, como el medio abisal marino (MARGALEF, 1976; TORRES et al., 1979). Esta puede ser definida como una estrategia basada en bajos requerimientos de energía, y es la respuesta óptima de los organismos para vivir en un medio extremo, extenso y pobre en alimento como las cuevas (GALAN, 1993). La presencia de una reducida tasa metabólica, reducida actividad interior, reducción de estructuras innecesarias, a la vez que el desarrollo de órganos quimiorreceptores y táctiles para desenvolverse en un medio oscuro, son características resultantes de la adopción de este tipo de estrategia. El grado de modificación anatómico, en cambio, es muy variable, tanto para los distintos órganos del cuerpo como para distintos tipos de animales.

CATEGORIAS ECOLOGICAS DE CAVERNICOLAS.

Actualmente se mantiene la clasificación ecológica clásica del sistema Schiner-Racovitza (RACOVITZA, 1907) para cavernícolas, pero en una versión re-definida que tiene en cuenta la zonación de las cuevas, el variable grado de troglomorfo y, con especial énfasis, el hallazgo relativamente reciente de que los troglobios son en realidad habitantes de mesocavernas, un ambiente subterráneo adverso, con vacíos de tamaño medio, que puede encontrarse en distintos tipos de roca (no sólo cuevas en caliza). En el cuadro 4 anexo se muestra lo esencial de estas categorías.

TROGLOMORFISMO

Cuadro 3

1. Caracteres Anatómicos.

- Reducción y atrofia del aparato ocular (anoftalmia).
- Adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación melánica.
- Reducción y atrofia de alas (apterismo).
- Reducción y atrofia de otros apéndices, y de su capacidad de dispersión o de natación.
- Elongación del cuerpo y apéndices.
- Multiplicación de la dotación sensorial no-óptica: quimio, hígro, termo y mecano-receptores.
- Gigantismo (en muchos grupos).
- Procesos alométricos y heterocrónicos: especialmente neotenia e hipermorfo.

2. Fisiológicos.

- Tasa metabólica reducida: Bajo consumo de oxígeno por unidad de tiempo.
- Hábitos alimentarios polívoros y resistencia al ayuno.
- Menor número de huevos de mayor tamaño.
- Etapas larvales contraídas. Más lento desarrollo embrionario.
- Mayor longevidad y sesgo de la estructura poblacional hacia los adultos.
- Poblaciones pequeñas, con escaso número de efectivos.

3. Etológicos.

- Pérdida de los ritmos internos más comunes (p.ej. el ritmo circadiano).
- Vida más pausada con frecuentes períodos de letargo (tigmotaxis frecuente).
- Menor agresividad y menores reacciones de escape.

4. Estrategia de vida.

- Especialistas, estrategias de la K.
- Altamente eficientes, capaces de mantener su biomasa con bajo flujo de energía.
- Estrategia de adversidad, apta para un medio severo y con escasos recursos.

necesariamente una etapa intermedia en la evolución troglobia, sino un proceso propio y singular, de adaptación al ambiente intermedio. La evolución troglobia implica la capacidad de adaptarse al ambiente profundo y de evolucionar linajes de incrementantes caracteres troglomorfo, sobre todo fisiológicos y de estrategia de vida, y se ha dado sólo en algunos grupos zoológicos.

Diversos estudios genéticos y ecológicos han aportado evidencia sustancial de que los troglomorfo están sujetos a selección natural y son por tanto adaptativos (SBORDONI, 1980; WILKENS, 1987; FONG, 1988; CULVER et al., 1990; KANE & CULVER, 1991; GALAN, 1995; GALAN & HERRERA, 1998). Estos trabajos comparten cuatro grandes conclusiones: primero, que muchas poblaciones troglobias están adaptadas a una escasez de recursos tróficos y a un ambiente adverso y severo; segundo, que muchos troglófilos no son troglobios en preparación o en potencia, sino formas verdaderamente adaptadas a las cuevas (al ambiente intermedio) y que incluso pueden no mantener flujo de genes con poblaciones de superficie; tercero, que

Las diferencias entre troglófilos y troglobios son una cuestión de grado y no un límite absoluto. Diversos caracteres modificados (sobre todo anatómicos, como muchas reducciones estructurales) pueden ser preadaptaciones ya presentes en los linajes de procedencia de los organismos. Un ejemplo claro pueden suministrarlo los colémbolos, donde tanto cavernícolas como edáficos suelen ser anoftalmos y depigmentados; los troglobios se distinguen anatómicamente por la estructura del pie y la elongación del cuerpo (CHRISTIANSEN, 1985), adaptaciones en concordancia con la alta humedad de las cuevas y la aptitud para trepar sobre superficies verticales húmedas, mientras que la depigmentación y anoftalmia es compartida con representantes edáficos. BERUETE (2000) demuestra igualmente que los colémbolos más troglomorfo de cavidades navarras se hayan ligados invariablemente al ambiente profundo. La distribución de recursos tróficos y la competencia también condicionan las distribuciones de especies en una cavidad o en una región (BERUETE, 2000).

En muchos grupos zoológicos con numerosas formas troglófilas, los troglomorfo son muy poco marcados o inconsistentes (CULVER, 1982). Muchos grupos zoológicos con troglófilos muy comunes en cuevas de casi todo el mundo, no generan formas troglobias en esos grupos (BOTOSANEANU & HOLSINGER, 1991). Así, la capacidad de vivir y reproducirse en las cuevas (evolución troglófila) no es

muchas poblaciones han invadido independientemente sistemas de cuevas y, en cada caso, los caracteres troglomorfos han sido adquiridos independientemente a través de evolución paralela; y cuarto, que los caracteres troglomorfos de las poblaciones troglobias, tanto caracteres hipertrofiados como reducidos, son influidos por la selección natural, por lo cual son estrechamente dependientes de las características del ambiente hipógeo profundo, y muy similares en todo el mundo, lo que explicaría la convergencia del troglomorfismo entre representantes de muy distintos grupos zoológicos.

Redefinición del sistema Schiner Racovitza.

Fuente: GALAN & HERRERA, 1998.

CUADRO 4

TROGLOBIOS

- Completan su ciclo de vida y están adaptados a mesocavernas y al ambiente profundo de las cuevas.
- Algunas especies, en ocasiones, ingresan facultativamente en el ambiente intermedio o en medios transicionales (MSS – Intersticial).
- Presentan alto grado de troglomorfismo (significativamente mayor que el de otros miembros no-troglobios de sus respectivos grupos taxonómicos).

TROGLOFILOS

- Completan su ciclo de vida y están adaptados al ambiente intermedio de las cuevas.
- Pueden también habitar habitats transicionales y eventualmente pueden ingresar al ambiente profundo, pero no completan su ciclo de vida en él.
- Bajo grado de troglomorfismo (en comparación con los troglobios; pero mayor que el de sus epígeos relativos).

TROGLOXENOS

- Frecuentan las cuevas y sólo completan en ellas una parte de su ciclo de vida.
- Normalmente habitan en el ambiente superficial, pero pueden también ingresar en el intermedio (de modo cíclico o temporal).
- Suelen habitar también en biotopos epígeos húmedos y oscuros.
- No presentan troglomorfismo, pero pueden tener adaptaciones para moverse en la oscuridad.
- Algunas especies pueden mantener poblaciones en el ambiente superficial de modo regular.

FAUNA TROGLOXENA DE ARALAR.

La fauna troglóxena de Aralar es un conjunto muy heterogéneo. Hasta la fecha han sido reportadas 118 especies, incluyendo diversos vertebrados. Casi todos los troglóxenos son formas epígeas (de superficie) comunes en biotopos húmedos y sombreados del bosque exterior. Ecológicamente puede distinguirse dos grandes grupos: las formas que se presentan irregular o circunstancialmente y aquellas otras que se presentan en cuevas regularmente y para las cuales las cuevas constituyen un ambiente en el que completan una parte de su ciclo vital.

La zona de entrada de las cuevas y simas recibe gran cantidad de materia orgánica procedente del bosque exterior, la cual puede ser aprovechada por formas humícolas, muscícolas y detritívoras habituales en la hojarasca o por fitófagos que se encuentran en los vegetales verdes caídos. Las cavidades que son sumideros pueden arrastrar a esta zona muy diversos organismos acuáticos, adultos y larvas. Sin embargo, los troglóxenos regulares eligen activamente las cuevas como lugar propicio para alimentarse, como refugio para estar al resguardo de sus enemigos, como lugar de descanso cíclico (diario, estacional), o incluso como lugar de reproducción.

Entre los troglóxenos irregulares han sido hallados: turbelarios Dugesiidae y Planariidae, oligoquetos Lumbricidae, hirudíneos Gnathobdellidae, muy diversos moluscos gasterópodos (Pomatiidae, Cochlicopidae, Chondrinidae, Enidae, Elonidae, Endodontidae, Arionidae, Euconulidae, Clausilidae, Hygromiidae, Helicodontidae, Helicidae), araneidos Erigonidae, Argiopidae y Agelenidae, ácaros Ixodidae y Spinturnicidae (ectoparásitos de quirópteros), cladóceros Daphnidae y Chydoridae, ostrácodos Cypridae, copépodos

Cyclopidae y Canthocamptidae, isópodos Oniscidae, tisanuros Machilidae, dermápteros Forficulidae, heterópteros Veliidae, muy diversos coleópteros epigeos (Carabidae, Harpalidae, Licinidae, Scydmaenidae, Staphylinidae, Lampyridae, Cantharidae, Elateridae, Chrysomelidae, Curculionidae, Lucanidae, Scarabeidae). Los vertebrados pueden incluir peces como la trucha, diversos urodelos Salamandridae (salamandras y tritones), anuros (Bufonidae, Discoglossidae y Ranidae), aves Strigiformes, micromamíferos Soricidae, Muscardinidae, Muridae, y carnívoros Canidae y Mustelidae.

Los troglóxenos regulares incluyen: anfípodos Gammaridae, opiliones Gyantidae y Leiobunidae, dípteros (Sciaridae, Mycetophilidae, Tipulidae, Culicidae y Phoridae), tricópteros Limnephilidae, lepidópteros (Geometridae, Noctuidae y Alucitidae), aves *Pyrrhocorax* (Corvidae), mamíferos carnívoros (Ursidae) y quirópteros (Rhinolophidae y Vespertilionidae). Algunos araneidos (de varias familias) integran también este grupo. Mencionaremos a continuación algunos ejemplos llamativos.



Los opiliones *Gyas titanus* Simon y tres especies del género *Leiobonum* (*L.rotundum* Latreille, *L.lusitanicum* Roewer y *L.biseriatum* Roewer) son muy frecuentes en las entradas. Pueden comportarse como carnívoros y como detritívoros. Junto a los araneidos, constituyen uno de los grupos más frecuentes en el inicio de la zona oscura, donde es abundante el alimento constituido por otros invertebrados troglóxenos irregulares.

Entre los crustáceos la especie más conspicua es el anfípodo *Echinogammarus berilloni*, común en los ríos superficiales en las zonas calizas del País Vasco y también en ríos subterráneos, sumideros y surgencias, donde puede mantener poblaciones estables. La subespecie *E.b.calvus* Margalef ha sido hallada en grandes surgencias de Aralar, como el Nacedero del río Larraun, donde es abundante. Posee características intermedias entre *E.berilloni* y *E.lusitanus*, pero es más próxima a la primera de ellas. Es una forma omnívora que llega a alcanzar 12 mm de talla.

Los dípteros son representantes típicos de la llamada asociación parietal (de las paredes de la zona de entrada). *Lycoria* sp. (Sciaridae) vive a expensas de restos vegetales y madera en descomposición. Los Mycetofílidos (*Rhymossia fenestralis* Meigen, *Messala saundersi* Curtis) son formas estivales o veraneantes; sus larvas tejen

telas rudimentarias sobre las paredes y con ellas capturan ácaros y colémbolos, de los cuales se alimentan. Los Tipulidae y Culicidae son formas invernales y a veces son encontrados en grandes números en la entrada de las cuevas. *Culex pipiens pipiens* L. es una subespecie o raza primitiva en la cual la hibernación es espontánea (no está motivada por el descenso de la temperatura); el período de descanso permite a las hembras (que son las que forman las concentraciones) aumentar su contenido graso sin alimentarse, a fin de prepararse para un nuevo período de reproducción. La transformación metabólica interna ocurre sólo en un medio húmedo de baja temperatura, condición que se encuentra con facilidad en las cuevas. Los Phoridae (*Phora pusilla* Meigen, *Hypocera flavimana* (Meigen)) son formas guanófilas, asociadas al guano de quirópteros, pero también son en parte fungívoras y pueden alimentarse sobre materia orgánica en descomposición.

Entre los tricópteros han sido hallados en las cuevas de Aralar seis especies de los géneros *Stenophylax*, *Micropterna* y *Mesophylax*. Ellos completan una parte de su ciclo de vida en las cuevas. Cuando las larvas acuáticas se transforman en adultos y abandonan los ríos, se van volando hacia las entradas de las cuevas. Las hembras pasan por un período de letargo estival, durante el cual se inhibe el desarrollo de los ovarios; al cabo de unas semanas termina esta fase y comienza el período reproductor, durante el cual es frecuente ver en las cuevas a los adultos en cópula. Una vez fecundadas las hembras, a finales del verano, abandonan las

cuevas y se dirigen a los ríos para efectuar la puesta. No son raros los casos en que varias especies coexisten en la misma cueva.

Los lepidópteros de cuevas de Aralar incluyen cuatro especies: *Triphosa dubitata* (L.), *T. sabaudiata* Duponchel, *Scoliopteryx libatrix* (L.) y *Alucita hexadactyla* L., las cuales frecuentan las cuevas en invierno. Las hembras de *Triphosa* y *Scoliopteryx* experimentan una interrupción de la vitalogénesis y del desarrollo de oocitos durante su estancia en las cuevas; al llegar la primavera salen al exterior para efectuar la puesta. Durante la fase invernal pueden mostrar actividad, realizando desplazamientos, por lo que no se trata de una hibernación estricta.

Entre los vertebrados muy pocas especies pueden ser consideradas cavernícolas. Su alto grado de organización los hace relativamente independientes del medio físico. La presencia de peces y anfibios es generalmente irregular. No obstante la trucha común (*Salmo trutta*(L.)) suele penetrar voluntaria y activamente en las surgencias (p.ej. en Osin Berde y Bonba txulo, Aralar guipuzkoano) y aparentemente las utiliza como lugar de descanso. La salamandra (*Salamandra salamandra* (L.)) y diversas ranas y sapos (*Bufo bufo* (L.), *Alytes obstetricans* (Laurenti), *Rana temporaria* (L.)) tienen preferencia por enclaves muy húmedos y es común hallarlos en Aralar en los rellenos de hojarasca y restos vegetales de las bocas, a veces en oscuridad total.

Las aves y mamíferos que frecuentan las cuevas de Aralar lo hacen sólo parte del día (para descansar o dormir), estacionalmente (para hibernar), o bien para nidificar o reproducirse al abrigo de sus enemigos; en todos los casos se alimentan en el exterior.

En la boca de algunas cuevas han sido hallados nidos de Strigiformes y Passeriformes, habiéndose identificado ejemplares de lechuza *Tyto alba* (Scop.) y cárabo *Strix aluco*. La chova *Pyrhocorax pyrrhocorax* (L.) es por el contrario muy cavernícola y su lugar preferido para nidificar son las paredes interiores de las simas, incluso en zona oscura. Particularmente es abundante en las partes altas del Jurásico Central de Aralar (macizo de Ganbo). Algunas de las cavidades elegidas por las chovas para anidar poseen neveros (acumulaciones de nieve) permanentes.

Diversos micromamíferos (insectívoros y pequeños roedores, como: *Sorex*, *Crocidura*, *Glyx*, *Pitymys*, *Apodemus*, *Arvicola*) frecuentan las bocas en karst forestado. Entre los carnívoros hemos encontrado el caso de zorros y tejones que tenían su madriguera en la zona de entrada. Muchas cuevas de Aralar han servido de habitación a especies extintas de oso de las cavernas (*Ursus spelaeus*, *Ursus deningeri*) y al oso pardo actual (*Ursus arctos*), que debió ser relativamente abundante hasta hace un siglo. Los osos se refugian en cuevas para dormir o hibernar y el interés en señalarlo reside en que los residuos de su alimentación, sus cadáveres y sus restos, pueden ser utilizados por muchos invertebrados y constituyen un aporte energético para los cavernícolas, similar al de quirópteros o anuros.

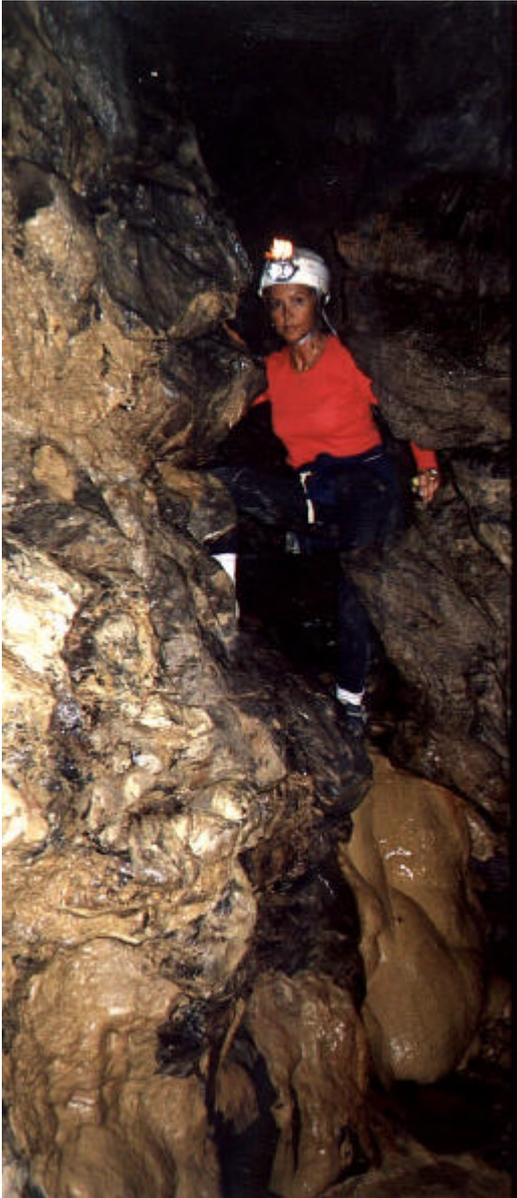
Los quirópteros pueden penetrar profundamente en las cuevas. Los vespertiliónidos son generalmente invernantes. Los hallazgos en cueva de *Barbastella barbastellus* (Schreber) y varias especies de *Myotis* han sido escasos, mientras que las dos especies de orejudo (*Plecotus*) son frecuentes. *P. auritus* (Linnaeus) tiene preferencias por cavidades más frías que las elegidas por *P. austriacus* (Fisher). Las especies más cavernícolas, más frecuentes y abundantes, y que se reproducen en las cuevas y están presentes todo el año, son del género *Rhinolophus*. Han sido halladas tres especies: *R. ferrumequinum* (Schreber), *R. hipposideros* (Bechstein) y *R. euryale* Blasius. Los *Rhinolophus* son a su vez -entre los quirópteros europeos- los que poseen un sistema de ecolocación más desarrollado.

FAUNA TROGLOFILA.

Los troglófilos pueden completar todo su ciclo de vida en el ambiente intermedio de las cuevas y su distribución suele estar condicionada por la disponibilidad de alimento, siendo por consiguiente escasos en la zona profunda de macrocavernas y mucho más frecuentes en galerías amplias cerca de las entradas. Habitualmente predan sobre troglóxenos o utilizan restos orgánicos procedentes del exterior. Normalmente faltan en ambientes oligotróficos y su troglomorfo es mucho menos acentuado que en los troglobios, existiendo formas oculadas y pigmentadas.

Son conocidas 50 especies de invertebrados troglófilos de cuevas de Aralar, no existiendo vertebrados en esta categoría. Estos incluyen:

Planarias como *Crenobia alpina* (Dana); diez especies de gasterópodos de los géneros *Oxychillus* y *Retinella* (Zonitidae), *Cochlostoma* (Cyclophoridae), y *Cecilioides* (Ferussacidae); cuatro especies de opiliones *Peltonychia* (Travuniidae), *Ischyropsalis* (Ischyropsalidae) y *Nemastoma* (Nemastomatidae); seis especies de araneidos *Tegenaria* y *Chorizomma* (Agelenidae), *Meta* (Argiopidae), y *Troglohyphantes* (Linyphiidae); dos



especies de ostrácodos *Candona* y *Cypria* (Cypridae); tres especies de copépodos *Megacyclops* y *Acanthocyclops* (Canthocamptidae); dos especies de quilópodos *Lithobius* (Lithobiidae); muy diversos colémbolos en los géneros *Onychiurus* y *Tullbergia* (Onychiuridae), *Protachorutes* (Hypogastruridae), *Folsomia*, *Isotoma* e *Isotomiella* (Isotomidae), *Tomocerus* (Entomobryidae) y *Neelus* (Sminthuridae); dipluros *Campodea* (Campodeidae); coleópteros carábidos (*Nebria*, *Trechus*, *Haptoderus*, *Ceuthosphodrus*) y pseláfidos (*Linderia*).

Información más detallada sobre las especies troglófilas de Aralar puede consultarse en JORDANA & BERUETE (1983), BERUETE et al. (1994) y GALAN (1993, 1999). Algunas de las especies (p.ej. *Haptoderus aralarensis* Mateu) han sido descritas precisamente de cuevas de Aralar. Otras especies de Aralar tienen emparentamiento faunístico sólo con troglófilos del Norte de Navarra y País Vasco francés (p.ej. *Nebria lafresnayei* Serv.).



FAUNA TROGLOBIA.

La fauna troglobia hasta ahora identificada de cuevas de Aralar comprende 52 especies (ver listado en cuadro 5 anexo). Existen algunas especies troglobias adicionales (de isópodos y diplópodos) en proceso de identificación (no incluidos en el listado). Los troglobios, como hemos dicho, habitan en el ambiente profundo (deep cave environment) de cuevas y mesocavernas, y poseen un acentuado troglomorfo.

Generalmente estas especies carecen de ojos, poseen cuerpo y apéndices elongados, tegumentos adelgazados y depigmentados, enorme desarrollo de órganos quimiorreceptores y táctiles, muy baja tasa metabólica, estrategia reproductiva de la K (pocos descendientes, largo desarrollo embrionario, gran longevidad) y otras singularidades fisiológicas y etológicas. Muchos caracteres troglomorfos han sido adquiridos por procesos alométricos y heterocrónicos, especialmente paedomorfosis y neotenia (retardo del desarrollo somático de modo que cuando la capacidad reproductiva es alcanzada el organismo adulto aún retiene en esos caracteres la morfología de una fase juvenil). Tales caracteres son considerados ventajas adaptativas en relación con la aptitud para desenvolverse en un medio oligotrófico, severo y adverso.

Sinopsis fauna troglobia cuevas de Aralar.

Fuente: GALAN (1993, 1999).

TURBELLARIA. TRICLADIDA. Planariidae.
Crenobia anophthalma (Mrazek)

ANNELIDA. OLIGOCHAETA. Haplotaxidae.
Haplotaxis navarrensis Delay.

ANNELIDA. HIRUDINEA. Herpobdellidae.
Herpobdella sp.

MOLLUSCA. GASTROPODA. Ellobiidae.
Zospeum bellesi Gittenberger.
Zospeum suarezi Gittenberger.

ARACHNIDA. PSEUDOSCORPIONIDA. Neobisiidae.
Neobisium (*Blothrus*) *breuili* Bolívar.
Neobisium (*Blothrus*) *nonidez* Bolívar.
Neobisium (*Blothrus*) *vasconicum* Nonidez.

OPILIONES. Travuniidae.
Peltonychia navarica Simon.
Ischyropsalidae.
Ischyropsalis dispar Simon.
Ischyropsalis magdalenae Simon.
Ischyropsalis espagnoli Dresco.

ARANEIDA. Erigonidae.
Baniargus cupidon Simon.
Linyphidae.
Centromerus microps Simon.
Leptyphantus cavicola Simon.

CRUSTACEA. COPEPODA. HARPACTICOIDA. Canthocamptidae.
Bryocamptus pyrenaicus Chappuis.
Bryocamptus zschokkei (Schmeil).

SYNCARIDA. BATHYNELLACEA. Bathynellidae.
Bathynella cf. *natans* Vejdovsky.
Parabathynellidae.
Iberobathynella fagei Delamare & Angelier.

ISOPODA. Stenasellidae.
Stenasellus breuili Racovitza.
Stenasellus virei Dolfus.
Asellidae.
Proasellus gr. *spelaeus* Henry & Magniez.
Trichoniscidae.
Triconiscoides cavernicola Buddle-Lund.
Triconiscoides pseudomixtus Arcangeli.

CRUSTACEA. AMPHIPODA. Hadziidae.
Pseudoniphargus unisexualis Stock.
Pseudoniphargus vasconiensis Notenboom.

DIPLOPODA. Vandelemidae.
Vandeleuma hispanica Ceuca.
Iulidae.
Mesoiulus cavernarum Verhoeff.
Mesoiulus henroti Mauries.

CHILOPODA. Lithobiidae.
Lithobius navarricus Matis.
Lithobius melanops Newport.
Lithobius sp.

COLLEMBOLA. Onychiuridae.
Onychiurus boneti Gisin.
Onychiurus akelaris Jordana & Beruete.
Onychiurus aranzadii Jordana & Beruete.
Hypogastruridae.
Typhlogastrura mendizabali (Bonet).
Entomobryidae.
Pseudosinella antennata Bonet.
Pseudosinella subinflata Gisin & Da Gama.
Pseudosinella suboculata Bonet.
Pseudosinella subterranea Bonet.
Sminthuridae.
Arrhopalites boneti Stach.

DIPLURA. Campodeidae.
Litocampa espagnoli Condé.

COLEOPTERA. Carabidae. Pterostichinae.
Haptoderus aralarensis Mateu.
Ceuthosphodrus navaricus hispanus Jeanne.
Trogloorites breuili Jeannel.

Leiodidae. Leptodirinae.
Euryspeonomus breuili Jeannel.
Euryspeonomus ciauurrizi ciauurrizi Bolívar.
Euryspeonomus ciauurrizi igaratzai Español.
Josettekia angelinae Bellés & Deliot.

Pselaphidae.
Prionobythus bolivari Jeannel.

TOTAL ARALAR = 220 especies cavernícolas.
52 taxa troglobios de ARALAR.
44 especies ENDEMICAS del País Vasco.
14 ENDEMISMOS exclusivos de Aralar.

Puede verse que algunos de los géneros con especies troglobias pueden incluir formas troglófilas. En tales casos el troglomorfo es mucho más acentuado en los troglobios. Puede ilustrar esto el siguiente ejemplo: los opiliones Travuniidae del género *Peltonychia* pertenecen a un grupo antiguo derivado de una fauna de tipo tropical que pobló el continente europeo a comienzos del Terciario. Las dos especies citadas (una troglófila y otra troglobia) son de pequeño tamaño (2 mm) y taxonómicamente muy próximas. Su color oscila desde tonos amarillentos en *P.clavigera* hasta una depigmentación casi total en *P.navarica*. Igualmente la reducción y atrofia ocular es mucho más acentuada en *P.navarica*. Mientras *P.clavigera* ha sido encontrada en cuevas y biotopos epígeos húmedos, *P.navarica* habita sólo en el ambiente profundo de las cuevas.

La distribución de los troglobios en el karst está comandada por diversos factores, entre ellos, la configuración del ambiente profundo (con zonas más o menos extensas de mesocavernas), la llegada de aportes hídricos (aguas de infiltración) que suministren recursos tróficos y la existencia de biotopos adecuados para los requerimientos de las especies.

El biotopo de los troglobios terrestres en macrocavernas suele poseer depósitos estalagmíticos (= espeleotemas) y arcillosos, con frecuentes películas de agua que deslizan sobre las superficies de roca y las



coladas. En la interfase arcillosa existente entre espeleotema y roca, o bien en microcavidades del suelo arcilloso, los troglobios excavan galerías y cámaras que utilizan para su descanso y reproducción. En este conjunto de pequeños refugios, o en estrecho contacto con el sustrato, los troglobios pasan la mayor parte de su existencia. Desde ellos salen a explorar en busca de alimento a la superficie de las macrogalerías, donde se concentran sobre cebos naturales como restos orgánicos aportados por las crecidas o troglóxenos que accidentalmente han llegado hasta ese lugar. El agua de infiltración y la arcilla poseen a su vez una microfauna y materiales orgánicos que utilizan muchos troglobios. El biotopo óptimo de los troglobios está en consecuencia condicionado por tres factores: alta humedad, fuentes de alimento próximas, y lugares adecuados para la reproducción y el descanso.

La fauna acuática (= stygobios) normalmente rehuye las aguas corrientes de los ríos subterráneos caudalosos. Su biotopo son las pequeñas láminas de agua, los gours, charcas y pequeños lagos subterráneos,

sobre todo si poseen sedimentos arcillosos. Los gourls y estanques son alimentados por pequeños caudales de flujo laminar. Las crecidas subterráneas suelen inundar diversas partes de las cuevas y ponen en comunicación unos cuerpos de agua con otros, aportando a la vez arcilla. La presencia de depósitos estalagmíticos, arcilla y agua es también fundamental para los stygobios. En el material poroso estalagmítico de los gourls vive una microfauna acuática poco investigada que suele servir de alimento a especies stygobias mayores, como anfípodos e isópodos acuáticos. Por otro lado, ya hemos dicho que muchos troglobios, terrestres y acuáticos, son verdaderas formas anfibia.



FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA CAVERNICOLA.

La producción primaria en las cavernas es muy reducida. Al faltar la luz solar y las plantas verdes, se restringe a la actividad quimiosintética autótrofa de algunos microorganismos de la arcilla (Ferrobacteriales, Thiobacteriales y bacterias nitrificantes). Estos grupos de bacterias autótrofas son capaces de producir materia orgánica nueva a partir de la oxidación de compuestos inorgánicos, en ausencia de luz; además sintetizan vitaminas y oligoelementos. Existen además poblaciones de bacterias heterótrofas y actinomycetes, procedentes de superficie, que son capaces de metabolizar la materia orgánica. Las poblaciones de bacterias sirven de alimento a numerosos organismos.

Por otro lado, considerables cantidades de restos vegetales y materia orgánica, procedente del suelo superior, ingresa por gravedad o por arrastre de las aguas de infiltración a través de la red de diaclasas, bocas de simas y sumideros.

Un tercer bloque de elementos nutritivos es el constituido por los organismos vivos que ingresan a las cuevas, sus cadáveres y sus restos. El conjunto de la fauna troglóxena y muchos troglófilos pueden servir de alimento a troglobios omnívoros y depredadores. Puede decirse que los troglobios no podrían existir sin la presencia de las otras categorías de animales que integran la red trófica de las cuevas.

Las poblaciones de bacterias quimioautótrofas constituyen la base de esta red. Los protozoos (amoebinos, ciliados y flagelados) se alimentan de bacterias, de diminutas partículas orgánicas, o de otros protozoos; muy

diversos metazoos se alimentan de bacterias y unicelulares, como los nauplius de copépodos ciclopoideos y harpacticoideos o coleópteros Leiodidae Leptodirinae (= Bathysciinae). Puede decirse que los protozoos constituyen un nivel trófico superpuesto al bacterial.

La arcilla de las cuevas contiene bacterias, protozoos y compuestos orgánicos formados por los anteriores. Los invertebrados limívoros se alimentan de esta arcilla; muchas formas cavernícolas de oligoquetos, nemátodos y moluscos son exclusivamente limívoros. Muchos otros cavernícolas son limívoros en sus primeros estados de desarrollo (anfípodos, isópodos) o recurren a la geofagia para completar su dieta. Incluso las formas habitualmente consideradas carnívoras, consumen arcilla en alguna fase de su existencia.

La materia orgánica y la microfauna de la arcilla constituyen el alimento de troglobios limívoros, micrófagos y detritívoros, los cuales a su vez sirven de alimento a formas carnívoras. Los animales vivos, sus cadáveres y sus restos (incluyendo también el guano) son utilizados por otros animales.



La macrofauna de invertebrados troglóxenos incluye algunos carnívoros (arañeidos, opiliones), pero en general este grupo sirve de alimento a troglófilos y troglobios depredadores. Muchos gasterópodos troglóxenos se alimentan de hojas muertas, mientras que los *Oxychillus* utilizan detritos de artrópodos e incluso predan sobre lepidópteros vivos de la asociación parietal. Los opiliones *Ischyropsalis* consumen moluscos y tricópteros. Los carábidos troglobios capturan imagos y larvas de coleópteros Leptodirinae, colémbolos, diplópodos y dípteros. Los Lepto-dirinae son detritívoros polífagos. Los pseudoescorpiones *Neobisium* son activos depredadores de insectos y ácaros. Los *Pseudoniphargus* son detritívoros y carnívoros a la vez, utilizando restos vegetales y animales e ingiriendo arcilla en sus primeros estadios. Entre los cavernícolas a menudo es imposible clasificar a un animal como xylófago, saprófago, coprófago o necrófago, ya que pueden utilizar restos orgánicos muy diversos, por lo cual el término “detritívoro” es ampliamente utilizado.

En el ecosistema cavernícola puede decirse que hay dos ciclos superpuestos: uno con origen en fuentes endógenas, constituidas por bacterias, y otro con origen en fuentes exógenas, aportadas desde superficie. El primero es cualitativamente importante, particularmente porque aporta oligoelementos y vitaminas que los troglobios no pueden sintetizar ni obtener de las plantas verdes. El segundo es cuantitativamente mucho

más importante e incluye el aporte de materia orgánica, restos vegetales y una numerosa fauna troglóxena.

En el interior del sistema existen varios niveles de detritívoros y consumidores, tanto acuáticos como terrestres, existiendo múltiples interacciones entre la micro y la macrofauna. Hay además una deriva continua de organismos y materiales desde los biotopos terrestres hacia la comunidad acuática (los anfípodos p.ej.

incluyen en su alimento muy diversos artrópodos terrestres que caen en los pequeños cuerpos de agua).

La biocenosis cavernícola corresponde a la articulación de diferentes synusia. Las aguas de infiltración constituyen el principal agente de transporte o transferencia, seguido del desplazamiento de los animales y de la acción de la gravedad. El drenaje subterráneo, que comanda el proceso de karstificación, es también en gran parte responsable de la distribución de los recursos, y por tanto de los organismos, en el endokarst.

BIOGEOGRAFIA Y ENDEMISMO.

En GALAN (1993) definimos una región biogeográfica vasca (para la fauna cavernícola), algo diferente de la propuesta por BELLES (1987) para la península ibérica. El núcleo central de esta región comprende el territorio de Gipuzkoa, el N de Bizkaia, SW de Laburdi (Labourd, país vasco francés) y NW de Navarra (desde Aralar-Leiza hasta la cuenca del Bidasoa y del Ugarana). En sentido amplio los límites de la región se extienden desde Zuberoa (país vasco francés) hasta el E de Cantabria y por el sur comprende también la franja N de Alava.

La Sierra de Aralar (Gipuzkoa - Navarra) es parte de esta región biogeográfica vasca, la cual contiene más de 15 géneros y 150 especies de troglobios endémicos de la región (GALAN, 1993, 1999). Lo más llamativo de esta fauna es que corresponde a grupos taxonómicos con distribuciones sur-europeas, que se extienden hasta esta región, pero que no penetran en el resto de la península ibérica. Esta fauna difiere también de la del macizo Asturiano y Pirineos españoles (es decir, de las llamadas fauna "cantábrica" y "pirenaica" en la literatura bioespeleológica peninsular) y comparte muchos géneros con la fauna de la zona nor-pirenaica francesa. Las mayores afinidades de esta fauna corresponden a karst alineados en sentido E-W por el Sur de Europa, desde la región vasca y nor-pirenaica francesa, S de Francia, N de Italia, hasta Yugoslavia y los Balcanes.



A nivel específico, un alto porcentaje de las formas troglobias de la región vasca, en torno al 80%, son endémicas, nativas y propias del territorio, faltando en otras regiones del mundo. Predomina en consecuencia un tipo de distribución vasca, o en ocasiones vasco-europea. En el caso de géneros de amplia distribución, en la región se han diferenciado especies y subespecies propias; en otras ocasiones la mayor diversidad de formas se presenta precisamente en la región vasca. Ello permite concluir que esta región biogeográfica, de la cual es parte la Sierra de Aralar, ha sido un activo centro de especiación y diversificación. El karst de Aralar reúne él sólo a 14 especies troglobias endémicas de este macizo e incluye a otras 30 especies troglobias que son endemismos vascos.

El término endémico designa a las especies autóctonas, nativas de una particular región geográfica, y restringidas a ella (LINCOLN et al., 1982). Cuanto menor es el área geográfica considerada, mayor importancia reviste la presencia de especies endémicas, ya que la diversidad biológica es comparativamente más alta; como las especies endémicas sólo existen en el mundo en esas áreas particulares, la contribución de una región a la biodiversidad mundial es más elevada cuanto mayor sea la presencia en ella de especies endémicas. Por ello puede afirmarse que la fauna troglobia de Aralar constituye, junto a la fauna de otros macizos cercanos, la mayor contribución zoológica del País Vasco a la biodiversidad mundial. Y posee además un gran interés por la información taxonómica y biogeográfica que aporta.

La mayoría de las especies troglobias de Aralar son relictos biogeográficos y/o filogenéticos, en muchos

casos auténticos “fósiles vivos”, procedentes de linajes de invertebrados que poblaron Europa durante el Terciario, cuando existían en la región climas tropicales y subtropicales. Los linajes de algunos grupos pueden incluso remontarse a períodos geológicos anteriores, como ha sido propuesto para la línea Podocampoide (que incluye a dipluros *Litocampa*), la cual parece diferenciarse a finales del Cretácico (SENDRA, 2003). El linaje de algunos isópodos de origen marino antiguo (como *Stenasellus* y *Proasellus*) puede remontarse al Jurásico-Cretácico (MAGNIEZ, 1978). Los batineláceos *Iberobathynella* representan relictos extremadamente antiguos de una fauna de agua dulce del Carbonífero (NICHOLS, 1948; CHAPPUIS, 1956). Adicionalmente hay formas más recientes de relictos glaciales, de origen nivícola, datantes de alguno de los episodios fríos del Pleistoceno, como lo ejemplifican los géneros de carábidos *Haptoderus* y *Troglorites*. El pseláfido *Prionobythus bolivari* Jeannel, es el único representante de su género, conocido exclusivamente de cavidades en el sinclinal central de Aralar; su historia natural indica que procede de bosques de alta montaña bajo clima subtropical, probablemente de un linaje Plioceno (JEANNEL & LELEUP, 1952; JEANNEL, 1965). Estos ejemplos muestran que el valor de los troglobios como indicadores paleo y biogeográficos es considerablemente elevado.

EVOLUCION DE LA FAUNA TROGLOBIA DE ARALAR.

En la región donde hoy se encuentra Aralar reinaron condiciones de tipo tropical durante el Mesozoico y el Terciario temprano, estando bien documentadas hasta el Eoceno, momento en el cual la temperatura media



era 12°C más elevada que la actual. A partir del Oligoceno hay un enfriamiento progresivo, con climas subtropicales, que alcanzan el Plioceno temprano. En el Plioceno final las condiciones son parecidas a las actuales.

El enfriamiento se acentúa durante las fases glaciales Plio-Pleistocenas entre 2,5 millones de años y 10 mil años antes del presente, fecha en que finaliza la última gran glaciación (Würm). En ese lapso existieron algo más de 20 épocas de hielo (glaciaciones) separadas por otros tantos interglaciares templados (con temperaturas similares a las del presente). Durante los episodios fríos la temperatura media llegó a ser 8°C más baja que la actual.

Los troglobios de Aralar tienen distintas procedencias. En su mayoría los troglobios terrestres son relictos higrofilos de faunas de tipo cálido que poblaron Europa durante el Terciario. La mayoría de los stygobios deriva en cambio de grupos primariamente marinos, no extendidos a las aguas dulces superficiales, sino limitados a las aguas subterráneas europeas. Ellos deben haber procedido a colonizar el karst en varias fases a partir del intersticial litoral y de medios transicionales como el hyporheico (intersticial de los valles). Existe por último ejemplos de fauna de origen nivícola, procedentes de episodios fríos Pleistocenos. La alternancia de glaciaciones, con extensión de suelos helados y condiciones de tundra, es responsable de la eliminación de troglófilos -repetidas veces- y de la acumulación de troglobios en la zona profunda del karst, datantes éstos de distintas épocas y diferentes linajes (GALAN, 1999, 2002). Por último existen especies de linajes recientes que

están actualmente colonizando activamente el karst (p.ej. el caso de opiliones *Ischyropsalis*).

Así, las cavernas de Aralar han sido colonizadas por diversas oleadas de organismos, de distinta procedencia, que se han aventurado en el karst por razones a veces diametralmente opuestas. En su adaptación al ambiente profundo y en el transcurso de su evolución troglobia han adquirido las especializaciones necesarias para desenvolverse en el adverso ambiente profundo, de condiciones extremas desde su inicio.

Para la fauna acuática el proceso se inicia cuando los ancestros de estos linajes poblaban las cálidas aguas de los mares mesozoicos. Durante el rifting pirenaico la región vasca poseía otra configuración, estaba más cerca del Ecuador y los climas en Europa eran tropicales. Un brazo de mar se extendía entre el proto-Atlántico y el mar de Tethys, y mares epicontinentales cubrían la región. Los ancestros de muchas formas stygobias comenzaron su adaptación a la vida hipógea en ambientes creviculars e intersticiales marinos (fauna thalasso-stygobia). Los ancestros de los troglobios terrestres debían poblar las tierras emergidas e islas próximas, de configuración cambiante.

La afinidad europea de la fauna cavernícola vasca y las grandes diferencias de sus conjuntos faunísticos con los de la península ibérica probablemente son iniciados por la localización de la sedimentación cretácica sobre la placa Europea. La región biogeográfica vasca estuvo situada en un margen continental de polaridad sur (es decir, europeo), probablemente un segmento del margen armoricano o un macizo vasco septentrional (macizo de Bizkaia, plateau de las Landas), o incluso algunas islas que pueden haber existido en las áreas ocupadas por los macizos paleozoicos vascos. La convergencia de placas durante el Paleoceno produce la



retirada progresiva de los mares e inicia la emersión del territorio. Las áreas de sedimentación se trasladan progresivamente hacia el sur. Para el Eoceno, hace 40 millones de años, la orogénesis pirenaica hace emerger casi la entera totalidad del País Vasco. En el Golfo de Bizkaia progresa la subducción de corteza oceánica bajo el margen nor-ibérico mientras que hacia el E se va elevando la cadena de colisión de los Pirineos, produciéndose la soldadura de la placa semi-independiente de Iberia con la de Europa y generándose la estructura del Arco Plegado Vasco (BOILLOT & MALOD,

1988; DUVERNOIS et al., 1972; FLOQUET & MATHEY, 1984; MEGIAS, 1988). Para el Oligoceno queda aún un extenso brazo de agua en conexión con el proto-Mediterráneo en la parte sur de Navarra y Alava; esta extensa cuenca se torna lacustre y comienza a rellenarse con sedimentos continentales.

La fauna ancestral de los troglobios terrestres provino de las zonas emergidas del NE, es decir, del continente Europeo, ya que al sur extensas masas de agua lo aislaban de los macizos ibéricos (además, desprovistos de calizas). Estas primeras oleadas que colonizan el karst son faunas cálidas, de tipo tropical. Los primeros stygobios que se instalan en los macizos calcáreos vascos deben proceder de formas thalasso-stygobias atlánticas. A partir del Oligoceno pueden también proceder de la cuenca del Ebro, en conexión con el proto-Mediterráneo.

El clima fue experimentando un progresivo enfriamiento a la vez que la cadena montañosa sigue elevándose. Para el Plioceno temprano el clima era aún 4-5°C más cálido que hoy. El paso de formas ancestrales hacia el medio cavernícola cubre un extenso período de tiempo, y puede contener sucesivas oleadas de organismos de diversa antigüedad. En algunos casos la evolución troglobia pudo producirse desde fechas tempranas; en otros tal vez involucre el paso por medios transicionales y sea más cercana al presente. Los caracteres troglomorfs pueden haber sido adquiridos en distintos momentos, algunos como preadaptaciones en habitats transicionales y otros rápidamente, como en los casos de neotenia. Otras oleadas posteriores pueden implicar a formas nivícolas así como a formas higrofílicas interglaciares, incluyendo la oleada Holocena actual.

Ha sido indicado que la colonización del karst de Aralar no incluye sólo el relieve que observamos en la actualidad. Esta pudo iniciarse sobre una cobertura calcárea más extensa, hoy desaparecida por erosión y denudación de superficie. La fauna troglobia siguió en el macizo acompañando el progresivo hundimiento del drenaje subterráneo hacia los nuevos niveles de base que iban siendo creados.

Aunque el ambiente subterráneo es relativamente estable y conservador, en él también opera la selección natural y la competencia. La biocenosis cavernícola integra distintas categorías de animales y posee numerosas relaciones con ecosistemas limítrofes. Por ello, deben haberse producido (repetidas veces) fenómenos de competencia entre antiguos cavernícolas y nuevos cavernícolas, o entre especies de similares preferencias ecológicas de las distintas oleadas colonizadoras. La fauna troglobia actual es el resultado de un largo proceso, evolutivo y adaptativo, en el transcurso del cual deben haberse producido numerosas vicisitudes históricas. Las distribuciones biogeográficas disyuntas de algunas especies o distribuciones irregulares de otras dentro del karst de Aralar, pueden tener su mejor explicación en el éxito colonizador de una especie en un macizo o zona, pero no en otra, o en la extinción local e irregular (como producto de predación o competencia) de poblaciones que ocupaban áreas más extensas que las actuales.

El avance de la karstificación en el territorio (en la región vasca en general y en Aralar en particular), ha generado la fragmentación y subdivisión del karst en diferentes unidades, irregularmente intercomunicadas. La escasa dimensión de las poblaciones fundadoras, unido al progresivo aislamiento genético de unas poblaciones con respecto a otras, ha propiciado el desarrollo de numerosos fenómenos de microevolución, con la consiguiente aparición de neoespecies endémicas y una alta diversidad faunística (GALAN, 1993).



PROTECCION DE LA FAUNA TROGLOBIA DE ARALAR.

El término "Especies en peligro" designa a todas aquellas especies en situación de amenaza, bajo riesgo de extinción, básicamente por acciones antrópicas. Los troglobios de Aralar son especies en peligro de extinción.

Las especies troglobias poseen en general un muy bajo tamaño poblacional (de 2 ó 3 órdenes de magnitud inferiores a los de especies epígeas cercanas). Muchas de sus poblaciones abarcan apenas unos pocos miles de individuos, para el total de la especie. Su densidad poblacional es extraordinariamente baja. Por otro lado, aunque son capaces de lidiar con condiciones extremas de diferente tipo y son resistentes a muchas sustancias contaminantes, sus ciclos de vida son muy frágiles. A ello contribuye su pausado ciclo reproductor, con muy pocos descendientes, largo desarrollo embrionario, bajo metabolismo y actividad interna reducida. Puede decirse que la muy baja capacidad de reproducción de los troglobios tiene por resultado una fragilidad extrema de sus poblaciones. Estas, a la vez, son altamente sensibles ante pequeñas variaciones en los parámetros medio-ambientales. La vulnerabilidad de los ecosistemas subterráneos depende no sólo de su reducida capacidad para resistir y absorber los disturbios y cambios, sino, sobre todo, de su baja resiliencia, es decir, de la baja capacidad del sistema para retornar a su estado inicial después de que el disturbio ha cesado (TERCAFS, 1988).

El endokarst habitado por los troglobios constituye un acuífero permeable por fisuración. Las aguas de infiltración transmiten al interior del karst sustancias y materiales desde la superficie. Por tanto, los cambios externos en suelos, vegetación, y la contaminación orgánica o química (incluyendo el uso de insecticidas,

pesticidas y fertilizantes), tienen por consecuencia el paso de muy diversas sustancias hacia los biotopos utilizados por los troglobios. Las principales amenazas para los troglobios residen básicamente en cambios que afectan a la superficie y por ende a los drenajes subterráneos. Por ello, la protección de cuevas individuales tiene escaso sentido si no se protege el habitat subterráneo en su integridad. Desde la Sociedad de Ciencias Aranzadi, en los últimos años, estamos abordando el estudio de la situación de amenaza y protección de las especies troglobias endémicas de la región.

Estos estudios se iniciaron a partir de la constatación, a lo largo de la última década, de una alarmante rarefacción de las poblaciones troglobias en las cuevas de la región. Los datos obtenidos con empleo de cebos atrayentes están mostrando que la declinación numérica de las poblaciones troglobias es, en general, muy desigual y avanzada. En muchos casos la declinación alcanza valores que son de entre 1/10 á 1/4 de la



abundancia numérica existente en los años 1960-1970. Es incluso probable que algunas especies hayan resultado extintas, ya que no se han vuelto a encontrar. De todas formas falta investigación adicional para entender cómo actúan los factores de amenaza, qué grupos zoológicos son más sensibles, cómo y por qué razones, y de qué modo puede desarrollarse una eficaz estrategia de conservación y recuperación.

En otros países, en forma creciente, las especies troglobias están siendo incluidas en los listados de especies amenazadas, dotándolas de planes elaborados de protección, investigación y manejo del karst. En USA p.ej. hay 72 especies troglobias protegidas y el sistema de Parques Nacionales, que abarca diversas áreas kársticas, extiende su protección y beneficios a mayor número de cavernícolas (ELLIOT, 1994). En el país los pasos dados son sólo incipientes, especialmente porque el interés que reviste esta fauna ha pasado desapercibido para los organismos encargados de proteger el medio ambiente. Algunas figuras jurídicas, como la declaratoria del Parque natural de Aralar, son engañosas, ya que permiten infinidad de usos humanos considerados tradicionales, sin proteger efectivamente el karst y su fauna. Sin embargo, las afecciones nuevas sobre las zonas altas de Aralar pueden tener efectos devastadores sobre las poblaciones troglobias.

Las investigaciones en curso están permitiendo definir el status actual de las poblaciones de las distintas especies. También, de modo preliminar, hemos constatado en Aralar y en otros karsts guipuzkoanos, que las mayores amenazas parecen residir en: la siltación del habitat hipógeo (por ingreso anormal de arcillas del

suelo superior); pérdida de nutrientes por deforestación y reducción de troglóxenos (por prácticas agroforestales); enriquecimiento anormal de bacterias heterótrofas alóctonas (que eliminan a las quimioautótrofas) asociada a siltación y polución orgánica (talas, efluentes agro-ganaderos); contaminación química de las aguas de infiltración por pesticidas, insecticidas y fertilizantes (de uso agro-ganadero); contaminación por hidrocarburos y metales pesados (por pistas, vehículos, parkings y motores).

La contaminación orgánica, sedimentológica y química debida a usos nuevos parece desempeñar un efecto mayor, sobre todo cuando se extiende a zonas altas del karst, que previamente desconocían estos impactos. Muchas de tales zonas han actuado históricamente como áreas de refugio y reserva para las especies troglobias, permitiendo la recolonización de áreas afectadas por impactos espaciados en el tiempo (GALAN, 2003). Pero la afección potencial que se cierne actualmente sobre estas áreas críticas de reserva, coloca a muchas especies bajo riesgo de extinción. Tal vez estemos asistiendo hoy a la extinción de especies incluso antes de haber sido descubiertas, porque -debemos recordar- lo conocido sobre la fauna troglobia de Aralar es sólo parcial.

No obstante, con los datos disponibles, es posible proteger desde ahora a la mayoría de las especies troglobias conocidas y a las áreas del karst de Aralar que concentran la mayor diversidad de troglobios (y sobre todo a aquellas especies que son endémicas) y de biotopos aptos para los mismos. Para ello bastaría un plan inteligentemente diseñado de crear algunos enclaves protegidos sobre unas pocas áreas críticas del karst.

La destrucción de la fauna troglobia seguirá avanzando si no se toman medidas eficaces de protección (y aún estamos a tiempo para tomarlas), y esto implicaría la pérdida de un valioso patrimonio biológico y genético, el cual representa probablemente la más alta contribución de la región vasca a la biodiversidad mundial.

Por último, las especies troglobias de Aralar encierran un alto valor científico, práctico y educacional, que podría ser objeto de creciente promoción y divulgación. Los vascos más antiguos son sin duda troglobios. Y ellos nos pueden decir mucho sobre el pasado de la región y la evolución de su fauna.

ILUSTRACIONES.

W. ELLIOT (pp 4, 9 der), Francisco ETXEBERRIA (pp 1, 7, 12, 15 iz), Carlos GALAN (2, 3, 5, 6, 9 iz, 11, 14, 15 der, 16, 18), Rafael ZUBIRÍA (pp 13, 17).

BIBLIOGRAFIA.

- AIME, G. 1981. La protection du karst en France. *8th Intern. Congr. Speleol.*, Georgia, Proc., 2: 580-581.
- BELLES, X. 1987. *Fauna cavernícola i intersticial de la península ibérica i les illes balears*. Cons.Sup.Inv.Cient., Ed.Moll., Mallorca, 207 p.
- BERUETE, E. 2000. Notas sobre los colémbolos cavernícolas de Urbasa, Andía y Lokiz. *Bol.SEDECK*, 1: 30-34.
- BERUETE, E.; J. ARBEA & R. JORDANA. 1994. Contribución al conocimiento de las especies de *Onychiurus* del Grupo *O.minutus* (Collembola, Onychiuridae). *Publ.Biol.Univ.Navarra, Serie Zoológica*, 24: 19-38.
- BOILLOT, G. & J. MALOD. 1988. The north and north-west spanish continental margin: a review. *Rev. Soc. Geol. España* 1: 295-316.
- BOTOSANEANU, L. & J. HOLSINGER. 1991. Some aspects concerning colonization of the subterranean realm - especially subterranean waters: a response to Rouch & Danielopol, 1987. *Stygologia*, 6: 11-39.
- CHAPPUIS, P. 1956. Sur certains reliques marines dans les eaux souterraines. *Première Congr. Internat. Spéléol.*, Paris, 3: 47-54.
- CHRISTIANSEN, K. 1985. Regressive evolution in Collembola. *NSS Bull.*, 47: 89-100.
- CULVER, D. 1982. *Cave life. Evolution and ecology*. Harvard Univ.Press. Cambridge.190 pp.
- CULVER, D. et al. 1990. Morphology of cave organisms - it is adaptive? *Mém.Biospéol.*, 17: 13-26.
- DUVERNOIS, C.; M. FLOQUET & B. HUMBEL. 1972. *La Sierra d'Aralar. Stratigraphie. Structure. Cartographie au 1/25.000*. 264 p. Tesis doctoral. Univ. Dijon. 2 Tomos. Mapa geológico 1:25.000.
- ELLIOT, W. 1994. Biodiversity and conservation of North American cave faunas: An overview. In: Mixon, B. (Ed). *Abstracts 1994 NSS Convention Program, National Speleological Society*, p.48.
- ESPAÑOL, F. et al. 1980. Contribución al conocimiento de la fauna cavernícola del País Vasco. *Kobie*, 10: 525-568.
- FLOQUET, M. & B. MATHEY. 1984. Evolution sédimentologique, paléogéographique et structurale des marges ibérique et européenne dans les régions basco-cantabrique et nord-ibérique au Crétacé moyen et supérieur. *Act. Lab. Sédim. Paléont. Univ. Sabatier*, 1: 129-136.
- FONG, D. 1988. Morphological evolution of the amphipod *Gammarus minus* in caves: quantitative genetic analysis. *Am.Midl.Nat.*, 121: 361-378.
- GADOROS, M. 1986. Cave radioactivity - theory and data. *Proc. 9º Congr.Internat.Speleol.*, Barcelona, 2: 88-90.
- GALAN, C. 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Cienc.Nat.)*, SCAranzadi, 45: 1-163 (Número

Monográfico).

- GALAN, C. 1993. Estudio de la fauna cavernícola de la Sierra de Aralar (Cavernicolous fauna from Aralar Mountains). *Gobierno de Navarra, Dpto. Obras Hidráulicas*, Pamplona, Inf. ind. 33 pp.
- GALAN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol.SVE*, 29: 2-38.
- GALAN, C. 1995. Nota preliminar sobre a biocenose cavernícola na Toca Sem Fim, Minas Gerais, Brasil. *O Carste*, GBPE, 7(4): 72-77.
- GALAN, C. 1996. Notas sobre la fauna cavernícola del norte de Bahía, Brasil. *Bol.SVE*, 30: 14-19.
- GALAN, C. 1999. Comparación entre la Fauna Cavernícola de regiones Templadas y Tropicales (con especial énfasis en la fauna de Navarra y fauna Neotropical): Un nuevo modelo sobre la Ecología y Evolución de los animales cavernícolas. *Gobierno de Navarra, Dpto. Obras Públicas*, Pamplona, Inf. ind. 25 pp.
- GALAN, C. 2002. Biodiversidad, cambio y evolución de la fauna cavernícola del País Vasco. *Gobierno Vasco, Dpto. Ord.Terr.y Med.Amb., Viceconsej.Ord.Terr.y Biodiversidad.*, Inf.ind., 45 pp y 20 Lám. + Pag web SCA.
- GALAN, C. 2003. Biodiversidad, cavernas amenazadas y especies troglobias en peligro. *Aranzadiana*, S.C.Aranzadi (Entrevista), 122: 147-152.
- GALAN, C. & F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución (Cave fauna: environment and evolution). *Bol.SVE*, 32: 13-43.
- GREENSLADE, P. 1983. Adversity selection and the habitat templet. *Amer.Naturalist*, 122: 352-365.
- HOWARTH, F. 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave-inhabitings arthropos. *Amer. Naturalist*, 142: 565-577.
- JEANNEL, R. 1965. La genése du peuplement des milieux souterrains. *Rev.Ecol.Biol.du sol*, 2(1): 1-22.
- JEANNEL, R. & N. LELEUP. 1952. L'évolution souterraine dans la région méditerranéenne et sur les montagnes du Kivu. *Notes Biospéol.*, 7.
- JORDANA, R. & E. BERUETE. 1983. Cavernicolous Collembola from karst caves in the west of Navarra (Spain). *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 56: 303-315.
- KANE, T. & D. CULVER. 1991. The evolution of troglóbites: Gammarus minus (Amphipoda: Gammaridae) as a case study. *Mém. Biospéol.*, 18: 3-14.
- LINCOLN, R.; G. BOXSHALL & P. CLARK. 1982. *A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge Univ. Press., 298 p.
- MAGNIEZ, G. 1978. Les Stenasellides de France (Crustacés Isopodes Asallotes souterrains): faune ancienne et peuplements récents. *Bull.Soc.Zool.France*, 103(3): 255-262.
- MARGALEF, R. 1976. Paralelismo entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Bol. Soc. Hist. Nat. Balear*, 21: 10-20.
- NICHOLS, A. 1948. Syncarida in relation to the interstitial habitat. *Nature*, London, 158.
- MEGIAS, A. 1988. La tectónica pirenaica en relación con la evolución alpina del margen noribérico. *Rev.Soc.Geol. España*, 1: 365-372.
- RACOVITZA, E. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch.Zool.exp. et gen. (Biospéologica I)*, 4è série, 6: 371-488.
- ROUCH, R. 1986. Sur l'écologie des eaux souterrains dans le karst. *Stygologia*, 2(4): 352-398.
- SBORDONI, V. 1980. Strategie adattative negli animali cavernicoli: uno studio di genetica de ecologia di popolazione. *Proc. Acad. Nat. Lincei*, 51: 61-100.
- SENDRA, A. 2003. Distribución y colonización de los Campodeidos cavernícolas en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Bol.SEDECK*, 4: 12-20.
- TERCAFS, R. 1988. Optimal management of karst sites with cave fauna protection. *Environ.Conserv.*, 15: 149-166.
- TORRES, J.; B. BELMAN & J. CHILDRENS. 1979. Oxygen consumption rates of midwater fishes as a function of depth of occurrence. *Deep-Sea Research*, 26: 185-197.
- VANDEL, A. 1965. *Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals*. Pergamon Press, Oxford, 524 p.
- WILKENS, H. 1987. Genetic analysis of evolutionary processes. *Int.Jour.Speol.*, 16(1-2): 33-57.