

LA FAUNA ACUÁTICA SUBTERRÁNEA DE ANDALUCÍA

ANA ISABEL CAMACHO

CARLOS PUCH

MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES DE MADRID (CSIC)

DPTO. DE BIODIVERSIDAD Y BIOLOGÍA EVOLUTIVA

La fauna acuática cavernícola de Andalucía es una gran desconocida. Lo poco que se sabe de ella procede de muestreos puntuales y esporádicos, realizados, en la mayoría de las ocasiones, por investigadores foráneos [14]. Una buena parte del material recogido permanece en colecciones privadas, y aún no ha sido determinado a nivel específico. Además, la mayor parte de las especies que se citan en la zona no procede de cavidades, sino de pozos artificiales, del medio intersticial asociado a ríos de superficie (epigeos) y de surgencias. Todos estos hábitats son considerados "medios acuáticos subterráneos" en sentido amplio, pero no son "medios cavernícolas" propiamente dichos, si bien las faunas que albergan son comunes y con caracteres similares a los que se consideran "adaptaciones al medio subterráneo".

Estas faunas que viven en el agua de las cuevas son llamadas estigobias (Figura 6.1), no troglobias, ya que, en general, viven en los espacios rellenos de agua que quedan entre los granos de arena (sedimento = estigon), en el fondo de las diferentes masas de agua de las cavidades. La fauna de pozos, surgencias y medio intersticial de ríos epigeos recibe también el mismo nombre, ya que su hábitat es similar.

TIPOLOGÍA DE LA FAUNA ACUÁTICA CAVERNÍCOLA

Una concepción antigua del medio subterráneo lo consideraba simple, aislado, estable, previsible y pobre en recursos alimenticios [6]. Se admitía que debía estar poblado por comunidades poco diversificadas, relictas (supervivientes de un tiempo remoto), muy especializadas, uniformes, con muchos caracteres similares (convergentes), entre las cuales existía poca competencia. Todo ello ha llevado a considerar este medio muy adecuado para el estudio de problemas relacionados con fenómenos adaptativos y de especiación, ya que se podría pensar que los factores selectivos potenciales son más fáciles de detectar en el medio subterráneo que en otros ambientes [7].

El medio subterráneo no es más simple que cualquier otro medio exterior, pues está formado por un mosaico de microhábitats, cada uno con sus peculiaridades. Su aislamiento es relativo. Hay que tener en cuenta que lo que llamamos cueva es sólo una parte muy pequeña del ecosistema subterráneo, y está interrelacionada con el exterior a través de una red tridimensional de fisuras y grietas. A gran escala, comparado con el medio exterior, es, en efecto,

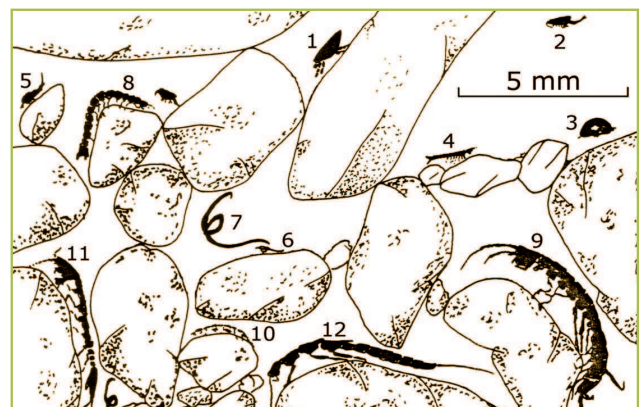


Figura 6.1. Distribución idealizada de la fauna estigobia entre los granos de arena del sedimento. 1. Ácara; 2. Copépodo; 3. Ostrácodo; 4. Batinela; 5. Copépodo (*Elaphoidella*); 6. Copépodo (*Parastenocaris*); 7. Nematodo; 8. Isópodo (*Balcanella*); 9. Anfípodo (*Niphargus*); 10. Isópodo (*Microcharon*); 11. Isópodo (*Stenasellus*); 12. Larva de insecto (*Leuctra*). (Modificado de Pennak, 1950)



Crustáceos anfípodos estigobios (foto: MNCN de Madrid)

relativamente estable [9]. El medio no es totalmente previsible; es algo más previsible que el medio exterior, pero está condicionado por él. La escasez de recursos alimenticios es un argumento algo más fundado que los anteriores, aunque también sólo de forma local.

El único factor estable y previsible en el medio subterráneo es la ausencia de luz, la oscuridad total. Dicha ausencia de luz impide la existencia de plantas verdes, la fotosíntesis; el primer eslabón de la cadena trófica está incompleto. La mayor parte del alimento procede del exterior, y en el interior son las deyecciones de la fauna de paso o de los habitantes habituales lo que contribuye a tales recursos. Los animales que viven y mueren allí y que depredan y son depredados completan las fuentes de recursos alimenticios.

En resumen, el medio subterráneo debe ser considerado como un verdadero "ecosistema" [17]. No es ni más ni menos simple que cualquier otro ecosistema de superficie, pero, eso sí, es de los más desconocidos de nuestro planeta. Su inaccesibilidad lo mantiene ignorado, y de esa ignorancia surgen la fantasía, la leyenda y las imprecisiones científicas.

Las características mencionadas, aparentemente sencillas, del medio subterráneo han llevado a muchos investigadores a tratar de correlacionar directamente algunos caracteres de los organismos con algunas características del medio. Pero igual que ocurre en otros campos de la biología, es difícil y arriesgado aceptar tales correlaciones como punto de partida. Primero es necesario comprender y probar cuándo una aparente correlación es el resultado real de una adaptación y no el producto de la herencia.

Entender los mecanismos de la adaptación es un desafío, pero el paso previo -establecer qué órganos o conjunto de morfologías es el resultado de una adaptación real al medio- no lo es menos.

Hasta ahora, el único resultado científico que se tiene son las descripciones de las características de los organismos, pero necesitamos unos métodos objetivos para establecer si un carácter está presente en un organismo como resultado de heredarlo de sus antepasados, o si dicho carácter es nuevo en el organismo y resultado de una adaptación al medio.

En la concepción predominante del siglo XIX se consideraba el medio subterráneo como poblado por formas fantásticas, fósiles vivientes y reliquias; faunas, en general, muy uniformes y con caracteres regresivos. Sin embargo, ya a principios del pasado siglo (1907), Racovitza -padre de la bioespeleología- tuvo el mérito de reconocer la heterogeneidad de las formas subterráneas: "lo único que tienen en común es vivir en el mismo hábitat... Cada una tiene su historia particular, sus edades son distintas y no pueden ser analizadas en conjunto" [16].

Los seres subterráneos responden a la vida en el medio subterráneo de forma muy variada. No existen respuestas generalizadas, pero sí se pueden observar ciertas tendencias generales (convergencia), algunas de las cuales no son exclusivas de este medio, aunque en él son muy frecuentes. En la Tabla 6.1 podemos ver tales caracteres sintetizados.

c
CARACTERES CONVERGENTES
Despigmentación
Ceguera
"ADAPTACIONES" PREDICTIVAS
Aumento de estructuras sensoriales
Aumento de la economía metabólica
Desarrollo de formas con capacidad reproductiva y aspecto juvenil
TENDENCIAS EN EL CICLO VITAL Y "ADAPTACIONES" REPRODUCTIVAS
Mayor longevidad
Poca descendencia, y cuidados parentales
Fecundidad baja
Aumento del tamaño de los huevos
Disminución del número de huevos
Alargamiento de las fases del ciclo vital

Tabla 6.1. Supuestas adaptaciones a la vida acuática subterránea

Caracteres como la despigmentación y la falta o reducción de la visión, llamadas muchas veces "caracteres regresivos" o, más adecuadamente, "caracteres convergentes", se dan también en los fondos abisales marinos [12]-único medio que comparte con el subterráneo la oscuridad absoluta-, y entre la fauna del suelo (endogea), en diferentes grados. En la mayoría de los casos no se ha comprobado cuánta de esta aparente convergencia se debe a la herencia (filogenia) y cuánta a una verdadera convergencia (adaptación). Por eso es mejor no hablar de adaptaciones a la vida subterránea, sino de ciertos caracteres, más o menos generalizados entre la fauna subterránea, que podrían ser adaptativos, es decir, respuestas de los seres vivos a las condiciones medioambientales. La ceguera y la despigmentación son dos claros ejemplos de una posible evolución convergente, comunes a la mayor parte de la fauna subterránea acuática.

El resto de los caracteres que han sido llamados "adaptaciones predictivas" ([7][18], o simplemente adaptaciones al medio ambiente ([1][2]), son caracteres en muchos casos también convergentes. Hay que evaluarlos correctamente para poder juzgarlos como adaptativos o no.

El aumento de los sentidos del tacto y químico o "compensación sensorial a la pérdida de visión" [8] se puede producir por el aumento del número de estructuras receptoras (higro-, termo-, mecano- y quimio-receptores). Si tales estructuras se localizan en los apéndices -patas y antenas-, un alargamiento de ellas podría proporcionar más superficie para su desarrollo, y precisamente se ha creído ver una tendencia hacia la elongación de apéndices en muchas formas subterráneas. Sin embargo, en muy pocos casos se ha visto una proliferación de aestetos o sedas sensoriales en dichos apéndices. Además, en muchos casos el alargamiento de apéndices en las formas cavernícolas se observa también en sus parientes epigeos.

Hay estudios aislados en los que se ve que la actividad metabólica es más baja en formas de cueva que en las epigeas más relacionadas.

La retención de caracteres juveniles en el estado adulto se da con frecuencia entre estas faunas. Por ejemplo, el famoso "proteo" es como una salamandra epigea adulta, pero conserva las branquias de la fase juvenil que las formas epigeas pierden al abandonar el agua.

No hay diferencias en cuanto al ciclo vital de las especies hipogeas frente a las epigeas relacionadas; las desigualdades se refieren, principalmente, a la duración de las diferentes fases.

Predominan los estrategas de la "K": tienen poca prole, pero la cuidan mucho para que sobreviva.

Hay grupos animales cavernícolas que se reproducen todo el año, sin ciclos (*Bathynella natans* o algún copépodo harpacticóide), pero



Crustáceo batineláceo, *Hexabathynella sevillaensis* macho de la cueva de Santiago el Grande (foto: MNCN de Madrid)

esto se da realmente en pocas especies cavernícolas [10]. El *Stenasellus* (crustáceo isópodo) de cueva se reproduce una vez cada dos años, si las condiciones son buenas, y en cuevas frías con poca comida pueden pasar 3, 4 ó 5 años entre dos puestas sucesivas [9].

El desarrollo es más directo, dilatándose la fase embrionaria en detrimento de la postembrionaria [9]. Dentro del huevo, que es transportado en estructuras protectoras, se suceden las primeras etapas del desarrollo, teniendo lugar incluso la metamorfosis, de manera que la forma que surge del huevo es similar a un adulto en miniatura más "sencillo" (por ejemplo, menor número de patas en batinelas). Existe, también, una clara tendencia a la supresión de fases larvianas.

En cuanto a la longevidad aparente, mayor en las especies de cueva, surge la pregunta de si existe relación entre la nutrición y la longevidad [11]. Las bajas temperaturas podrían ser las



Crustáceos copépodos estigobios (foto: MNCN de Madrid)



Crustáceo batineláceo hembra portando huevo, *Iberobathynella* sp. (foto: MNCN de Madrid)



Ácaro estigobio, *Limnocalcaridae* (foto: MNCN de Madrid)

LISTA DE ESPECIES ESTIGOBIAS CONOCIDAS DE ANDALUCÍA					
Amphipoda	C	P	S	R	Provincias
<i>Metahadzia uncispina</i> Notenboom, 1988				*	Se
<i>Parapseudoniphargus baetis</i> Notenboom, 1988				*	Ja
<i>Pseudoniphargus latipes</i> Notenboom, 1987				*	Se, Ja
<i>Pseudoniphargus illustris</i> Notenboom, 1987				*	Ja
<i>Pseudoniphargus cazorlae</i> Notenboom, 1987				*	Ja
<i>Pseudoniphargus granadensis</i> Notenboom, 1987				*	Gr
<i>Pseudoniphargus affinis</i> Notenboom, 1987			*	*	Gr
<i>Pseudoniphargus vomeratus</i> Notenboom, 1987			*		Ja
<i>Pseudoniphargus stocki</i> Notenboom, 1987	*	*			Ca
<i>Pseudoniphargus gibraltarius</i> , Notenboom, 1987		*		*	Ca
<i>Pseudoniphargus sorbasiensis</i> Notenboom, 1986	*	*			Al
<i>Pseudoniphargus nevadensis</i> Notenboom, 1987				*	Al
<i>Pseudoniphargus grandis</i> Notenboom, 1987	*	*	*	*	Ma, Gr
<i>Pseudoniphargus gracilis</i> Notenboom, 1987		*			Al
<i>Pseudoniphargus fragilis</i> Notenboom, 1987		*		*	Ma, Gr
<i>Pseudoniphargus africanus</i> Chevreux, 1901	*				Co
<i>Salentinella angelieri</i> Ruffo & Delamare, 1952				*	Se
<i>Salentinella sevilliensis</i> Platvoet, 1987				*	Se
<i>Bogidiella uncinata</i> Stock & Notenboom, 1988				*	Al
<i>Bogidiella glabra</i> Stock & Notenboom, 1988				*	Al
<i>Pseudoniphargus</i> sp.		*			Ca
<i>Echinogammarus</i> sp.		*	*		Ma, Ja
<i>Haploginglymus</i> sp.			*	*	Ja
<i>Niphargus</i> sp.			*	*	Ja
<i>Bogidiella</i> sp.		*		*	Ja
Isopoda					
<i>Stenasellus bragai</i> Magniez, 1976				*	Ja
<i>Stenasellus escolai</i> Magniez, 1977				*	Gr
<i>Stenasellus magniezi</i> Escolà, 1976.	*				Ca
<i>Proasellus escolai</i> Henry & Magniez, 1982				*	Gr
<i>Proasellus comasi</i> Henry & Magniez, 1982				*	Ma
<i>Proasellus bellesi</i> Henry & Magniez, 1982				*	Ma
<i>Proasellus solanasi</i> Henry & Magniez, 1972	*				Ma
<i>Proasellus espanoli</i> Henry & Magniez, 1982				*	Gr
<i>Bragasellus boui</i> (Henry & Magniez, 1974)				*	Gr
<i>Synasellus hurki</i> Henry & Magniez, 1995		*			Hu
<i>Synasellus leysi</i> Henry & Magniez, 1995		*			Hu
<i>Synasellus bragaianus</i> Henry & Magniez, 1995		*			Hu
<i>Microcharon hispanicus</i> Pesce & Galassi, 1988				*	Hu
<i>Microcharon marinus</i> Chappuis & Delamare, 1954				*	Ma
<i>Stenasellus</i> sp.				*	Ja
<i>Proasellus</i> sp.				*	Ja

LISTA DE ESPECIES ESTIGOBIAS CONOCIDAS DE ANDALUCÍA					
Crustacea	C	P	S	R	Provincias
<i>Iberobathynella paragracilipes</i> Camacho & Serban, 1998		*	*		Hu
<i>Iberobathynella celiana</i> Camacho, 2003				*	Se
<i>Paraiberobathynella fagei</i> Delamare Deboutteville & Angelier, 1950	*	*		*	Gr, Ma, Ja, Ca, Al
<i>Paraiberobathynella</i> sp.				*	Ma
<i>Hexabathynella sevillaensis</i> Camacho, 2005	*				Se
<i>Hexabathynella minuta</i> (Noodt & Galhano, 1969)				*	Se
<i>Hexaiberobathynella mateusi</i> (Galhano, 1967)			*	*	Gr, Ja
Familia Bathynellidae: ejemplares sin determinar		*			Hu
Thermosbaenacea					
<i>Tethysbaena tarsiensis</i> Wagner, 1991		*			Se
Copepoda					
<i>Paracyclops imminutus</i> Kiefer, 1929		*			Hu
<i>Megacyclops brachypus</i> Kiefer, 1954				*	Ja
<i>Dyacyclops</i> sp. gr. <i>crassicaudis</i> Sars, 1863				*	Ja
<i>Acanthocyclops robustus</i> Sars, 1863				*	Ja
<i>Attheyella wulmeri</i> (Kerherve, 1914)		*			Hu
<i>Parapseudoleptomesochra baetica</i> Rouch, 1986				*	Ma
<i>Parapseudoleptomesochra almohadensis</i> Rouch, 1986				*	Gr
<i>Parapseudoleptomesochra almoravidensis</i> Rouch, 1986				*	Gr
<i>Parapseudoleptomesochra balnearica</i> Rouch, 1986				*	Gr
<i>Parapseudoleptomesochra minoricae</i> (Chappuis et Rouch, 1959)				*	Se, Ma
<i>Parastenocaris andalusica</i> Enckell, 1965				*	Ma
<i>Parastenocaris kabiloides</i> Enckell, 1965				*	Ma
<i>Psamopsyllus arenaicus</i> Enckell, 1965				*	Ma
<i>Bryocamptus</i> sp.		*			Hu
Mollusca					
<i>Belgrandiella andalusensis</i> Boeters, 1983				*	Ja
<i>Boetersiella sturmi</i> Arconada & Ramos, 2001			*		Gr
<i>Horatia gatoa</i> Boeters, 1980	*				Ma
<i>Islamia schueleii</i> (Boeters, 1981)	*				Al
Acari					
<i>Stygomamersopsis anisitsipalpis</i> Cook, 1974				*	Ja
<i>Stygomamersopsis viedmai</i> Cook, 1974				*	Ma
<i>Barbaxonella ibérica</i> Cook, 1974				*	Ja
<i>Oxus oblongus</i> Kramer, 1879				*	Ma
<i>Lobohalacarus weberi</i> (Romijn & Viets, 1924)				*	Ja
<i>Soldanellonyx chappuisi</i> Walter, 1917				*	Ja
Oligochaeta					
<i>Trichodrilus moravicus</i> H.Rabe, 1937		*			Hu

Tabla 6.2. Lista de especies estigobias de Andalucía. C: cueva; P: pozo; S: sondeo; R: resurgencia. Los endemismos aparecen en rojo

moderadoras de la actividad metabólica y, por tanto, serían importantes de cara a la longevidad. Pero los cavernícolas tropicales viven a altas temperaturas y, sin embargo, viven más que sus parientes epigeos.

Con este breve resumen hemos tratado de sintetizar el conocimiento que se tiene de los patrones que exhibe la fauna acuática subterránea. Los datos morfológicos, funcionales, de desarrollo, ecológicos y evolutivos no son muchos y, en general, son simples registros u observaciones puntuales, no siempre bien interpretados. El medio subterráneo ofrece una gran variedad de fenómenos de interés evolutivo, que hemos querido mostrar en la más pura tradición de la "Historia Natural" del siglo XIX. No arriesgamos explicación evolutiva alguna, exponemos simplemente los hechos conocidos.

FAUNA ESTIGOBIA ANDALUZA

Se conocen más de 70 especies estigobias, la mayoría crustáceos (isópodos, anfípodos, copépodos, batineláceos y el único termosbaenáceo de toda España), algún molusco, algún oligoqueto y unas pocas especies de ácaros. También se han encontrado ostrácodos (crustáceos) en muchas ocasiones, pero ninguno ha sido estudiado a nivel específico. En la Tabla 6.3 se muestra el número de especies que se conocen de estos grandes grupos en cada una de las provincias andaluzas.

Número de taxa de fauna acuática subterránea de Andalucía				
	Oligoquetos	Moluscos	Ácaros	Crustáceos
Almería	0	1	0	6
Cádiz	0	0	0	5
Córdoba	0	0	0	1
Granada	0	0	0	13
Huelva	1	0	0	8
Jaén	0	1	4	17
Málaga	0	2	2	15
Sevilla	0	0	0	9
TOTAL	1	4	6	63

Tabla 6.3. Número de taxa de fauna acuática subterránea conocida en Andalucía. Datos inéditos, obtenidos de una base de datos de estigofauna española, desarrollada en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid

Los anfípodos son los crustáceos mejor representados, se conocen 25 especies (14 son endémicas; viven exclusivamente en esta zona del mundo), de las cuales 14 pertenecen al género *Pseudoniphargus* y 4 de ellas se han descrito de cuevas. Se han encontrado 16 especies de isópodos (13 endémicos; dos de cueva), de los cuales 5 son del género *Proasellus*. En España se conoce una única especie de termosbaenáceo, *Tethysbaena tarsiensis* Wagner, 1991 (*Monodella tarsiensis* según otros autores), que vive exclusivamente en un pozo en la provincia de Sevilla. Los sincáridos batineláceos, crustáceos exclusivos de las aguas subterráneas, también están muy bien representados en Andalucía; se conocen 7 especies (pertenecientes a 4 de los 5 géneros conocidos en España), de la familia *Parabathynellidae* (3 especies endémicas), y varias especies de la familia *Bathynellidae*, aún sin estudiar; dos especies de la familia *Parabathynellidae* se han encontrado en cavidades, *Paraiberobathynella fagei* (Delamare Deboutteville & Angelier, 1950)

(Cueva de la Pileta y numerosas localidades de toda España) y *Hexabathynella sevillaensis* Camacho, 2005, exclusiva de una cavidad sevillana (Cueva de Santiago el Grande). Por último, los copépodos están representados por 14 especies en Andalucía, de las cuales al menos 7 son endémicas y ninguna se ha descrito de cuevas.

La única especie de oligoqueto (lombriz acuática) que se conoce en el medio subterráneo de Andalucía es *Trichodrilus moravicus*, que es frecuente en otros muchos lugares.

Entre los moluscos sólo 4 especies estigobias se conocen en esta parte del mundo, todas ellas endémicas, y 2 de ellas descritas en cuevas.

Ninguna de las 6 especies de ácaros estigobios que se conocen en la zona son endémicas; ninguna ha sido encontrada en cuevas.

La mayoría de las especies identificadas proceden de pozos, surgencias y del medio intersticial de algunos de los ríos andaluces (Guadalquivir, Frío, Tinto, Fardes, Guadalbullón, etc.).

Se conocen solo 13 especies estigobias de 10 cavidades: 11 crustáceos, (7 son endémicos) y 2 moluscos endémicos. En la Tabla 6.4 pueden verse las cavidades muestreadas y las especies estudiadas en ellas.

Dada la extensión del karst de Andalucía y lo prometedor de los resultados de los pocos estudios de fauna acuática subterránea realizados, cabe esperar agradables sorpresas en el campo de la biodiversidad.

FAUNA CAVERNÍCOLA ACUÁTICA DE ANDALUCÍA	
Cueva de la Pileta (Benaolán, Málaga)	
<i>Paraiberobathynella fagei</i> Delamare Deboutteville & Angelier, 1950	
Cueva de Huididero-Gato (Montejaque / Benaolán, Málaga)	
<i>Pseudoniphargus stocki</i> Notenboom, 1987	
<i>Proasellus solanasi</i> Henry & Magniez, 1972	
<i>Horatia gatao</i> Boeters, 1980	
<i>Echinogammarus sp.</i>	
Cueva de Nerja (Nerja, Málaga)	
<i>Parapseudoleptomesochra baeticola</i> Rouch, 1986	
Cuevas de la Fajara (Canillas de Aceituno, Málaga)	
<i>Pseudoniphargus grandis</i> Notenboom, 1987	
Cueva de las Palomas o del Yeso (Baena, Córdoba)	
<i>Pseudoniphargus africanus</i> Chevreux, 1901	
Cueva del Agua (Sorbas, Almería)	
<i>Pseudoniphargus sorbasiensis</i> Notenboom, 1986	
<i>Islamia schuelei</i> Boeters, 1981	
Sistema de la Fuente del Peral (Sorbas, Almería)	
<i>Pseudoniphargus sorbasiensis</i> Notenboom, 1986	
<i>Echinogammarus sp.</i>	
<i>Proasellus sp.</i>	
Cueva de los Bermejales (Arcos de la Frontera, Cádiz)	
<i>Stenasellus magniezi</i> Escolá, 1976.	
Cueva de Santiago el Grande (Constantina, Sevilla)	
<i>Hexabathynella sevillaensis</i> Camacho, 2005.	
Complejo Motillas-Ramblazo (Cádiz-Málaga)	
<i>Proasellus sp.</i>	

Tabla 6.4. Lista de cavidades muestreadas desde el punto de vista de la fauna acuática en Andalucía, y especies que albergan. Los endemismos aparecen en rojo

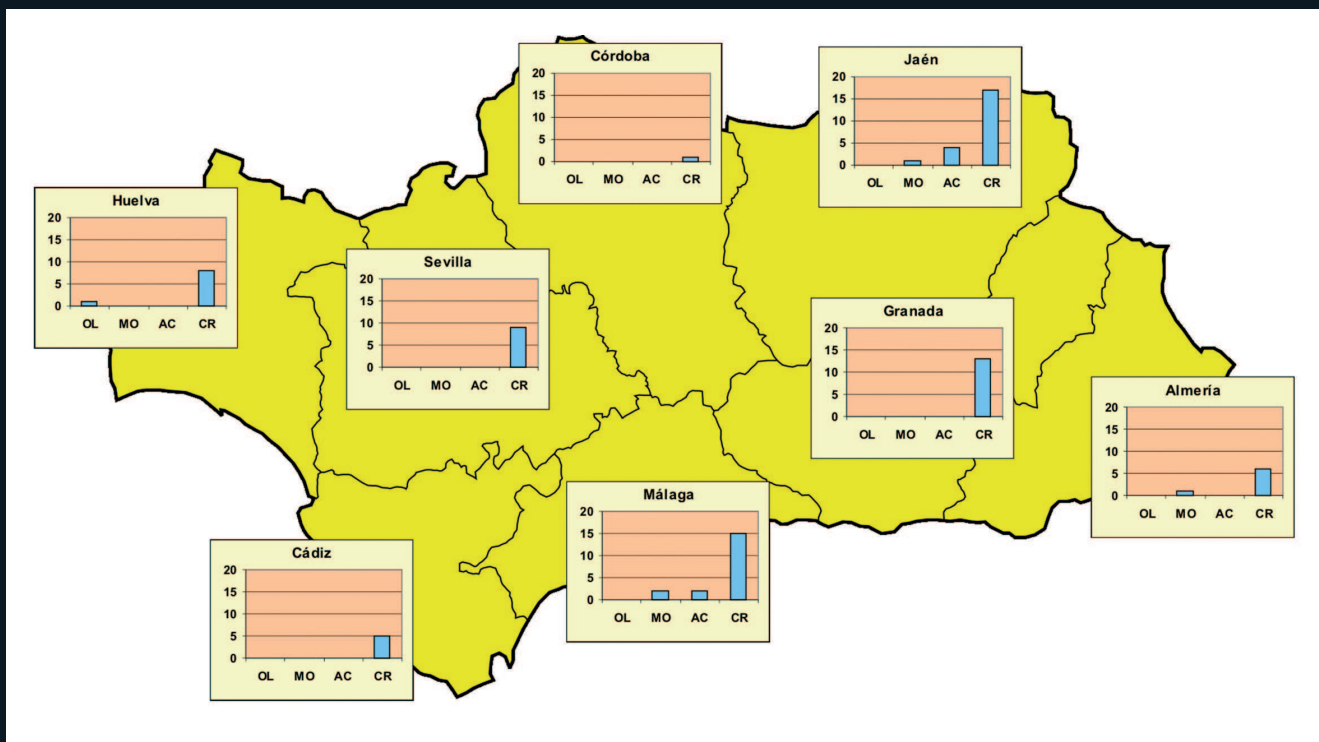


Figura 6.2. Número de taxa de la fauna acuática subterránea en Andalucía (Ver Tabla 6.3.)

REFERENCIAS

- [1] BARR, T.C. (1968). "Cave ecology and the evolution of troglites". En: Dobzhansky, Hecht y Steere eds., *Evolutionary Biology*, 2. North Holland Publishing Co. Amsterdam.
- [2] BARR, T.C.Jr. y HOLSINGER, J.R. (1985). "Speciation in cave fauna". *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, 16: 313-337.
- [3] BOTOSANEANU, L. (1986). "Stygofauna Mundi". E.J. Brill/Dr. W. Dackhuys, Leiden, 740 pp.
- [4] CAMACHO, A.I. (2003b). "An overview of the Distribution of the Parabathynellidae family (Crustacea, Syncarida, Bathynellacea) on the Iberian Peninsula". *Graellsia*, 59(1): 63-78.
- [5] CAMACHO, A.I. (2005). "Expanding the taxonomic conundrum: three new species of groundwater crustaceans (Syncarida, Bathynellacea, Parabathynellidae) endemic to the Iberian Peninsula". *Journal of Natural History*, 39 (2): 1819-1838.
- [6] CAMACHO, A.I.; BELLO, E.; BECERRA, J.M. y VATICON, I. (1992). "A Natural History of the subterranean environment and its associated fauna". En: *The Natural History of Biospeleology* (A.I. Camacho, ed.). Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, 7: 171-197. Madrid.
- [7] CULVER, D.C. (1982). "Cave life. Evolution and ecology". Harvard University Press, Cambridge, 189 pp.
- [8] DARWIN, C. (1859). "On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle of life". John Murray, London.
- [9] GINET, R. y DECOU, V. (1977). "Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines". Ed. Delarge, Paris, 345 pp.
- [10] JUBERTHIE, C. (1974). "Vie souterraine et reproduction". *Bull. Soc. Zool. France.*, 100(2): 177-201.
- [11] MAGNIEZ, G. (1978). "Quelques problèmes biogéographiques, écologiques et biologiques de la vie souterraine". *Bull. Scientifique de Bourgogne*, 3:21-35.
- [12] 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.
- [13] NOTENBOOM, J. (1987). "Species of the genus *Pseudoniphargus* Chevreux, 1901 (Amphipoda) from the Betic Cordillera of Southern Spain". *Bijdragen tot de Dierkunde*, 57 (1): 87-150.
- [14] NOTENBOOM, J. y MEIJERS, I. (1985). "Investigaciones sobre la fauna de las aguas subterráneas de España: lista de estaciones y primeros resultados". *Verslagen en technische Gegevens, Inst. taxon. Zoöl. Amsterdam*, 42: 1-85.
- [15] PENNAK, R. W. (1950). "Comparative ecology of the interstitial fauna of freshwater and marine beaches". *Ann. Biol.* 27(6):449-480.
- [16] RACOVITZA, E.G. (1907). "Essai sur les problèmes biospéologiques". *Arch. Zool. exp. et gén.*, 6: 371-488.
- [17] ROUCH, R. (1977). "Considerations sur l'écosystème karstique". *C.R. Acad. Sc. Paris*, 284(D): 1101-1103.
- [18] VANDEL, A. (1964). "Biospeologie: la biologie des animaux cavernicoles". Gauthier-Villars Editeur, Paris. 619 pp.



Gruta de Aracena (foto: Francisco Hoyos)