

## La extensión y los límites de la fauna en los hábitats subterráneos

ALBERTO SENDRA<sup>1,2</sup> & ANA SOFIA P.S. REBOLEIRA<sup>3,4</sup>

1. Departamento Ciencias de la Vida. Universidad de Alcalá. Alcalá de Henares. España.

2. Servei de Patrimoni Històric. Ajuntament de València. España.

3. Departamento de Biología & CESAM. Universidade de Aveiro. Aveiro. Portugal. sreboleira@ua.pt

4. Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología. Universidad de La Laguna. España.

\*Autor de correspondencia: alberto.sendra@uv.es

Recibido: 19-11-2014. Aceptado: 22-11-2014.

Publicado online 06-12-2014

ISSN: 0210-8984

### RESUMEN

Los ecosistemas subterráneos han sido, y aún continúan siendo, unos desconocidos. Esto es debido, en gran parte, a la incapacidad de poder alcanzar todos los micro, meso y macroespacios del subsuelo. Este desconocimiento de saber que ocurría más allá de la simple cavidad subterránea, único punto accesible de estos ecosistemas, fue aclarándose con el transcurso de los años, pero no en su totalidad. Diversos autores han evidenciado la importancia de hábitats subterráneos superficiales (MSS, epikarst, hiporreico, ...) para estos ecosistemas del subsuelo. Además, en los últimos años, el ser humano ha podido descender a los pozos y simas más profundos de la corteza terrestre y descubrir fauna. Sin embargo, la fauna subterránea adaptada que habita estos ecosistemas se halla en muchas ocasiones limitada, y estos límites pueden tener un carácter: ecológico, climatológico, temporal o, como no, geológico. La naturaleza geológica del subsuelo es determinante para la existencia de los propios espacios subterráneos y es en las rocas karstificables, donde estos espacios mejor están desarrollados. Pero, como hemos recientemente puesto de manifiesto, no a todas las cavidades kársticas llega la fauna, porque el confinamiento de los sistemas de génesis hipogénica limita su presencia. También son límites, el avance de los glaciares durante el Cuaternario o las regresiones y transgresiones marinas. Todos estos procesos temporales marcaron y marcan, en muchas ocasiones, la distribución de la fauna, en especial la más adaptada. El clima frío con suelos permanentemente helados, o el desértico, son un límite para la colonización de la fauna subterránea terrestre, que precisa de unas condiciones de elevada humedad o existencia de materia orgánica. Y, por último, existen límites ecológicos, pues la fauna subterránea adaptada es sustituida por elementos oportunistas y suele vivir al margen de las grandes acumulaciones de nutrientes (vg. guano, típico durante todo el año en cavidades tropicales). Tales elementos más versátiles, parecen ocupar, en los truncados

ecosistemas subterráneos —donde faltan productores y consumidores primarios— de cualquier región, alguno/s de los pocos nichos, en detrimento de las especies más modificadas (troglóbias o estigóbias). En definitiva, pese a la vasta extensión de los espacios subterráneos del subsuelo, la fauna está sujeta a unos límites que impiden su presencia.

**Palabras clave:** ecosistemas subterráneos, dispersión, colonización, límites, fauna, hábitats subterráneos superficiales, hábitats subterráneos profundos.

## SUMMARY

### The extension and limits of the fauna in the subterranean habitats

Subterranean ecosystems have been and still remain largely unknown. This is mainly due to inability to reach the micro, meso and macroscales of the subsurface. Several authors have shown the importance of the shallow subterranean habitats (such as the MSS, epikarst, hyporheic, ...) for the deep subsurface ecosystems. Also, recently, human beings have been able to descend to the deepest caves of the Earth and discovering fauna within it. However, the subterranean adapted fauna inhabiting these ecosystems is in many cases limited, and these limits can be: ecological, climatological, historical or geological. The geological nature of the subsurface is an essential feature for the existence of subterranean spaces themselves and it is in carbonated rocks where these areas are better developed. But as we have shown recently, not all karst caves enable fauna colonization, such as the hypogenetic systems. Limits have also been set by the advance of glaciers during the Quaternary or marine transgressions and regressions, that are temporary processes that marked the actual distribution of fauna, particularly the most suitable fauna. Cold weather with permanently frozen ground or desertification in hot weather impressed limits to the colonization of the subterranean fauna that requires high humidity conditions or existence of organic matter. Finally, there are ecological limits, usually subterranean adapted fauna which are used to living far from large accumulations of nutrients (e.g. guano, typical all year around in tropical caves) and replaced by opportunistic faunal elements. Troglophile fauna appear to occupy most subterranean ecosystems in any region in detriment of more modified species (troglóbiont or stygóbiont). In conclusion, despite the vast extension of the subterranean ecosystems, its fauna is subject to limits that prevent their presence.

**Key words:** subterranean ecosystems, dispersal, colonization, limits, subterranean fauna, shallow subterranean habitats, deep subsurface biosphere

## LÍMITES A LA FAUNA SUBTERRÁNEA

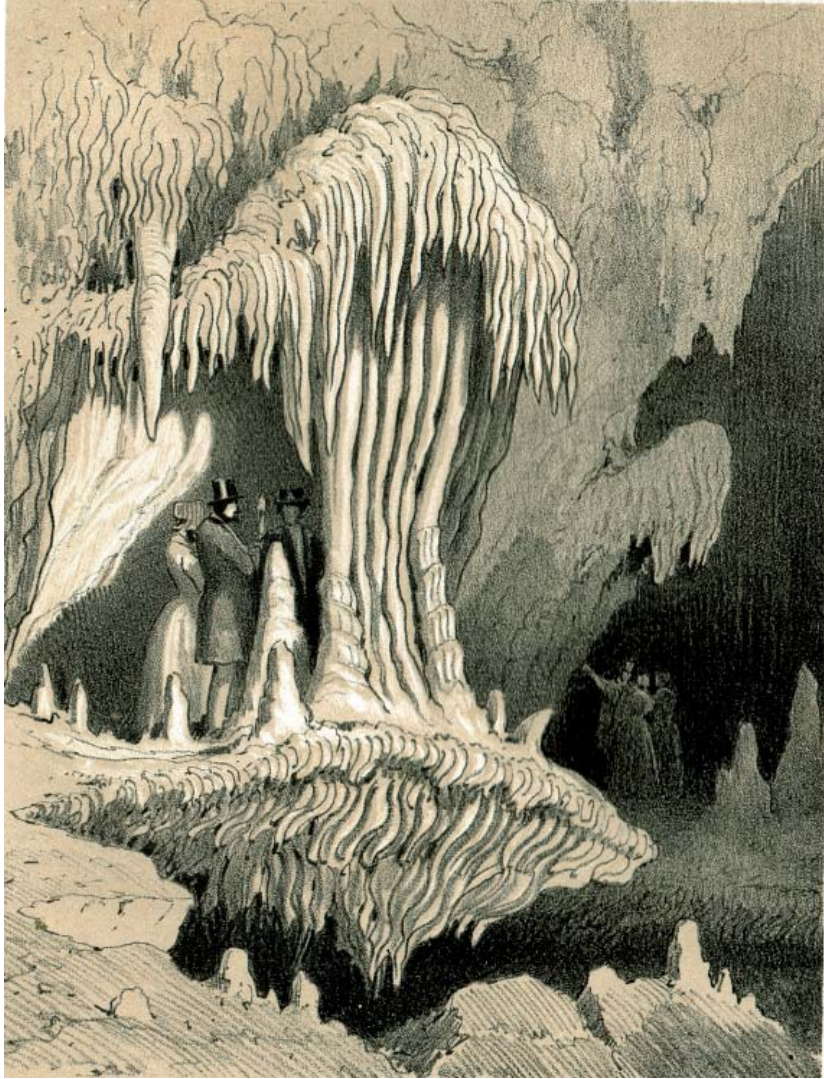
Bajo la superficie del suelo no se dispone de forma directa de la principal fuente de energía de nuestro planeta, el sol, y por tanto están ausentes los organismos fotosintéticos, que suponen una buena parte de la biomasa existente. Pero sí, hay vida, y ésta se extiende desde las capas más superficiales, con un suelo repleto de descomponedores y depredadores edáficos y endógeos, hasta alcanzar los hábitats subterráneos. Una biodiversidad

que se reduce a medida que los hábitats son más profundos en la corteza terrestre.

Adentrémonos en éstos hábitats subterráneos y hagámoslo como lo hicieron nuestros antepasados, a través de las cuevas y simas que perforan buena parte de la corteza terrestre. Fue en el interior de estos fenómenos geológicos donde los primeros naturalistas descubrieron una fauna des pigmentada, sin ojos y con largos apéndices. Una fauna que empezó a estudiarse a mediados del siglo XIX, acabando con las leyendas de dragones y otros seres mitológicos. En este periodo histórico comenzaron las primeras exploraciones subterráneas y nacía la Espeleología. Las cuevas fascinaban, suponían la entrada a un nuevo mundo por explorar e incluso comenzaron a surgir las primeras cuevas turísticas, como Mammoth cave en Kentucky (USA), Postojnska jama en Eslovenia o las Grottes de Han en Bélgica (Fig. 1). Durante las siguientes décadas, se fueron incrementando las exploraciones en busca de esa fascinante fauna que inspiró, tanto a Charles Darwin —desde la primera edición de su obra *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* (1859)— como a creacionistas, darwinistas, lamarckistas u ortogenetistas y que hoy como entonces, sigue siendo objeto de debate. Quien desee una corta lectura sobre este proceso histórico puede hacerlo en BELLÉS (1992) y algo más extensa en ROMERO (2009).

Durante más de un siglo, las cuevas, en muchas ocasiones dificultosas y no exentas de peligros, han sido los únicos espacios subterráneos accesibles para el ser humano y por tanto el lugar donde ha sido posible estudiar su fauna. Y esto ocurría así aunque ya desde comienzos del pasado siglo Emil Racovitza (RACOVITZA, 1907) publica su magistral obra, *Essai sur les Problèmes Biospéologiques*, donde plantea un escenario para la fauna subterránea más allá de la simple cavidad visitable por el hombre. La fauna subterránea terrestre o acuática puede migrar, colonizar y evolucionar a través de la larga red de fisuras y oquedades de la roca. Los ríos y lagos subterráneos tienen su continuidad con las aguas superficiales, no sólo a lo largo de las fuentes y manantiales, sino también de las grietas y espacios inundados del medio freático o entre los intersticios de las gravas y arenas del medio hiporreico. No obstante, zoólogos de buena parte del siglo XX siguieron contemplando la fauna subterránea, en especial la terrestre, incapaz de dispersión fuera de cada cueva, lo que condujo a la siempre tentadora denominación de nuevas especies, subespecies o variedades por cavidad, propuestas atendiendo a pequeñas diferencias. Una práctica que perduró durante largos años y que aún persiste entre algunos taxónomos.

Ahora ha llegado el momento de hablar de los actores de este escenario subterráneo. Unos actores desigualmente representados entre los distintos grandes grupos de invertebrados, además de incluir un reducido número de



**Fig. 1.** Grabado de 1859 que ilustra la cavidad turística Grottes de Han en Bélgica.

**Fig. 1.** Iconography of the showcave “Grottes de Han” in Belgium, 1859.

peces y anfibios. Todos ellos poseen rasgos modificados que los delatan como especies adaptadas a los hábitats subterráneos. Si aplicamos la tradicional clasificación propuesta por SCHINER (1854) y RACOVITZA (1907), estas especies adaptadas y de vida exclusiva en los hábitats subterráneos se califican como troglóbias en el caso de las formas terrestres, o estigóbias para las acuáticas. La porción más grande de este elenco faunístico recae

en los artrópodos, en cualquiera de las respectivas clases. Arácnidos, crustáceos e insectos se llevan más del 80% de las 7.000 especies de animales subterráneos descritos en todo el mundo (JUBERTHIE & DECU, 1994). El resto son grupos como los miriápodos o gasterópodos y un 1% de vertebrados. Esta cifra total de formas exclusivas en los ecosistemas subterráneos se multiplica por tres si incluimos las especies troglófilas y estigófilas que poseen cierta adaptación al medio subterráneo pero que también pueden vivir en el exterior de la cavidad. CULVER & HOLSINGER (1992) han estimado cifras totales de 50.000 a 100.000 especies subterráneas.

Entre los rasgos morfológicos más visibles de troglobios y estigobios, destacan tres de carácter regresivo: la despigmentación de la cutícula, que puede ir acompañada de un adelgazamiento de la misma; la reducción de los órganos visuales que suele conducir a la anoftalmia; y la disminución del tamaño alar en insectos que alcanza el apterismo (CULVER, 1982; CHRISTIANSEN, 2005). Tales caracteres son compartidos, en ocasiones, con otros habitantes del subsuelo. Estas tendencias de evolución regresiva se acompañan, en los hábitats subterráneos, de caracteres progresivos como son el alargamiento y estilización del cuerpo y apéndices o el aumento de estructuras sensoriales quimio, termo o higrorreceptoras. El resultado de estas tendencias evolutivas conduce a seres bizarros, a la vez que fascinantes, conocidos como *troglobiomorfos* y que en cierto modo guardan, como nos indicó MARGALEF (1976) un paralelismo con las especies abisales de los fondos oceánicos. Además, estos aspectos morfológicos suelen acompañarse de otros de tipo fisiológico y comportamental, explicables por presiones selectivas que caracterizan el ambiente subterráneo. Unas presiones selectivas relacionadas con los escasos recursos tróficos; la oscuridad total constante; la atmósfera estable con una humedad elevada próxima a la saturación; y la baja competitividad. Ello conlleva a la ralentización general del metabolismo y la reducción de la demanda de energía, y en consecuencia la dilatación del ciclo biológico, el aumento del tamaño de los huevos, y el acortamiento de las fases postembrionarias con tendencia a la pedomorfosis y a la neotenia (LANGECKER, 2000; HÜPPOP, 2000).

Pese al interés biológico de estas modificaciones, son la endemidad y el interés filogenético y biogeográfico los temas que más atención están recibiendo en los últimos años. La razón radica en la aparición de técnicas de biología molecular que han dado un paso importante en la resolución del origen o colonización de la fauna subterránea. Sirva como ejemplos, en nuestra región geográfica, algunos de los más recientes trabajos, como los de: ACHURRA & RODRIGUEZ (2008), CAMACHO *et al.* (2013), FAILLE *et al.* (2011, 2014), LÓPEZ-PANCORBO & RIBERA (2011), RIBERA *et al.* (2010) o SENDRA *et al.* (2012), entre otros. Muchas especies de esta



comunidad subterránea son relictas de una fauna desplazada del exterior o incluso reliquias paleobiogeográficas de faunas extintas (HUMPHREYS, 2000). Hay numerosos ejemplos que ilustran este carácter de reliquias arcaicas, como en el caso de los únicos representantes europeos de pseudoescorpiones ibéricos de la familia Bochicidae, *Troglobisium racovitzai* (Ellingsen, 1912) y *Titanobochica magna* Zaragoza & Reboleira, 2010 (Fig. 2); el milpiés *Boreviulisoma barrocalense* Reboleira & Enghoff, 2013, representante ibérico de una tribu de milpiés mayoritariamente tropical; el enigmático dipluro japígido *Gollumjapyx smeagol* Sendra & Ortuño, 2006 (Fig. 3) o del carábido Promecognathinae *Dalyat mirabilis* Mateu, 2002, cuyos parientes más próximos se hallan en los extremos noroccidentales del continente americano y en el sur de África (RIBERA, MATEU & BE-



**Fig. 2.** *Titanobochica magna*, el pseudoescorpión gigante de las cuevas del Algarve (Portugal).

**Fig. 2.** *Titanobochica magna*, the giant cave pseudoscorpion from southern Portugal.

LLÉS, 2005; REBOLEIRA *et al.*, 2010; REBOLEIRA & ENGHOFF, 2013; SENDRA *et al.*, 2006).

Regresemos nuevamente al escenario subterráneo mostrado por RACOVITZA (1907), donde la fauna va más allá de las cavidades visitables.



**Fig. 3.** *Gollumjapyx smeagol*, enigmática especie troglomorfa de dipluro de la familia Japygidae que depreda sobre invertebrados subterráneos en las sierras costeras entre Castelló y Tarragona; para destacar sus modificaciones troglomorfas se ha colocado a un típico japigido endógeno. (Fotografías cortesía de José María Azkárrega).

Fig. 3. *Gollumjapyx smeagol*, enigmatic troglomorphic species of Japygidae dipluran, predator of subterranean invertebrates of the coastal mountains between Castelló and Tarragona (Spain), contrasts with a typical endogenous japygid. (Courtesy of José María Azkárrega).

Una visión de los hábitats subterráneos que veríamos reflejada en los años siguientes, tanto en el estudio de la fauna acuática hiporreica e intersticial (ORGHIDAN, 1959) como en la menos conocida fauna terrestre. El estudio de esta última por autores europeos como ORGHIDAN & DUMITRESCO (1964), NOVAC & SIVEC (1977) o japoneses como UÉNO (1977) al que mencionaremos nuevamente, se llevó a cabo siguiendo los pasos de RACOVITZA (*op. cit.*), buscando con insistencia más allá de las cuevas, entre las pequeñas grietas de la superficie, en pequeñas cavidades abiertas en rocas ígneas y en minas. Esta forma de contemplar los ecosistemas subterráneos no tuvo su reflejo entre los biospeleólogos norteamericanos, más ocupados en la fauna propia de la cueva (BARR, 1968). Un avance importante en la comprensión de la extensión de los ecosistemas subterráneos terrestres se produjo en la década de los 80, tras el hallazgo de fauna subterránea en

las laderas pedregosas cubiertas de suelo. Este descubrimiento tuvo lugar tanto en la región pirenaica francesa (JUBERTHIE *et al.*, 1980, 1982), como en las laderas del volcán Fuji en el Japón (UÉNO, 1987). Esto supuso la propuesta de un hábitat hasta entonces desconocido, al que se denominó *medio subterráneo superficial* (MSS) por situarse en la superficie rocosa fracturada. En los suelos maduros este MSS se corresponde con el horizonte C o regolita de los edafólogos, pero también aparece en las referidas laderas pedregosas o coluviales (JUBERTHIE, 2000) que pueden hallarse cubiertos por suelo o simplemente desnudos. En este último caso, el de los coluviales desnudos, el porcentaje de fauna subterránea llega a ser tan reducido que algunos autores consideran que no son hábitats subterráneos verdaderos (GIACHINO & VAILATI, 2010). En ambos tipos de MSS aparecen intersticios, micro o meso espacios subterráneos donde las condiciones del exterior se amortiguan y, como mostró GERS (1992, 1998), es posible la intercomunicación de su fauna con la propiamente edáfica, endogea e incluso epigea. En los años siguientes, el MSS se extendería a las zonas volcánicas (OROMÍ *et al.*, 1986; MEDINA & OROMÍ, 1990; BORGES, 1993), donde un MSS de tipo coluvial o formado por lavas escoriáceas del tipo 'aa' en coladas lávicas, escondía también, como en los demás MSS, una fauna adaptada a la vida subterránea.

En los últimos años se ha producido un incremento de los estudios del MSS, al mostrarse como hábitat refugio no sólo de formas subterráneas, sino también de especies endémicas, relictas o raras e incluso protegidas (NITZU, *et al.*, 2014, RŮŽIČKA *et al.*, 2012). Y hace sólo un año se publicó la propuesta de una nueva tipología de MSS, denominándolo MSS aluvial (ORTUÑO *et al.*, 2013), ya que es en los depósitos aluviales de cursos temporales donde identifican fauna subterránea, constituyendo esto una prueba indudable de su capacidad de dispersión. Una capacidad de dispersión cada vez mejor conocida y que ha sido incluso testada filogenéticamente en escarabajos subterráneos (RIZZO *et al.*, 2013).

Un hábitat análogo al MSS terrestre denominado *crevicular* (ILLIFFE, 1990) ha sido propuesto para los ambientes marinos, situado tanto en la plataforma continental, como en los fondos oceánicos profundos. Está formado por micro y meso espacios subterráneos o incluso cavidades que albergan estigobios marinos, o mejor dicho, talasoestigobios. Este hábitat crevicular permite explicar fenómenos vicariantes en las áreas de distribución como la de los talasoestigobios hallados en islas volcánicas oceánicas.

Al tiempo que los estudios sobre el MSS se desarrollaban, dos nuevas propuestas de hábitats superficiales subterráneos aparecieron en la literatura biospeleológica, el *epikarst* y el denominado como hábitat *hipotelmino-rreico* (CULVER & PIPAN, 2009). En el caso del epikarst, éste se sitúa

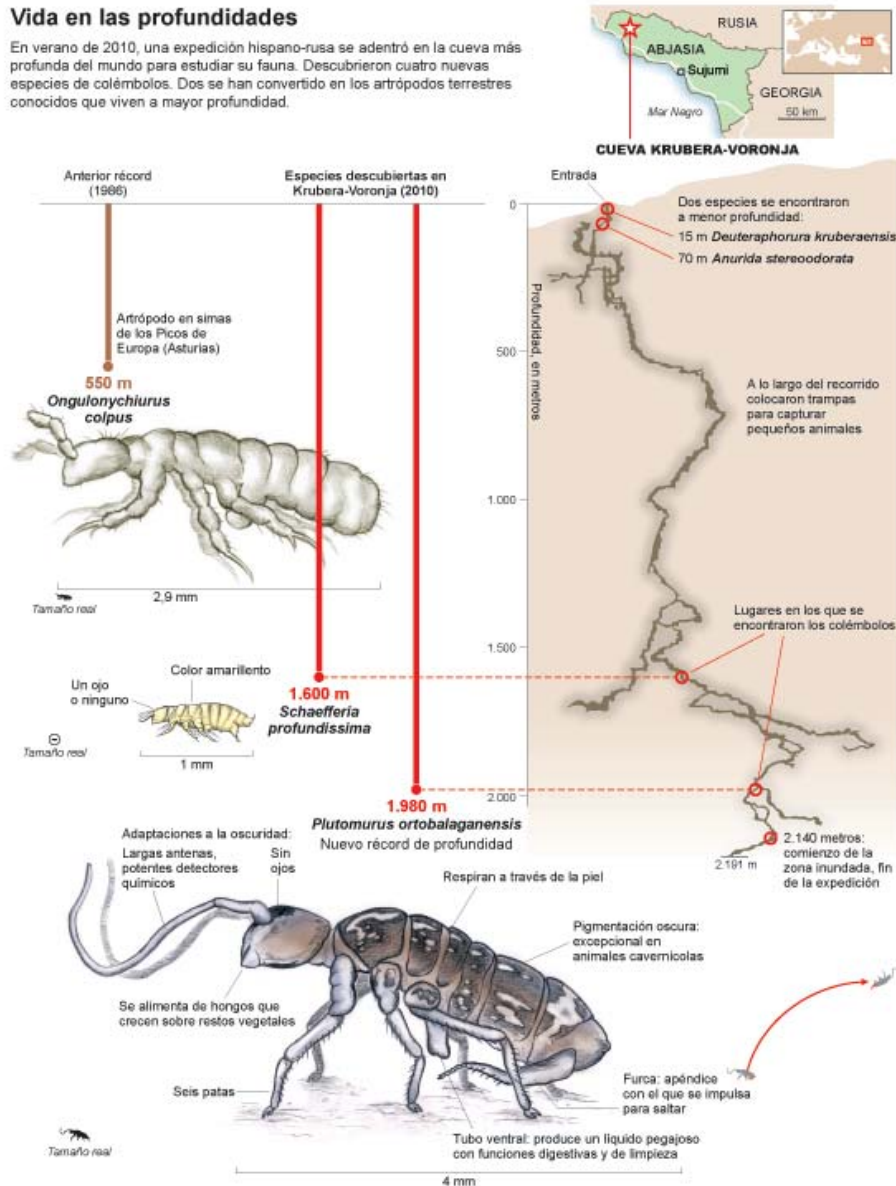


generalmente entre los 3 a 10 metros de profundidad y se define como una esponja superficial del karst, al estar formado por el conjunto de espacios superficiales de la zona de infiltración. Una zona capaz de retener aguas meteóricas antes de alcanzar el nivel de agua del acuífero (BAKALOWICZ, 2012). En nuestra opinión supone una pequeña parte de la vasta red de fisuras puesta en evidencia por RACOVITZA (1907). Desde el punto de vista biológico, el epikarst aloja una microfauna acuática de copépodos, isópodos, anfípodos y coleópteros acuáticos (CULVER, 2012). El hábitat hipotelminorreico propuesto por MEŠTROV (1962) y redefinido por CULVER *et al.* (2006) es considerado como un hábitat subterráneo superficial de aguas encharcadas en muy suaves depresiones que aparecen, en algunas ocasiones, sobre las superficies kársticas. Estas aguas encharcadas se hallan habitadas por fauna intersticial y subterránea. Y para finalizar con los hábitats subterráneos superficiales, recomendamos el reciente abordaje al tema de CULVER & PIPAN (2014).

Dejemos atrás los hábitats subterráneos superficiales para adentrarnos —por debajo de éstos— en la red de grietas, fisuras y cavidades que perforan las capas o lechos rocosos. Así, para HOWARTH (1993) los troglobios son más abundantes en los micro y meso espacios subterráneos de mediano y pequeño tamaño, donde no tiene cabida el bioespeleólogo, y la atmósfera se estanca. Como nos intenta mostrar el escenario planteado por MOSELEY (2009), la cueva accesible actúa como un ecotono entre la red de fisuras, donde residen las especies subterráneas, y los ecosistemas del exterior. No obstante, las dificultades para acceso a esta extensa red de espacios subterráneos impiden su estudio directo. Aunque, donde sí se puede llegar es a zonas bastante profundas de la corteza terrestre. Unas zonas profundas completamente desconocidas hace sólo unos pocos años. A finales de los años 60 el hombre pisaba la Luna pero, hasta entrado el nuevo siglo, no fuimos capaces de descubrir la fauna subterránea más allá del millar de metros de profundidad. Aconteció en la cavidad más profunda de Croacia, en Lukina jama, donde se hallan varias especies de anfípodos de los géneros *Niphargus* y *Niphargobates* y una sorprendente sanguijuela adaptada a los ecosistemas subterráneos *Croatobanchus mestrovi* Kerovec, Kucinic & Jalzic, 1999 a 1400 metros de profundidad (SKET *et al.*, 2001). Recientemente ha sido hallado un gasterópodo *Zospeum tholussum* Weigard, 2013 en la frontera de los mil metros. Años después una rica comunidad fue descubierta a cotas también sorprendentes, pero algo menores, esta vez en Oaxaca (México), en el Sistema Huatla. Una comunidad con escorpiones, tarántulas, amblipigios, esquizómidos, diplópodos, zygentomados y hasta diez formas de invertebrados adaptados a la vida subterránea (STEELE & SMITH, 2012) que, en algunos casos, alcanzan los 900 metros de profun-

### Vida en las profundidades

En verano de 2010, una expedición hispano-rusa se adentró en la cueva más profunda del mundo para estudiar su fauna. Descubrieron cuatro nuevas especies de colémbolos. Dos se han convertido en los artrópodos terrestres conocidos que viven a mayor profundidad.



**Fig. 4.** Distribución vertical de los colémbolos hasta los 1980 metros de profundidad en la sima Krubera-Voronja (Cáucaso occidental) (Iconografía cortesía de los Drs. Enrique Baquero y Rafael Jordana).

**Fig. 4.** Vertical distribution of springtails until 1980 meters deep the Krubera-Voronja Cave (Western Caucasus) (Iconography courtesy of Drs. Enrique Baquero and Rafael Jordana).

didad. Estas comunidades de troglobios vino a ser sobrepasada en la sima más profunda del mundo, la sima Krubera-Voronya, situada en el Macizo Arábika (Abjasia) en los elevados relieves kársticos del Cáucaso occidental (Klimchouk, 2012). Una sima poblada, desde la base de su pozo de entrada, por una comunidad de artrópodos con y sin modificaciones morfológicas a los ecosistemas subterráneos. Dicha comunidad está compuesta de un lado, por elementos terrestres: colémbolos *Schaefferia profundissima* Jordana & Baquero, 2012 y *Plutomurus orthobalaguensis* Jordana & Baquero, 2012 hallados entre los 70 y 1980 metros de profundidad (Fig. 4), junto con ácaros, diplópodos Chordeumatida, el colévido *Catops cavicis* Giachino, 2011 (Fig. 5), el carábido *Duvalius abyssimus* Reboleira & Ortuño, 2014, el pseudoescorpión *Neobisium birsteini* Lapschoff, 1940, incluso un culícido del exterior *Trichocera maculipennis* (Meigen, 1818); y de otro, por especies acuáticas halladas en el sifón terminal a -2.140 metros: el decápodo del gé-



**Fig. 5.** *Catops cavicis*, leiódido troglófilo hallado en la Sima Krubera-Voronya (Cáucaso occidental) desde los 60 a los 1600 metros de profundidad; una forma que sin modificaciones morfológicas a la vida subterránea habita la cavidad más profunda del Planeta.

**Fig. 5.** *Catops cavicis*, troglophile leiodid beetle from Krubera-Voronya Cave (Western Caucasus) found between 60 to 1600 meters deep; species without morphological modifications towards subterranean life.

nero *Troglocaris*, y un anfípodo todavía en estudio (JORDANA *et al.*, 2012; SENDRA & REBOLEIRA, 2012; REBOLEIRA & ORTUÑO, 2014).

Sin embargo, el récord para la fauna subterránea no se encuentra en una cavidad natural sino en minas de oro profundas de Sudáfrica. En ellas, entre los 900 y 3400 metros de profundidad, han sido hallados nematodos como *Halicephalobus mephisto* Borgonie *et al.*, 2011 que viven confinados a temperaturas entre 37 °C y 48 °C en paleoaguas, alimentándose de *biofilms* de bacterias (BORGONIE *et al.*, 2011).

### **EXTENSIÓN DE LOS HÁBITATS SUBTERRÁNEOS Y SU FAUNA ADAPTADA**

Hasta ahora nuestro relato no ha puesto límites a la fauna subterránea, como tampoco los pone para los dinosaurios el actor Ian Malcom en la película *Jurassic Park* al afirmar: *Life finds a way* (=la vida se abre camino). Nosotros diríamos: la fauna subterránea se abre camino en cualquier espacio subterráneo. Sin embargo, esta afirmación está muy lejos de ser una realidad, y los biospeleólogos son muy conscientes de ello. Hay numerosos límites que hacen inviable la existencia de fauna adaptada en los espacios subterráneos: (1) Ecológicos; (2) Climatológicos; (3) Procesos temporales, y (4) Geológicos. Pero antes de iniciar nuestra clasificación no queremos dejar de mencionar la reciente publicación de FIŠER *et al.* (2014) donde analizan la extensión de la fauna en las aguas subterráneas, destacando a los factores físicos (temperatura, presión y oxígeno) como responsables de los límites en profundidad de la fauna acuática.

1.—Ecológicos. En las primeras líneas de nuestro artículo mencionamos la característica fundamental de los ecosistemas subterráneos: la ausencia de productores primarios (salvo notables excepciones, *vg.* sistemas subterráneos con microorganismos quimioautótrofos o las cavidades superficiales con abundancia de raíces). Esta ausencia de productores se acompaña generalmente de una escasez de nutrientes que se reducen a la materia orgánica transportada por el agua de filtración, la entrada de animales o restos vegetales, y los excrementos de mamíferos como murciélagos o aves, e incluso invertebrados. La consecuencia es evidente: existen límites al número de especies integrantes de las comunidades subterráneas. Una típica red trófica subterránea posee un puñado de consumidores secundarios detritívoros o fungívoros que son pasto de un reducido número de micro y macrodepredadores, y todos ellos afectados por algunas formas parásitas. Se trata por tanto de, en palabras de GIBERT & DEHARVENG (2002), un ecosistema truncado donde los niveles basales de la pirámide trófica no existen. DEHARVENG & BENDOS (2000) nos muestran que algo más de 20 a 25 especies es un número excepcional para la zona profunda de



una cavidad. Pero nos preguntamos: ¿todas las especies que integran las comunidades subterráneas son morfológica y fisiológicamente adaptadas, es decir troglobias o estigobias? Y la respuesta es casi siempre que no. Las comunidades se hallan integradas también por especies que podríamos calificar de oportunistas, son las que se encuadran dentro de la categoría de troglófilas o estigófilas. Se trata de especies cuya valencia ecológica les permite dispersarse y colonizar de forma permanente o temporal buena parte de los hábitats subterráneos, desde los más superficiales, incluidos los horizontes del suelo o los ambientes epigeos, oscuros y húmedos de la superficie; a los más profundos (vg. algunas de las especies de la comunidad de fauna de la Sima Krubera-Voronya, en los límites de los 2 kilómetros, ver párrafos anteriores y Fig. 5). Son especies oscurícolas, húmicolas y crípticas, que también pueden formar parte de los ecosistemas subterráneos, ocupando algunos o todos sus nichos ecológicos, que podrían haber albergado troglobios o estigobios. Para CULVER *et al.* (1995), en su estudio con el anfípodo *Gammarus minus* Say, 1818, sugiere que muchas comunidades de ríos subterráneos se hallan saturadas, haciendo difícil el éxito de la colonización. Las interacciones de competencia y depredación con otros crustáceos ya establecidos impiden la adaptación de *G. minus* a la vida subterránea (CULVER, 1976). Estas evidencias nos llevan a sugerir que cuando especies con potencialidad para desarrollar modificaciones a la vida subterránea (vg. formas con preadaptaciones o con exaptaciones) llegan a regiones con hábitats profundos total o parcialmente ocupados por otras especies, es probable que no puedan colonizarlos. Al parecer la baja competitividad de las especies típicamente subterráneas frente a otras más oportunistas, como los troglófilos y estigófilos, se pone de manifiesto en cavidades eutróficas donde la fauna que las habita debe enfrentarse a una competencia por el espacio y los recursos.

En cuevas eutróficas donde la riqueza de nutrientes es elevada, las especies adaptadas están ausentes o bien alejadas de las grandes acumulaciones de guano o restos vegetales. Para DEHARVENG & BEDOS (2012), con un extenso trabajo en las faunas subterráneas del sudeste asiático, la presencia de troglobios se incrementa con la distancia a estas grandes acumulaciones de recursos tróficos. En estas masas de alimentos, la vida irrumpe en diversidad y abundancia, como sucede en cavidades tropicales o subtropicales con enormes acumulaciones de excrementos, aportados por grandes colonias de murciélagos o aves como los guácharos (*Steatornis caripensis* Humbolt, 1817) durante todo el año (GNASPINI & TRAJANO, 2000). También podemos ver esta rica biodiversidad en cavidades recorridas por cursos de agua, que en periodos generalmente de inundación llegan a acumular masas de hojarasca, ramas e incluso troncos. Un ejemplo bien

documentado de una comunidad de fauna en estas acumulaciones de restos de origen vegetal, nos lo muestra SOUZA (2011) en la cueva Lapa do Córrego dos Porcos en Brasil. Se trata de una pequeña cavidad de poco más de trescientos metros recorridos por un curso de agua y densamente poblada de especies no adaptadas, no troglobias.

Recursos nutritivos como el guano, tan rico en nitrógeno, o las masas de vegetación en descomposición, son capaces de albergar comunidades con abundantes invertebrados. Una de las mejor estudiadas es la del guano, formado por miríadas de invertebrados. Ácaros, isópodos, blátidos, coleópteros, dípteros o lepidópteros, consumen este rico recurso, mientras que escorpiones, amblipígididos o araneidos como los migalomorfos, junto a escolopendras o scutigeras se encargan de depredar a estos consumidores. En opinión de GNASPINI (2012) estos invertebrados deberían ser incluidos como parte de la fauna subterránea adaptada, criterio que no compartimos dado que no presentan caracteres troglobiomorfos, ni son exclusivos de estos ambientes, hallándose también en el exterior. Las modificaciones señaladas en la literatura como el caso del telotarso del colémbolo *Acherontides eleonora* Palacios-Vargas & Gnaspini-Netto, 1993 adaptado a desplazarse sobre superficies viscosas del guano de murciélagos hematófagos —mencionado por CULVER & PIPAN (2014: 177-178)— deberían ser consideradas adaptaciones convergentes con ambientes similares a los que aparecen en los ecosistemas subterráneos.

2.—Climatológicos. En los climas fríos donde el suelo permanece helado, o donde los hielos cubren permanentemente la superficie, las cavidades se encuentran desprovistas de fauna terrestre, como sucede en las cuevas abiertas en los glaciares. No parece residir en la incapacidad de las formas subterráneas a resistir bajas temperaturas, el motivo por el que se hallan ausentes en las cuevas heladas. Dos ejemplos evidentes son mostrados por el tréquido *Arctaphaenops angulipennis* Meixner, 1925 de la Trou de Glas (Alpes franceses) y el leiódido *Pholeuon proserpinae glaciale* Jeannel, 1923 en la cavidad Ghetarul de la Scarisoara (Rumanía) que sobreviven a temperaturas de 0 °C-2 °C (RACOVITA, 2000) en estas cavidades localizadas en regiones de clima templado y donde la materia orgánica está presente. Esta ausencia de fauna en cuevas excavadas en superficies exteriores heladas puede ser explicada por la falta de recursos orgánicos que permitirían su supervivencia. Sin embargo, no sucede lo mismo con las formas acuáticas subterráneas que han podido colonizar el medio subiendo por las líneas de agua hasta el interior de las cuevas de regiones heladas, después de la regresión del permafrost. Evidencia de su colonización reciente es su baja variabilidad genética a latitudes elevadas (MORVAN *et al.*, 2013).

En el extremo térmico opuesto al expuesto, en sistemas subterráneos de climas desérticos cálidos, la falta de agua de filtración responsable del transporte desde el exterior de nutrientes impide la vida terrestre, y sólo el agua subterránea contiene elementos subterráneos estigóbios que incluso soportan aguas termales. Un buen ejemplo de esta fauna subterránea acuática lo encontramos en el excepcional crustáceo estigobio *Themosbaena mirabilis* Monod, 1924, habitante de las aguas termales a 45 °C de los baños de El Hamma al sur de Túnez (JUBERTHIE *et al.*, 2001). En cuanto a la fauna terrestre, la simple falta de humedad constituye un factor limitante para la presencia de fauna subterránea y, como afirma HOWARTH (1983) las formas adaptadas están restringidas a la zona profunda de la cavidad ya que el factor ambiental que gobierna su distribución parece ser una atmósfera saturada estable.

3.—Los procesos temporales. La influencia de las glaciaciones durante el Cuaternario es un claro proceso temporal que marca un límite a la fauna. La última glaciación (*Würm* o *Wisconsin*, según el continente en el que nos halleemos), popularmente conocida como la “edad del hielo”, imprimió una frontera en la colonización de la fauna subterránea adaptada. En el hemisferio norte esta fauna no sobrepasa el paralelo 50°, por encima del cual las cuevas presentan una comunidad de fauna higrófila y oscurícola. Uno de los muchos ejemplos de esta ausencia de fauna lo vemos en el trabajo que PECK (1988) lleva a cabo tras un extenso muestreo de 35 cavidades y minas de Canadá, donde halla 140 especies de invertebrados de los que ninguno es troglobio. Un ejemplar estudio de las comunidades de fauna subterránea en cuevas y minas de Nueva Escocia (Canadá) es publicado por MOSELEY (2007), donde expone que la totalidad de esta fauna consiste en especies no troglobias llegadas a las cuevas durante y tras la regresión de los glaciares del Pleistoceno. Las cavidades estudiadas por MOSELEY (2007) albergan una comunidad de invertebrados que las utilizan como refugio y a la que se unen especies que aprovechan el rico recurso proporcionado por los excrementos de puercoespines que las habitan.

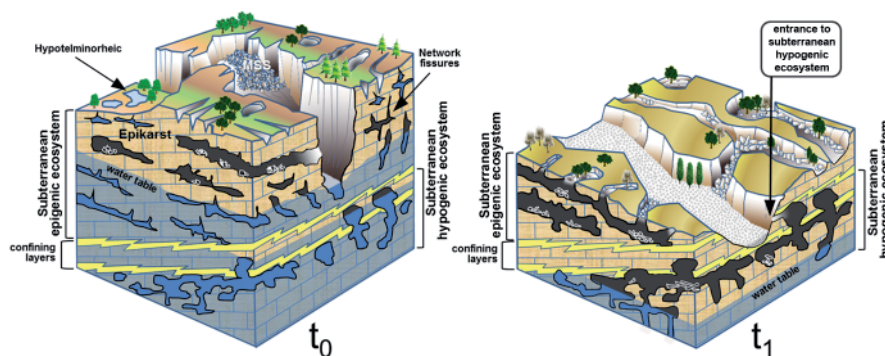
Otro proceso temporal documentado tuvo lugar durante las regresiones y transgresiones marinas en los últimos periodos geológicos y que marcan, en ocasiones, claros límites a la fauna estigobia. Un buen ejemplo de estos límites nos lo ofrece la distribución de los anfípodos del género *Pseudoniphargus* en las aguas subterráneas continentales europeo-africanas (STOCK, 1980) o de *Iberobathynella* en la península ibérica (CAMACHO & SERBAN, 2000). Por último, recomendamos para una visión general de los procesos temporales el trabajo de HUMPHREYS (2000).

4.—Geológicos. Hemos querido dejar para el final la tipología de límites que, en mayor medida, condiciona la migración y colonización de la fauna subterránea, además de contener una de las aportaciones más novedosas.

La inmensa mayoría de los sistemas subterráneos se forman en rocas sedimentarias como calizas, dolomías o yesos, conocidas como rocas karstificables al poder ser erosionadas por disolución química o kárstica. Este tipo de erosión por disolución kárstica es capaz de agrandar fracturas y planos de estratificación de la roca, dando como resultado los ya mencionados micro, meso y macro espacios subterráneos. La karstificación en rocas no sedimentarias tan extendidas como granitos o cuarcitas, también es posible pero tan sólo en condiciones muy especiales. Si nos centramos en las tierras emergidas, JONES & WHITE (2012) estiman que entre un 15-20% de la superficie está cubierta por rocas karstificables. A esta amplia superficie debemos añadir los sistemas subterráneos formados por los tubos volcánicos, cuya génesis obedece al enfriamiento diferencial de la capa superior e inferior de los ríos de lava. Mientras la capa superior solidifica primero, la inferior sigue fluyendo formando al deslizarse conductos a unos pocos metros de la superficie. Pero esta tipología subterránea de tubos volcánicos supone algo menos del 3% de la superficie de la tierra emergida (PALMER, 2007). A estas fracciones deberíamos añadir las correspondientes a la superficie ocupada por el MSS, pero que variarían poco la suma de las anteriores. En las superficies sumergidas, los espacios subterráneos representados por el hábitat crevicular marino, potencialmente habitable por talasoestigobios, ocupa una gran extensión difícil de ser estimada.

Y para finalizar con estos límites a los ecosistemas subterráneos destaquemos uno que había pasado desapercibido hasta hace pocos años, tanto para geólogos del karst como para bioespeleólogos: los sistemas subterráneos hipogénicos (Fig. 6). En el clásico karst epigénico, el agua meteórica acidulada por el CO<sub>2</sub> de origen atmosférico o biológico penetra en la roca kárstica formando la red de micro, meso y macro espacios subterráneos. Pero esto es sólo una parte del conjunto del karst. Hay otra parte, en ocasiones oculta, el llamado karst hipogénico que, como ha mostrado KLIMCHOUK (2007, 2009), se forma en acuíferos confinados por capas impermeables (una visión más local y accesible podemos obtenerla en el artículo recientemente publicado por GARAY, 2013). En el karst hipogénico, el agua acidulada en ocasiones con la intervención de ácidos distintos al carbónico como el ácido sulfúrico, está sometida a alta presión, incluso puede hallarse asociada con procesos termales. La capacidad de disolución kárstica de estas aguas es superior al agua meteórica, dando como resultado la formación de grandes sistemas subterráneos hipogénicos que se mantienen aislados del exterior hasta la erosión de las capas superficiales. Algunas de las cavidades más





**Fig. 6.** Evolución de los ecosistemas subterráneos epigenético e hipogénico. La figura muestra los hábitats subterráneos superficiales como el MSS, epikarst o hipotelminorheico. (Tomado de Sendra *et al.*, 2014).

**Fig. 6.** Evolution of the epigenetic and hypogenic subterranean ecosystems. The figure also points out the shallow subterranean habitats such as the MSS, the epikarst and hypotelminorheic habitat (Adapted from Sendra *et al.*, 2014).

largas del mundo, como la Jewel o Wind en Dakota (USA), la Cueva de Lechuguilla en Nuevo México (USA) o las cuevas en yesos de la región de Podolia en Ucrania son buenos ejemplos de este tipo de sistemas subterráneos hipogénicos, donde sus capas de confinamiento, aun después de presentar entradas accesibles, impiden la colonización a ningún tipo de fauna subterránea. El reciente trabajo de SENDRA *et al.* (2014) sobre el ecosistema de los sistemas subterráneos hipogénicos, pone un especial énfasis en esta ausencia de fauna subterránea terrestre adaptada. Es el caso de la Cueva de la Autopista en Gandía (València). Pese a hallarse rodeada de cavidades con fauna troglobia, el interior de sus diez kilómetros de galerías visitables permanece prácticamente azoico y sólo algunos dípteros de la familia Sciaridae o el psicóptero *Phyllipsocus ramburi* Selys-Longchamps, 1872 llegan a adentrarse, al ritmo que lo hacen los exploradores que visitan su interior. Hace treinta años que las obras de construcción de la Autopista València-Alacant abrieron diversas entradas a esta cueva, pero ha resultado ser un tiempo insuficiente para su colonización, ya que el flujo de materia y energía y la posibilidad de colonización de la fauna troglófila o troglobia tienen sus límites en las capas de confinamiento características de los sistemas subterráneos hipogénicos.

Y, para finalizar y a modo de epílogo, diremos que:

El actual escenario de los ecosistemas subterráneos es mucho más amplio y complejo que las simples cuevas, y se extiende desde el subsuelo hasta el interior de la cavidad más profunda del planeta. Pero la vida subterránea,

en especial su fauna, no siempre se abre paso debido a multitud de límites y barreras a su dispersión y colonización.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a nuestros amigos y colegas: Alberto Jiménez Valverde, Dolores Beltrán Barat, Josep Fernández Peris y Santiago Teruel Montejano que han ido realizando acertadas correcciones al manuscrito, en un principio algo coloquial; a ellos también debemos algunas de las figuras que ilustran este texto. Por último, un especial agradecimiento a Alberto Tinaut Ranera editor de esta revista que nos invitó a la publicación del manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- ACHURRA, A., & P. RODRÍGUEZ, 2008. Biodiversity of groundwater oligochaetes from a karst unit in northern Iberian Peninsula: ranking subterranean sites for conservation management. *Hydrobiologia*, 605(1): 159-171.
- BAKALOWIZC, M., 2012. Epikarst. In W.B. WHITE & D.C. CULVER, (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 284-288. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- BARR T.C., 1968. Cave ecology and evolution of troglobites. *Evolutionary Biology*, 2: 31-102.
- BELLÉS, X., 1992. From dragons to Allozymes. A brief account on the history of Biospeleology. 3-24 pp. In CAMACHO, A.I. (Ed.), *The natural history of Biospeleology*. Editorial CSIC-CSIC Press, Madrid.
- BORGES, P. A., 1993. First records for the mesocavernous shallow stratum (MSS) from the Azores. *Mémoires de Biospéologie*, 20: 49-53.
- BORGONIE, G., GARCÍA-MOYANO, A., LITTHAUER, D., BERT, W., BESTER, A., VAN HEERDEN, E., MÖLLER, C., ERASMUS, M. & T.C. ONSTOTT, 2011. Nematoda from the terrestrial deep subsurface of South Africa. *Nature*, 474(7349): 79-82.
- CAMACHO, A.I., DORDA, B.A. & I. REY, 2013. Integrating DNA and morphological taxonomy to describe a new species of the family Bathynellidae (Crustacea, Syncarida) from Spain. *Graellsia*, 69(2): 179-200.
- CAMACHO, A.I. & E. SERBAN, 2000. Revisión del grupo *Iberobathynella* (*Iberobathynella*) Camacho & Serban, 1998 (Crustacea, Syncarida, Parabathynellidae) endémicos de la Península Ibérica. *Graellsia*, 56: 35-48.
- CHRISTIANSEN, K., 2012. Morphological adaptations. In W.B. WHITE & D.C. CULVER, (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 517-528. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- CULVER, D.C., 1976. The evolution of aquatic cave communities. *The American Naturalist*, 111(976): 946-957.
- CULVER, D.C., 1982. *Cave life*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- CULVER, D.C., BRANCELJ, A. & T. PIPAN, 2012. Epikarst communities. In W.B. WHITE *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 38 (3-4): 203-224, 2014

- & D.C. CULVER, (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 288-295. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- CULVER, D.C. & J.R. HOLSINGER, 1992. How many species of troglobites are there?. *Bulletin of the National Speleological Society*, 54: 79-80.
- CULVER, D.C., KANE, T.C. & D.W. FONG, 1995. *Adaptation and natural selection in caves: The evolution of Gammarus minus*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- CULVER, D.C. & T. PIPAN, 2009. *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- CULVER, D.C. & T. PIPAN, 2014. *Shallow Subterranean Habitats*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- CULVER, D.C., PIPAN, T. & S. GOTTSTEIN, 2006. Hypotelminorheic – a unique freshwater habitat. *Subterranean Biology*, 4: 1-8.
- DARWIN, C., 1859. *On the Origin of the Species by Means of Natural Selection*. London: J. Murray.
- DEHARVENG, I. & A. BEDOS, 2000. *The cave fauna in Southeast Asia. Origin, evolution and ecology*, pp 603-633 in WILKENS, H., CULVER, DC. & W.F. HUMPHREYS, (Eds.) *Ecosystems of the world: 30 Subterranean Ecosystems*. Amsterdam. Elsevier.
- DEHARVENG, I. & A. BEDOS, 2012. Diversity patterns in the tropics. In W.B. WHITE & DC. CULVER (Eds.) *Encyclopedia of Caves*, second edition, pp. 238-250. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- FAILLE, A., CASALE, A. & I. RIBERA, 2011. Phylogenetic relationships of Western Mediterranean subterranean Trechini groundbeetles (Coleoptera: Carabidae). *Zoologica Scripta*, 40(3): 282-295.
- FAILLE, A., ANDÚJAR, C., FADRIQUE, F. & I. RIBERA, 2014. Late Miocene origin of an Ibero-Maghrebian clade of ground beetles with multiple colonizations of the subterranean environment. *Journal of Biogeography*. doi: 0.1111/jbi.12349
- FIŠER, C., PIPAN, T. & D.C. CULVER, 2014. The vertical extent of groundwater metazoans: An ecological and evolutionary perspective. *BioScience advance acces published*, 24: 9 pp.
- GARAY, P., 2013. Consideraciones sobre karst y cuevas hipogénicas, con referencia al ámbito valenciano. *Boletín de la Sociedad Española de Espeleología y Ciencias del Karst*, 9: 16-29.
- GIACHINO, P.M. & D. VAILATI, 2010. *The Subterranean Environment. Hypogean life, concepts and collecting techniques*. WBA Handbooks, 3, Verona.
- GIBERT, J. & L. DEHARVENG, 2002. Subterranean Ecosystems: A truncated functional biodiversity. *BioScience*, 52(6): 473-481.
- GNASPINI, P., 2012. Guano communities. In W.B. WHITE & DC. CULVER, (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 357-364. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- GNASPINI, P. & E. TRAJANO, 2000. Guano communities in tropical caves. In H. WILKENS, D.C. CULVER & W.F. HUMPHREYS (Eds.). *Ecosystems of the world: 30 Subterranean ecosystems* (pp. 251-268) Amsterdam: Elsevier.
- HOWARTH, F.G., 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 28: 365-389.
- HOWARTH, F.G., 1993. High-stress subterranean habitats and evolutionary change in cave inhabiting arthropods. *The American Naturalist*, 142, Supplement: 65-77.
- HUMPHREYS, W.F., 2000. Relict faunas and their derivation. In H. WILKENS, D.C. CULVER & W.F. HUMPHREYS (Eds.). *Ecosystems of the world: 30 Subterranean ecosystems* (pp. 417-432) Amsterdam: Elsevier.

- HÜPPOP, K., 2000. How do cave animals cope with the food scarcity in caves?. In H. WILKENS, D.C. CULVER & W.F. HUMPHREYS (Eds.). *Ecosystems of the world: 30 Subterranean ecosystems* (pp. 159-188) Amsterdam: Elsevier.
- ILIFFE, T.M. (1990). Crevicular dispersal of marine cave faunas. *Mémoires de Biospéologie*, 17: 93-96.
- JONES, W.K. & WHITE, W.B. (2012). Karst. In: WHITE W.B. & CULVER D.C. (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 430-438.
- JORDANA R., BAQUERO E., REBOLEIRA S. & SENDRA A. (2012). Reviews of the genera *Schaefferia* Absolon, 1900, *Deuteraphorura* Absolon, 1901, *Plutomurus* Yosii, 1956, and the *Anurida* Laboulbène, 1865 species group without eyes, with the description of four new species of cave springtails (Collembola) from Krubera-Voronya cave, Abkhazia. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 5(1), 35-85.
- JUBERTHIE, C., 2000. The diversity of the karstic and pseudokarstic hypogean habitats in the world. In H. WILKENS, D.C. CULVER & W.F. HUMPHREYS (Eds.). *Ecosystems of the world: 30 Subterranean ecosystems* (pp. 17-39) Amsterdam: Elsevier.
- JUBERTHIE, C. & V. DECU, 1994. *Encyclopaedia Biospeologica*, I. Société de Biospéologie, Moulis, France and Bucarest.
- JUBERTHIE, C. DECU, V. AELLEN, V. & P. STRINATI, 2001. Tunisie. In JUBERTHIE, C. & V. DECU, (Eds.), *Encyclopaedia Biospeologica*. T.III, pp. 1719-1728. Société internationale de Biospéologie. Moulis – Bucarest.
- JUBERTHIE C., BUILLON M. & B. DELAY, 1982. Sur l'existence du milieu souterrain en zone calcaire. *Mémoires de Biospéologie*, 8: 77-93.
- JUBERTHIE C., DELAY B. & M. BUILLON, 1980. Extension du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coléoptères troglobies. *Mémoires de Biospéologie*, 7: 19-52.
- KLIMCHOUK, A.B., 2007. *Hypogene Speleogenesis: Hydrogeological and Morphogenetic Perspective*. Special Paper n° 1, National Cave Karst Research Institute, Carlsbad, NM, 106 p.
- KLIMCHOUK, A.B., 2009. Morphogenesis of hypogenic caves. *Geomorphology*, 106: 100-117.
- KLIMCHOUK, A.B., 2012. Krubera (Voronya) cave. In W.B. WHITE & DC. CULVER, (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 443-450. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- LANGHECKER, T.G., 2000. The effects of continuous darkness on cave ecology and cavernicolous evolution. In H. WILKENS, D.C. CULVER & W.F. HUMPHREYS (Eds.). *Ecosystems of the world: 30 Subterranean ecosystems*, pp. 135-157 Amsterdam: Elsevier.
- LÓPEZ-PANCORBO, A. & C. RIBERA, 2011. *Nesticus baeticus* sp. n., a new troglotic spider species from south-west Europe (Araneae, Nesticidae). *ZooKeys*, 89: 1-13.
- MARGALEF, R. 1976. Paralelismo entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*, 21: 10-20.
- MEDINA, A.L. & P. OROMÍ, 1990. First data on the superficial underground compartment on La Gomera (Canary Islands). *Mémoires de Biospéologie*, 17: 87-91.
- MĚSTROV, M., 1962. Un nouveau milieu aquatique souterrain: le biotope hypotelminorheique. *Compte Rendus Academie des Sciences, Paris*, 254: 2677-2679.
- MORVAN, C., MALARD, F., PARADIS, E., LEFÉBURE, T., KONECNY-DUPRÉ, L. & C.J. DOUADY, 2013. Timetree of Aselloidea Reveals Species Diversification Dynamics in Groundwater. *Systematic Biology*, 62(4): 512-522.
- MOSELEY, M., 2007. Acadian biospeology: composition and ecology of the cave fauna of



- Nova Scotia and southern New Brunswick, Canada. *International Journal of Speleology*, 36(1): 1-21.
- MOSELEY, M. 2009. Are all caves ecotones? *Cave and Karst Science*, 36(2): 53-58.
- NITZU, E., NAE, A., BĂNCILĂ, R., POPA, I., GIURGINCA, A. & R. PLĂIAȘU, 2014. Scree habitats: ecological function, species conservation and spatial-temporal variation in the arthropod community. *Systematics and Biodiversity* (2014): 1-11.
- NOVAK, T. & N. SIVEC, 1977. Biological researches of pegmatite caves in Slovenia (Yugoslavia). In TD Ford, ed. Proceedings of the 7<sup>th</sup> international speleological congress Sheffield, England, pp. 328-329. British Cave Research Association, Somerset, England.
- ORGIDAN, T., 1959. Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers: Der hypothetische Biotop. *Archiv für Hydrobiologie*, 55: 392-414.
- ORGHIDAN, T & M. DUMITRESCO, 1964. Données préliminaires concernant la faune des espaces lithoclasiques des schistes verts de Dobrogea. *Spelunca, Mémoires* 4: 188-196.
- OROMÍ, P., MEDINA A.L. & M.L. TEJEDOR, 1986. On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *Actas del IX Congreso Internacional de Espeleología de Barcelona*, 2: 147-151.
- ORTUÑO V.M., GILGADO, J.D., JIMÉNEZ-VALVERDE, A, SENDRA, A., PÉREZ-SUÁREZ, G. & J.J. HERRERO-BORGOÑÓN, 2013. The “aluvial mesovoid shallow substratum”, a new subterranean habitat. *PloS One*, 8(10): e76311.
- PALACIOS-VARGAS, J.G. & P. GNASPINI-NETTO, 1992. A new Brazilian species of *Acherontides* (Collembola: Hypogastruridae), with notes on its ecology. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 65: 443-447.
- PALMER, A.N., 2007. *Cave Geology*. Cave Books, Dayton, USA.
- PECK, S.B., 1988. A review of the cave fauna of Canada, and the composition and ecology of the invertebrate fauna of caves and mines in Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 1197-1213.
- RACOVITA, G. (2000). Ice Caves in Temperate Regions. In: H. WILKENS, CULVER D.C. & HUMPHREYS W.F. (Eds.) *Subterranean ecosystems*, pp. 561-568. Elsevier Press, Amsterdam, The Netherlands.
- RACOVITZA, E.G., 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 6: 371-488.
- REBOLEIRA A.S.P.S., ZARAGOZA J., GONÇALVES F. & P. OROMÍ, 2010. *Titanobochica*, surprising discovery of a new cave-dwelling genus from southern Portugal (Arachnida: Pseudoscorpiones: Bochicidae). *Zootaxa*, 2681, 1-19.
- REBOLEIRA, A.S.P.S. & H. ENGHOFF, 2013. The genus *Boreviulisoma* Brolemann, 1928—an Iberian-N African outlier of a mainly tropical tribe of millipedes (Diplopoda: Polydesmida: Paradoxosomatidae). *Zootaxa*, 3646(5), 516-528.
- REBOLEIRA, A.S.P.S. & V.M. ORTUÑO, 2014. A new species of *Duvalius* from world's deepest cave (Coleoptera: Carabidae). *Zootaxa*, 3784(3): 267-274.
- RIBERA, I., MATEU, J. & X. BELLÉS, 2005. Phylogenetic relationships of *Dalyat mirabilis* Mateu, 2002, with a revised molecular phylogeny of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43(4): 284-296.
- RIBERA, I., FRESNEDA, J., BUCUR, R., IZQUIERDO, A., VOGLER, A.P., SALGADO, J.M. & A. CIESLAK, 2010. Ancient origin of a Western Mediaterranean radiation of subterranean beetles. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 29.
- RIZZO, V., COMAS, J., FADRIQUE, F., FRESNEDA, J. & I. RIBERA, 2013. Early Pliocene *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 38 (3-4): 203-224, 2014

- range expansion of a clade of subterranean Pyrenean beetles. *Journal of Biogeography*, 40:1861-1873.
- ROMERO, A., 2009. *Cave Biology, Life in Darkness*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RŮŽIČKA V., ZACHARDA M., NĚMCOVA L., ŠMILAUER P. & J.C. NICOLA, 2012. Periglacial microclimate in low altitude scree slopes supports relict biodiversity. *Journal of Natural History*, 46: 2145-2157.
- SCHINER, J.R., 1854. Fauna der ADELSBERGER, Lueger und Magdalener-Grotte. In: A. SCHMIDL, *Die Grotten und Höhlen von ADELSBERG*, pp. 231-272. Lueg, Planina und Laas. Wien, Braunmüller.
- SENDRA, A., ARNEDO, M.A., RIBERA, C., TERUEL., BIDEGARAY-BATISTA, L. & B. CONDÉ, 2012. Revision of *Cestocampa* Condé (Diplura, Campodeidae) with description of a new species from caves in the Eastern Iberian Peninsula. *Zootaxa*, 3256: 43-56.
- SENDRA A., GARAY P., ORTUÑO V.M., GILGADO J.D., TERUEL S. & A.S.P.S. REBOLEIRA, 2014. Hypogenic versus epigenic subterranean ecosystem: lessons from eastern Iberian Peninsula. *International Journal of Speleology*, 43(3): 253-264.
- SENDRA A., ORTUÑO V.M., MORENO A., MONTAGUD S. & S. TERUEL, 2006. *Gollumjapyx smeagol* gen. n., sp. n., an enigmatic hypogean japygid (Diplura: Japygidae) from the eastern Iberian Peninsula. *Zootaxa*, 1372: 35-52.
- SENDRA A. & A.S.P.S. REBOLEIRA. 2012. The world's deepest subterranean community - Krubera-Voronja Cave (Western Caucasus). *International Journal of Speleology*, 41 (2): 221-230.
- STEELE, C.W. & J.H. SMITH, 2012. Sistema Huautla, Mexico. In W.B. WHITE & CULVER, D.C. (Eds.) *Encyclopedia of caves*, second edition, pp. 712-718. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- STOCK, J. H., 1980. Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda). *Bijdragen tot de Dierkunde, Amsterdam*, 50: 105-144.
- SKET, B., DOVČ, P., JALŽIĆ, B., KEROVEC, M., KUČINIĆ, M. & P. TROTELJ, 2001. A cave leech (Hidrudinea, Erpobdellidae) from Croatia with unique morphological features. *Zoologica Scripta*, 30: 223-229.
- SOUZA, M. PARENTONI, R & R. LOPES, 2011. Trophic Dynamics in a Neotropical Limestone Cave. *Subterranean Biology*, 9: 127-138.
- STOCK, J.H., 1980. Regression model evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda). *Bijdr. Dierkd.*, 50: 105-144.
- UÉNO, S-I., 1977. The biospeleological importance of non-calcareous caves. In TD FORD, (Ed.) *Proceedings of the 7<sup>th</sup> international speleological congress Sheffield*, England, pp. 407-408. British Cave Research Association, Somerset, England.
- UÉNO, S-I., 1987. The Derivation of Terrestrial Cave Animals. *Zoological Science*, 4: 593-606.
- WEIGAND, A.M., 2013. New *Zospeum* species (Gastropoda, Ellobioidea, Carychiidae) from 980 m depth in the Lukina Jama –Trojoma cave system (Velebit Mts., Croatia). *Subterranean Biology*, 11: 45-53.