Oromí, P. (2010). 3. La fauna subterránea de Canarias: un viaje desde las lavas hasta las cuevas. En Afonso-Carrillo, J. (Ed.), *Volcanes: mensajeros del fuego, creadores de vida, forjadores del paisaje*. pp. 63-98. Actas V Semana Científica Telesforo Bravo. Instituto de Estudios Hispánicos de Canarias. ISBN: 978-84-614-3579-1.

3. La fauna subterránea de Canarias: un viaje desde las lavas hasta las cuevas

Pedro Oromí

Departamento de Biología Animal (Zoología).
Universidad de La Laguna

Los tubos de lava son ambientes subterráneos frecuentes en territorios volcánicos jóvenes en los que, además, también hay simas volcánicas y una amplia red de grietas, que junto con el denominado medio subterráneo superficial (MSS) conforman unos hábitats con características ambientales muy singulares. En Canarias, donde se ha catalogado un elevado número de tubos y simas volcánicas, en los últimos 25 años se ha demostrado que en estos ambientes subterráneos habita una rica fauna invertebrada que se ha desarrollado independientemente a la del continente africano próximo, y en la que todas las especies son endémicas, y algunas pertenecen a grupos animales inesperados.

Los animales estrictamente cavernícolas se han diferenciado aisladamente y son exclusivos de cada isla, o incluso de una zona dentro de la isla cuando existen barreras subterráneas que impiden la dispersión de los animales. Si no hay tales barreras, la misma especie puede estar presente en cuevas distantes, que aunque aparentemente no están conectadas entre sí, lo están de hecho por una red de grietas, y sobretodo por el MSS, que permiten la dispersión incluso en terrenos desprovistos de tubos volcánicos. Curiosamente es la fauna lavícola, aquella que coloniza las lavas abióticas después de las erupciones, la que también ocupa inicialmente los nuevos tubos volcánicos, para ir siendo sustituida por la fauna realmente cavernícola a medida que van surgiendo transformaciones debidas a la sucesión ecológica.

La fauna lavícola

Las coladas de lava están inicialmente desprovistas de seres vivos en cualesquiera de sus formas, de manera que las lavas recientes pueden ser consideradas ambientes abióticos. Sin embargo, poco a poco comienzan a llegar los primeros organismos vivos que se establecen en las lavas. Antes de la llegada de los primeros vegetales (cianobacterias, líquenes o briófitos), que con su capacidad de sintetizar compuestos generarán alimentos para otros organismos, un grupo singular de pequeños animales, los que componen la fauna lavícola, serán pioneros en la colonización de unos ambientes hasta ese momento totalmente estériles.

Las numerosas coladas históricas de Canarias no sólo se ha comprobado que albergan una imprevista abundancia en fauna invertebrada, sino que además, muchas especies parecen estar muy adaptadas para vivir en el que se suponía un 'ambiente estéril' (Martín *et al*., 1987; Martín & Oromí, 1990).

En un medio tan inhóspito como el lavícola, caracterizado en general por una insolación muy intensa, una humedad muy baja y con fuentes de energía utilizables muy escasas, las condiciones de vida son extremadamente duras. A pesar de todo esto, los lavícolas son capaces de explotarlo, de manera tan efectiva que cuando estas condiciones tan extremas comienzan a cambiar y ya es posible que otras especies puedan invadirlo, se produce una reducción drástica de sus poblaciones. Actúan por lo tanto como especies fugitivas capaces de colonizar ambientes vacíos, pero incapaces de mantenerse mucho tiempo en ellos. Dependiendo del clima local, esto puede suponer entre cien y varios cientos de años, valores realmente bajos para la sucesión ecológica en otros hábitats más maduros.

Los lavícolas son por lo general animales de hábitos nocturnos que durante el día se protegen de la insolación ocultándose entre las abundantes grietas superficiales de las lavas, y también en las más profundas si los valores de humedad subterránea son bajos. Algunas especies de las lavas estériles son de vida diurna, pero raramente se trata de estrictos lavícolas, y suelen hallarse también en terrenos más antiguos con vegetación.

Con respecto a las fuentes de alimentación de los animales lavícolas, la mayoría son carroñeros más o menos omnívoros y se alimentan de partículas orgánicas transportadas por el viento desde zonas próximas, o incluso desde las lavas más antiguas circundantes. Este aporte de alimento desde el aire ha sido interpretado como el 'maná' que permite el asentamiento de la vida (Ashmole & Ashmole, 1988). Este 'maná' está formado por propágulos vegetales y por animales vivos o moribundos que caen accidentalmente sobre las lavas, constituyendo lo que se conoce por 'plánctón aéreo'. El conjunto de hábitats sin producción primaria, cuyas comunidades animales se sustentan de materia orgánica traída por el viento,

reciben el nombre de sistemas aerolianos o eólicos (Swan, 1963, Edwards, 1987), incluyendo también desiertos extremos, glaciares y nieves persistentes, o zonas de alta montaña con escasísima vegetación macroscópica. Tanto en Hawaii (Howarth, 1979) como en el propio Teide (Ashmole & Ashmole, 1988) se ha constatado la existencia de comunidades de artrópodos viviendo del 'maná', en terrenos no excesivamente recientes pero con condiciones ambientales tan o más duras que en lavas de altitudes inferiores.

Con el paso del tiempo, serán las sucesivas etapas del proceso de sucesión quienes irán transformando las lavas estériles en terrenos más maduros, donde finalmente se asentará la vegetación potencial de la zona y su fauna climácica. Las primeras etapas de la sucesión vegetal las marca el asentamiento de algunos líquenes y algunos briófitos (Fig. 1). La presencia de estos organismos productores de alimento proporciona nuevas posibilidades para algunas especies como los colémbolos de los géneros *Entomobrya* y *Pseudosinella*, que pueden alimentarse de ellos (Martín & Oromí, 1990).

Sin embargo, a medida que las plantas comienzan a colonizar las lavas empieza a reducirse la presencia de lavícolas. El declive de la fauna lavícola se debe a la competencia que ejerce la fauna climácica que se hará dominante con el asentamiento de las plantas. Las lavas recientes se caracterizan por la absoluta ausencia de ecotono en sus bordes, de forma que el cambio de condiciones ambientales respecto a terrenos limítrofes tiene lugar bruscamente en un espacio mínimo. Hasta tal punto son desplazadas las especies estrictamente lavícolas de los terrenos menos recientes, que son incapaces de alejarse siquiera unos escasos metros de la lava estéril, como ha podido comprobarse con muestreos testigo realizados en Lomo Negro en El Hierro (Martín *et al*., 1987) y en 'islotes' de Timanfaya en Lanzarote (Ashmole *et al*., 1990; Martín & Oromí, 1990).

Sólo muy cerca de la costa, en las coladas de lavas antiguas donde la salinidad limita el desarrollo de muchos vegetales, ciertos lavícolas tolerantes a estas condiciones ambientales (lavícolas halófilos) continúan siendo abundantes. Es muy probable que los lavícolas refugiados en estos ambientes costeros sean los que colonicen nuevas lavas cuando las coladas de una nueva erupción volcánica alcancen la costa (Martín & Oromí, 1990; Ashmole *et al*., 1992). Esta estrecha banda halófila constituiría un refugio transitorio para los lavícolas en lugares como Canarias, donde las erupciones son actualmente escasas y no hay una continuidad espacio-temporal de lavas recientes (Fig. 2).

En un detenido estudio llevado a cabo en lavas de diferentes edades en La Palma y El Hierro, Ashmole *et al*. (1992) pudieron demostrar que la desaparición de la fauna lavícola en las lavas tiene lugar antes en la superficie que en las cuevas subyacentes. La sucesión ecológica va

Fig. 1. Después de las erupciones volcánicas, las lavas (arriba) son totalmente abióticas, pero antes de que se inicie la colonización vegetal por líquenes y musgos (en medio), posteriormente reemplazados por vegetación vascular (abajo), los pioneros colonizando las lavas son los invertebrados de la fauna lavícola (Fotos P. Oromí y L. Sánchez-Pinto).

Fig. 2. Las coladas lávicas cercanas a la costa en las que la maresía limita el crecimiento de los vegetales constituyen un refugio para los lavícolas, que son desplazados de las coladas maduras. Desde estos ambientes colonizarán las nuevas coladas abióticas que al formarse lleguen hasta la costa (Foto: P. Oromí).

actuando en ambos hábitats, pero la principal transformación que afecta a los lavícolas, el aumento de disponibilidad de alimento y consiguiente competencia de otras especies animales, tiene lugar mucho antes en superficie que en el interior de cuevas y grietas profundas. Al irse colonizando la superficie de la lava por plantas, los lavícolas se internan en las cuevas subyacentes, todavía secas, donde las nuevas especies invasoras no pueden penetrar por escasez de alimento.

Cuando en fases más avanzadas la lava se cubre de suelo y abundante vegetación, la cueva se aísla mejor del medio exterior y aparecen las condiciones extremas de oscuridad y alta humedad del medio subterráneo, siendo ahora las especies cavernícolas quienes desplazan a los lavícolas. Las cuevas, a largo plazo, acabarán por colmatarse y destruirse, desapareciendo finalmente la fauna adaptada a ellas. Así pues, las especies lavícolas son primocolonizadoras tanto de las lavas recientes como de cuevas, pero en estas últimas permanecen más tiempo porque los primeros cambios de tipo trófico tardan más en aparecer (Fig. 3).

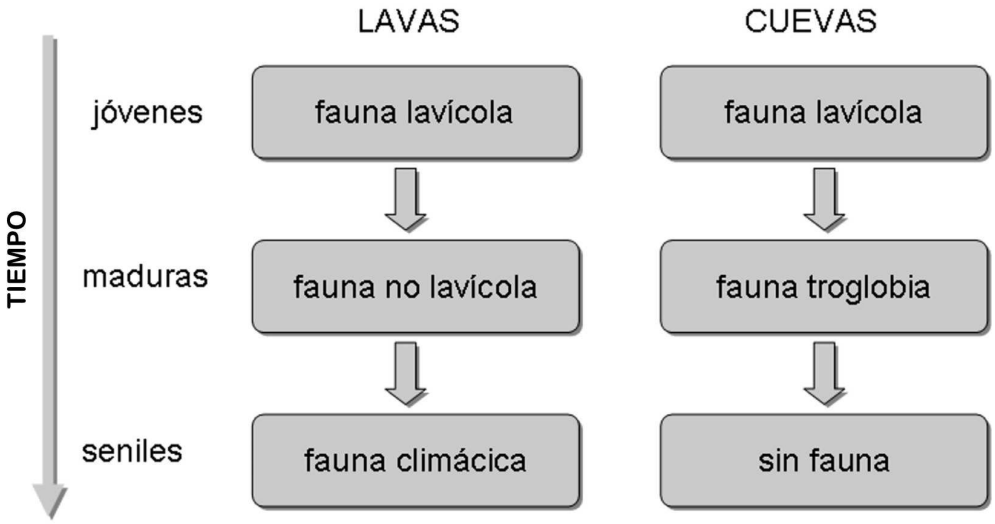


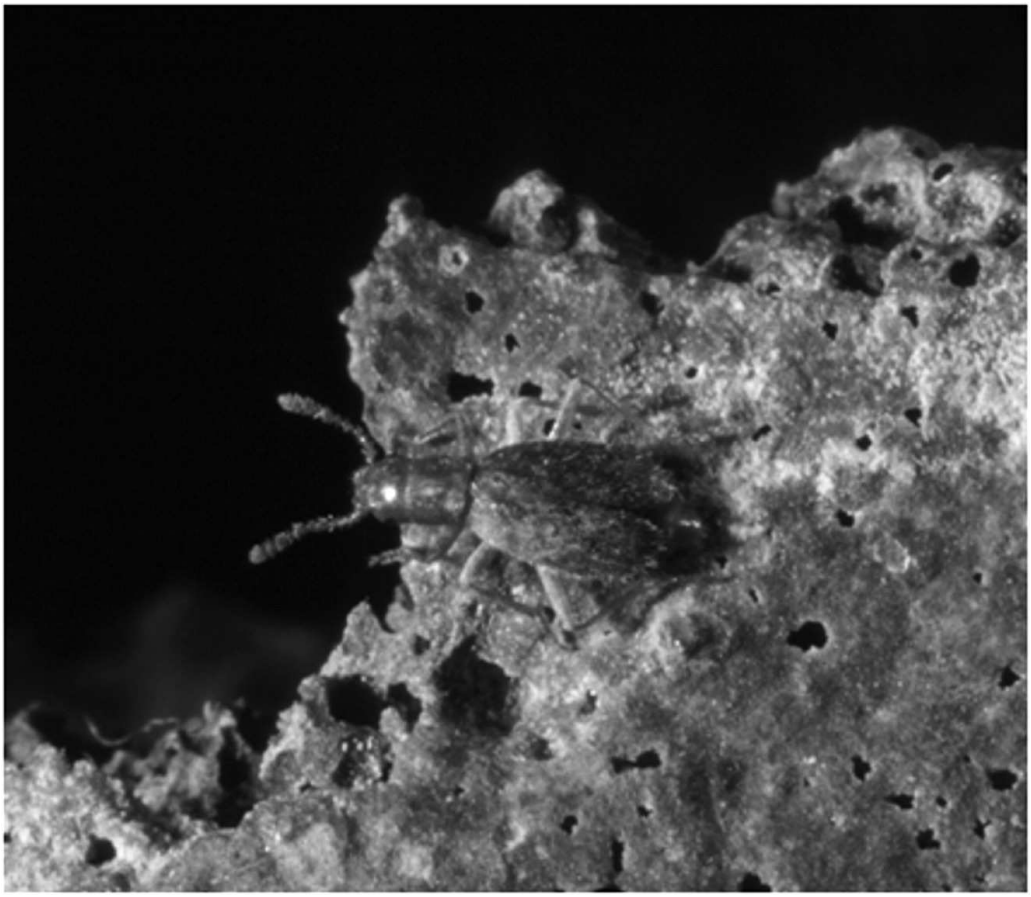
Fig. 3. Representación esquemática de la sucesión animal que tiene lugar en lavas y cuevas, en ambos casos iniciada por la fauna lavícola.

Entre la fauna lavícola de Canarias se encuentran diversos artrópodos (Figs 4-10), generalmente endémicos y con distribución en muchas islas si son especies exclusivamente costeras, y más limitada a una o pocas islas cuando colonizan lavas del interior. Cabe destacar los escarabajos *Gietella fortunata* de lavas costeras de casi todas las islas, e *Ifnidius petricola* de lavas de zonas bajas de Lanzarote e islotes; las tijeretas *Anataelia canariensis* de Tenerife y *A. lavicola* de El Hierro y La Palma, donde colonizan lavas desde la misma costa hasta las mayores altitudes; y el grillo *Hymenoptila lanzarotensis* propio de Lanzarote y Fuerteventura. Algunos artrópodos de más amplio espectro ecológico, como el opilión *Bunochelis spinifera* o el pececillo de plata *Ctenolepisma lineata*, pueden ser muy abundantes en determinadas lavas recientes, compitiendo con los lavícolas estrictos; de hecho en las lavas del Parque Nacional del Teide son las especies predominantes (Oromí *et al*., 2002). En general se ha observado que las comunidades lavícolas son de escasa riqueza específica, pero sorprendentemente abundantes en individuos, sobre todo teniendo en cuenta que la producción primaria local es casi nula.

El medio subterráneo terrestre

En el presente se tiene una visión amplia del medio subterráneo y se considera que toda cavidad, cualquiera que sea su tamaño (cuevas, tubos volcánicos, red de fisuras, microespacios, cavidades artificiales, etc.) es un hábitat potencial para las especies subterráneas terrestres, siempre que

Figs 4 y 5. Hembra de la tijereta de malpaís (*Anataelia lavicola*) (arriba) y del escarabajo *Ifnidius petricola* (abajo) (Fotos: P. Oromí).



Figs 6 y 7. Macho de *Anataelia canariensis* (arriba) y *Gietella fortunata* (abajo) un lavícola común en las coladas lávicas próximas a la costa (Fotos: P. Oromí).

Figs 8 y 9. Hembra del grillo *Hymenoptila lanzarotensis* (arriba), y el opilión *Bunochelis spinifera* (abajo) (Fotos: P. Oromí y M. Arechavaleta).

cuente con los parámetros ambientales apropiados y disponga de fuentes de alimentación. Las cuevas y galerías no son sino una parte del ecosistema subterráneo, cuyas dimensiones internas permiten acceder a las personas. Pero el medio subterráneo es mucho más extenso, incluyendo a menudo el subsuelo de terrenos carentes de cavidades amplias con dimensiones tales que consideramos como cuevas. Para distinguir los diferentes espacios existentes en el medio subterráneo de terrenos volcánicos Howarth (1973) acuñó los términos microcavernas (de pocos milímetros), mesocavernas (de pocos centímetros) y macrocavernas, estas últimas equivalentes a nuestro concepto de cueva. El ámbito que abarca el medio subterráneo ha sido frecuentemente objeto de controversia, y actualmente se tiende a considerar como tal todo espacio existente bajo la superficie del suelo. Pero es importante distinguir entre el medio endogeo o edáfico, que incluye el suelo en sí y es la capa más superficial, y el medio hipogeo constituido por la roca madre subyacente (Fig. 11). La distinción no es baladí, dado que las condiciones ambientales son muy distintas en ambos medios, y también la fauna que los ocupa.

Fig. 10. *Ctenolepisma* sp., muy abundante en las lavas, es un pariente cercano de los pececillos de plata (Foto: P. Oromí).

Dentro del medio hipogeo hay que distinguir entre el **medio subterráneo profundo** (en adelante **MSP**), formado por la roca madre

compacta, y el denominado **medio subterráneo superficial** (en lo sucesivo **MSS**) constituido por una capa de roca fragmentada interpuesta entre la roca compacta y el suelo edáfico. Este MSS puede tener varios orígenes: (a) por simple meteorización de la roca en el proceso de formación del suelo; (b) por acúmulo de coluvios de ladera, bien de origen glaciar en montañas continentales, o por fragmentación mecánica de roquedos en otras latitudes; o (c) por formación de escorias de lava volcánica que desde su formación tienen gran cantidad de espacios internos interconectados.

Todos estos tipos de MSS, si quedan aislados del medio exterior por una suficiente capa de suelo, pueden tener las condiciones ambientales parecidas al hábitat cavernícola. El descubrimiento del MSS, inicialmente en Francia (Juberthie *et al*., 1980) y más tarde en otros lugares, incluyendo Canarias (Oromí *et al*., 1986), sirvió no sólo para ampliar notablemente los límites y la extensión del medio subterráneo, sino que además contribuyó a explicar el desplazamiento y la propagación de las especies bajo tierra.

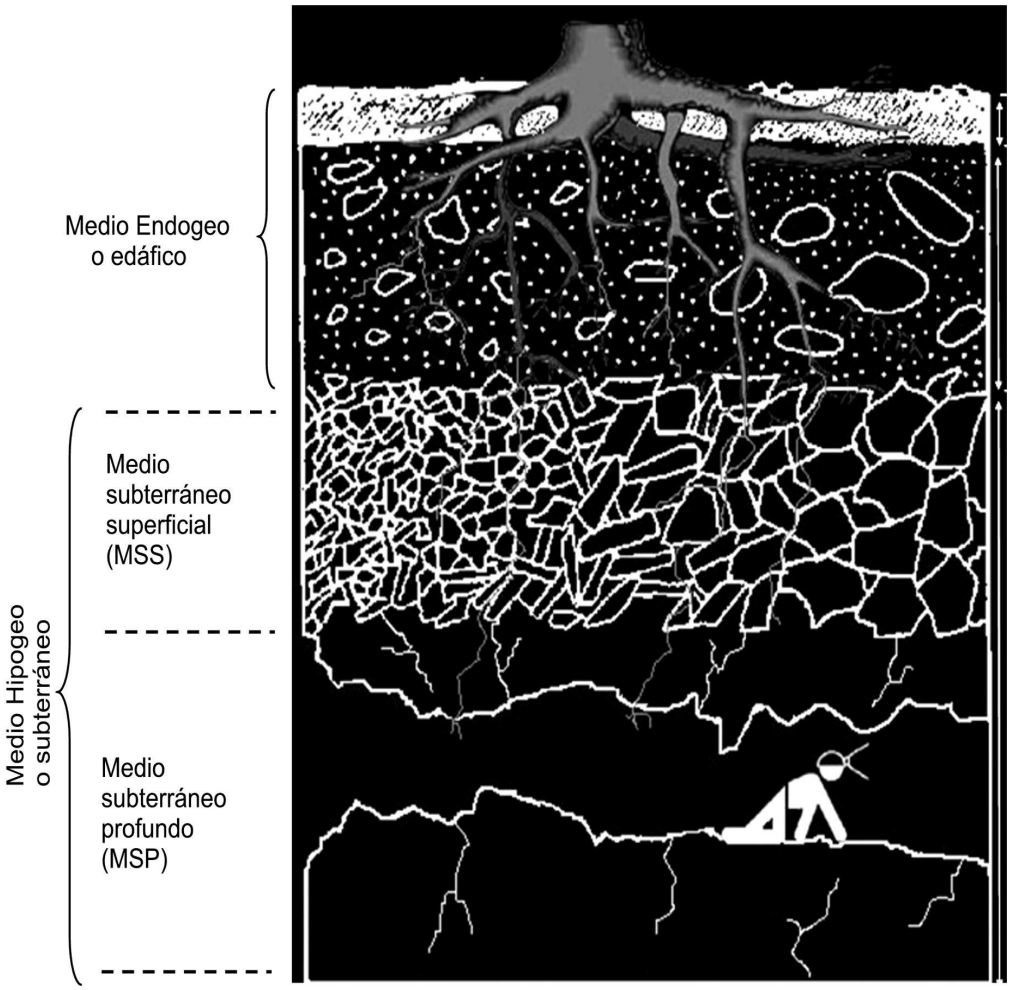


Fig. 11. Situación del medio endogeo o edáfico y el medio hipogeo o subterráneo, este ultimo subdividido en medio subterráneo superficial (MSS) y medio subterráneo profundo (MSP).

En los territorios volcánicos puede encontrarse medio subterráneo superficial de cualquiera de los tres tipos expuestos. Sin embargo el que más abunda, al menos en islas o zonas con terrenos no muy antiguos, es el que ha sido definido como medio subterráneo superficial volcánico (MSSv) (Oromí *et al*., 1986; Medina & Oromí, 1990). Tiene que ver principalmente con las lavas 'aa' (malpaíses) que dan lugar a un ambiente rico en pequeñas oquedades configurando una enmarañada red de microespacios, que con el paso del tiempo quedan aislados del exterior por el medio edáfico (Figs 12 y 13).

Fig. 12. Las coladas 'aa' del volcán de Arafo (Tenerife) han configurado un extenso medio subterráneo superficial volcánico (MSSv) sobre la roca basáltica (Foto: P. Oromí).

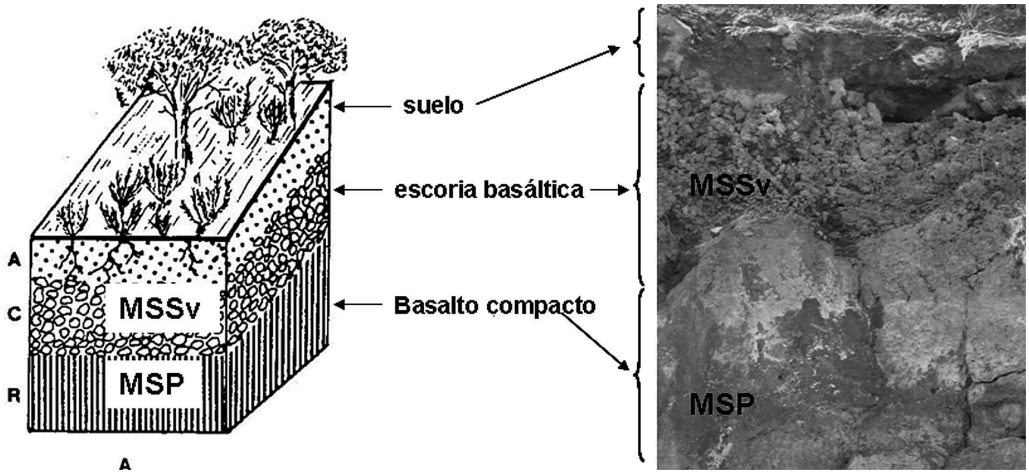


Fig. 13. Esquema de la disposición del medio subterráneo superficial volcánico (MSSv), en el que la escoria basáltica sobre el basalto compacto del medio subterráneo profundo (MSP) configura una amplia red de microespacios hipogeos (Ilustración y foto: P. Oromí).

El MSSv se caracteriza por constituir una extensa red que puede servir para interconectar macrocavernas físicamente muy alejadas. Además, se ha comprobado que el MSSv constituye la vía por la que los lavícolas han colonizado los tubos volcánicos. Por el contrario, las lavas 'pahoehoe' (lavas cordadas o lajiales), mucho más compactas, no reúnen condiciones para configurar un MSS.

Parámetros ambientales del medio subterráneo

Las condiciones ambientales en el medio subterráneo profundo (cavernícola o de otra índole) son muy marcadas, conformando una serie de hábitats muy peculiares. Existe una oscuridad total perpetua; una elevada humedad relativa; una compleja red tridimensional de espacios, con conductos y galerías de muy diversos tamaños; en ocasiones hay elevadas concentraciones de dióxido de carbono y otras mezclas de gases (incluyendo gases letales); el contenido de oxígeno disuelto en las aguas es bajo (con aguas que pueden quedar a veces estancadas, o aisladas periódicamente del drenaje habitual, o incluso anegar completamente el espacio por crecidas, aunque estas circunstancias se dan muy raramente en terrenos volcánicos); existen sustratos rocosos amplios, húmedos y con superficies verticales resbaladizas; y las fuentes de alimento son generalmente escasas y desigualmente distribuidas en el tiempo, con ausencia de organismos fotosintetizadores y materiales vegetales verdes (Martín & Oromí, 1986; Galán & Herrera, 1998). La actividad quimiosintética por parte de microorganismos autolitotrofos es nula o muy escasa, salvo casos excepcionales donde haya emanaciones sulfurosas, como en Peştera Mobile en Rumanía, o en medios subterráneos muy profundos (- 2.000 m) donde tienen lugar reacciones de metanogénesis (Culver & Pipan, 2009). En Canarias no se conoce ninguna cueva donde se haya valorado la existencia de quimiosíntesis, ni tan siquiera que tenga emanaciones apreciables sulfurosas o de otro tipo; sin embargo en Azores existen algunas simas (nunca en tubos volcánicos) donde sí las hay, como la Furna do Enxofre en la isla Graciosa, que debe ser cerrada a las visitas cuando se detecta aumento en la actividad gaseosa.

Las principales fuentes de alimentación con las que cuentan los habitantes de las cuevas son los materiales orgánicos procedentes de la superficie, transportados hasta estos ambientes por el agua y la gravedad. La mayor parte del alimento llega al hábitat subterráneo generalmente bajo la forma de detritos junto con las aguas de infiltración o vía sumideros. La fauna adventicia, tanto los propios organismos como sus cadáveres y sus producciones, también forma parte del aporte de materia orgánica disponible para los cavernícolas. En este sentido es particularmente importante el aporte de guano por las colonias de murciélagos, que en

definitiva supone materia orgánica traída del exterior; sin embargo en Canarias este fenómeno es casi inapreciable, dada la ausencia de colonias importantes de murciélagos troglófilos.

Conviene tener en cuenta que los hábitats subterráneos están ocupando un espacio tridimensional y sus límites con los ecosistemas de la superficie no sólo son horizontales sino sobre todo verticales. Por ello, en las áreas volcánicas debe entenderse que una importante cantidad de energía, bajo la forma de materia orgánica, está siendo continuamente extraída de la superficie e incorporada a la red de huecos subterráneos.

Figs 14 y 15. En el medio subterráneo profundo de los territorios volcánicos, tanto las simas (izquierda) como los tubos (derecha) son las macrocavernas a las que el hombre puede acceder (Fotos: J.S. Socorro).

En las regiones volcánicas los tubos y las simas son las formaciones más representativas del medio subterráneo, ya que por sus dimensiones permiten ser investigadas directamente por el hombre (Figs 14 y 15). Los tubos volcánicos deben ser considerados como estructuras geológicas efímeras puesto que se construyen a veces en pocas horas o días, y desde un principio se inicia su proceso de destrucción. El techo de los tubos al estar muy próximo a la superficie puede ser fácilmente erosionado por las condiciones climáticas y por efecto de la vegetación. El colapso del techo de los tubos (jameos) supone el final del hábitat subterráneo. En terrenos antiguos tanto las cuevas en sí como la red de grietas que las rodea suelen ir

colmatándose de materiales arcillosos que las impermeabilizan y acaban anegándolas, con lo cual dejan de ser parte de un medio habitado al no poder recibir materia orgánica del exterior. Howarth (1973) calculó que en Hawaii los tubos volcánicos en zonas de escasa pluviometría podían alcanzar una edad máxima de 500.000 años antes de su destrucción, y bastante menos en zonas húmedas. En Canarias podrían aplicarse valores similares, aunque la Cueva del Llano (Fuerteventura) haya sido datada en unos 900.000 años (Carracedo, com. pers.), siendo probablemente un caso extraordinario de persistencia dada la aridez del clima y la escasa pendiente del terreno, que han aminorado la erosión (Fig. 16).

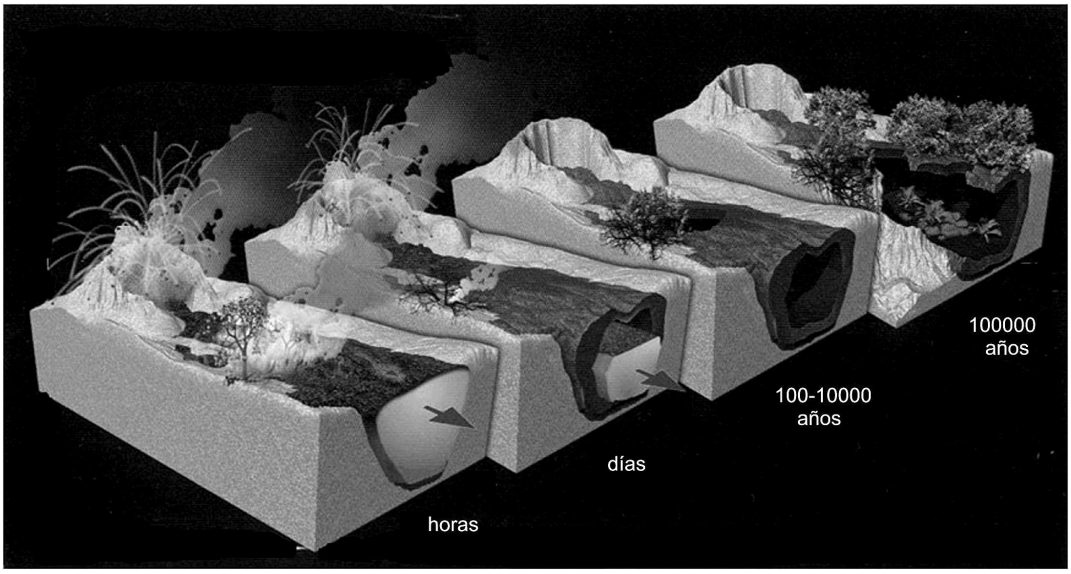


Fig. 16. Esquema donde se muestra la vida efímera, desde el punto de vista geológico, de los tubos volcánicos. Se forman en un espacio de tiempo muy breve y comienzan a ser erosionados rápidamente. La destrucción del techo, casi siempre próximo a la superficie, supone el fin de este ambiente subterráneo (Ilustración: Nuno Farinha, en Costa *et al.*, 2008).

La proximidad de los tubos a la superficie permite que con frecuencia las porciones terminales de raíces de las plantas de la superficie atraviesen el techo de la cavidad, lo que supone un aporte importante de materia orgánica para la fauna de la caverna (Fig. 17). En general, el MSS está más próximo a la superficie que las cuevas o la red de grietas del MSP, por lo que suele disponer de mayor cantidad de materia orgánica, y las restricciones para la fauna epigea son menores que en el MSP.

Adaptaciones morfológicas: troglomorfismo

Para la fauna subterránea se utiliza una terminología especializada que, desde las propuestas iniciales de Schiner (1854) y Racovitza (1907) hasta hoy (Sket, 2008) han sufrido ciertas variaciones. Actualmente se denomina

Fig. 17. Los techos de los tubos volcánicos son ocasionalmente atravesados por las raíces de la vegetación externa, lo que supone una fuente de alimento en el ambiente hipogeo (Foto: P. Oromí).

troglobios o troglobiontes a los animales que han evolucionado adaptándose de tal forma a la vida en el medio hipogeo, que deben llevar a cabo todo su ciclo vital en él, no pudiendo salir nunca al exterior; son residentes obligados y permanentes de este medio. Se trata de animales que proceden de ancestros que habitaban el medio epigeo, y que se han introducido paulatinamente en el medio hipogeo a lo largo de todo un proceso evolutivo. Así, los troglobios representan el máximo nivel de adaptación a este ambiente, y se distinguen de los denominados **troglófilos**, animales que suelen vivir en cuevas pero pueden salir de ellas para dispersarse o para otros menesteres. Se suele distinguir entre **eutroglófilos** cuando son residentes permanentes pero facultativos de hábitats subterráneos; y **subtroglófilos** los que, bien siendo obligados o facultativos del medio subterráneo, están asociados con medio epigeos en parte de su ciclo vital (p.ej. murciélagos que deben alimentarse en el exterior). Finalmente los **trogloxenos** se hallan en el medio subterráneo de forma accidental y esporádica, y no presentan ningún tipo de carácter o modificación adaptativa particulares.

La fauna típica del medio hipogeo, la llamada fauna troglobia o troglobionte, se caracteriza por presentar una serie rasgos anatómicos,

fisiológicos y de comportamiento (etológicos), que son comunes a todas las especies cavernícolas estrictas, independientemente de la región geográfica o del grupo zoológico al que pertenezcan. El conjunto de caracteres constituye un síndrome conocido por **troglomorfismo**, que a pesar de su etimología no se aplica solamente a los habitantes de las cuevas, sino en general a todos los animales con adaptaciones al medio hipogeo.

Los caracteres anatómicos más frecuentes en los organismos troglomorfos son la reducción y atrofia del aparato ocular, el adelgazamiento de los tegumentos y la pérdida de la pigmentación, la elongación del cuerpo y los apéndices, la reducción o atrofia de las alas (que supone una reducción de su capacidad de dispersión), mientras que, por el contrario, la dotación sensorial no óptica (quimio-, higro-, termo- y mecanorreceptores) resultan significativamente incrementados.

Desde el punto de vista fisiológico es habitual encontrar una tasa metabólica muy reducida, con un bajo consumo de oxígeno y particular resistencia a bajas concentraciones del mismo, hábitos alimentarios variados y resistencia al ayuno. Por último, etológicamente se observa una pérdida de los ritmos internos habituales como el circadiano (debido a la ausencia de luz) o ritmos estacionales (debido a la estabilidad ambiental), y con frecuentes períodos de letargo, descenso de la agresividad y menores reacciones de escape.

El término 'troglomorfismo' fue introducido por Christiansen (1962) para designar aquellos caracteres fenotípicos que caracterizan la evolución cavernícola y sirven para identificar a los organismos adaptados al ambiente de las cuevas. Para Christiansen los términos **troglobio** y **troglófilo** son poco adecuados porque no reflejan claramente el grado de adaptación de los organismos a las cuevas. La exclusividad de vivir en cuevas no es un buen criterio, porque habitualmente hay muchas dificultades para verificar si una especie completa o no la totalidad de su ciclo vital en ellas. Por ello, Christiansen propuso basar la distinción en la fenología de los cavernícolas, empleando '**troglomorfo**' para las especies con claras adaptaciones morfológicas, '**ambimorfo**' para aquéllas con ligeras adaptaciones aparentes, y '**epigeomorfo**' para las especies que presentan los mismos caracteres de las epigeas, aún viviendo y reproduciéndose en las cuevas; y seguía utilizando el término trogloxenos para las especies meramente accidentales. De este modo, se pueden separar los elementos de la fauna subterránea por su morfología y no por su exclusiva presencia en el ambiente subterráneo.

Entre los representantes de la fauna subterránea de las islas Canarias, la araña *Meta bourneti* (Fig. 18) constituiría un ejemplo de epigeomorfo (troglófilo bajo el criterio ecológico), y las cucarachas *Loboptera cavernicola* de ambimorfo y *Loboptera subterranea* de troglomorfo (ambas troglobias bajo el criterio ecológico) (Figs 19 y 20). Los trogloxenos

siempre serían epigeomorfos, y no deberían considerarse representantes de la fauna subterránea por su condición de ocasionales.

Figs 18 y 19. *Meta bourneti* es un típico troglófilo, que conserva sus ojos y pigmentación (arriba), y *Loboptera cavernicola* es un troglobio de tipo ambimorfo, de vida obligada en cuevas pero todavía con ojos útiles, dado que vive en una sima con penumbra (abajo) (Fotos: P. Oromí).

Fig. 20. *Loboptera subterranea* es una especie troglomorfa, peteneciente a un género muy diversificado que incluye también especies ambimorfas (Foto: P. Oromí).

En organismos que proceden de medios de transición, como el medio edáfico o el intersticial acuático, algunos caracteres 'troglomorfos' son verdaderamente preadaptaciones que fueron adquiridas en su ambiente de origen. La despigmentación y la anoftalmia, o la elongación del cuerpo y apéndices, en muchos casos resultan adaptaciones adquiridas progresivamente al colonizar el medio hipogeo, de forma que el estado ambimorfo puede ser un paso de transición hacia el troglonorfismo, o bien una fase final si una presión ambiental concreta no le exige mayores adaptaciones. Por lo tanto, los troglomorfismos no son caracteres absolutos que pueden ser generalizados en todos los casos, sino que deben ser definidos después de una adecuada comparación con los ancestros de sus respectivos linajes y con sus epigeos relacionados. Los caracteres troglomorfos muestran convergencia entre distintos grupos, pero sin embargo pueden variar ampliamente de un grupo zoológico a otro. Hay troglomorfos despigmentados pero aún con pequeños ojos, y troglomorfos anoftalmos que todavía conservan pigmentación.

Por otra parte, la despigmentación y la anoftalmia son caracteres comunes tanto a especies troglobias como edafobias, y a menudo se ha intentado ver en estas últimas la transición hacia los troglobios. Pero no debe tomarse como una generalización, pues muy frecuentemente los

edafobios son de tamaño mucho menor, nunca tienen apéndices elongados y, sobre todo, están adaptados a sobrevivir en un ambiente mucho más rico en materia orgánica que el medio hipogeo. Por otra parte, aunque hay linajes que incluyen tanto especies troglobias como edafobias, más frecuentemente las faunas endogea e hipogea están formadas por grupos taxonómicos distintos.

El término troglomorfismo fue más tarde extendido también a caracteres fisiológicos y etológicos. Es importante destacar que los principales caracteres troglomorfos (mencionados más arriba) no son generalizables a todos los grupos zoológicos, y que si son considerados de forma aislada tampoco son exclusivos del ambiente cavernícola.

Hoy se sabe que muchos troglomorfos habitan no sólo en cuevas y otros medios hipogeos como el MSS, sino también en algunos ambientes subterráneos transicionales. Del mismo modo, algunos ambimorfos pueden habitar simultáneamente en cuevas y medios epigeos transicionales, como los que tienen una elevada humedad o con similares características. En resumen, los organismos hipogeos pueden estar limitados a las cuevas o a hábitats muy similares. Son estos organismos los que presentan tendencias paralelas y convergentes, tanto en su anatomía, como fisiología, etología y estrategia de vida, lo que en conjunto ha sido definido como 'troglomorfismo' o 'síndrome troglomórfico'.

Origen y evolución de la fauna hipogea

En los procesos de colonización de nuevas áreas normalmente tiene lugar una secuencia de sustitución de faunas como parte del proceso de sucesión ecológica, de forma que el nuevo hábitat en primer lugar lo ocupan organismos oportunistas, de gran capacidad de dispersión, y en posteriores etapas de la sucesión son sustituidos por especialistas, que son capaces de utilizar los recursos del medio con mayor eficiencia. Si tratamos el medio hipogeo como un medio gradual en el espacio, en el que existe una adversidad creciente a medida que profundizamos en él, podemos entender la evolución troglobia como un proceso en etapas sucesivas.

La zona superficial y transicional de la red de cavernas puede ser ocupada por una población accidental (trogloxena), que tiene su origen en ambientes próximos al cavernícola o en ambientes transicionales. En el proceso de colonización de hábitats oscuros con elevada humedad, los organismos deberán enfrentarse a unas condiciones físicas y tróficas claramente diferentes de las epigeas. La adquisición adaptativa de mecanismos que les permitan regular con éxito el balance hídrico, completar la reproducción y obtener alimento en la zona oscura, tendrá lugar mediante cambios que iniciarán la divergencia con sus ancestros epigeos.

Fig. 21. *Alevonota canariensis*, coleóptero estafilínido de cuevas de Tenerife. (Foto: P. Oromí).

Fig. 22. *Cixius pinarcolladus*, hemíptero troglobio de cuevas de La Palma que se alimenta de savia de raíces (Foto: P. Oromí).

Fig. 23. *Trechus benahoaritus* es un pequeño carábido ambimorfo endémico de La Palma (Foto: P. Oromí).

Fig. 24. *Domene vulcanica*, una de las especies más troglomorfas de Canarias (Foto: P. Oromí).

Sin embargo, mientras los ambimorfos no superen un nuevo escalón, su adaptación a la vida en las cuevas no los convertirá en seres muy modificados. Es necesaria una nueva presión de selección para que los organismos ambimorfos pasen a ser troglomorfos, y esta presión sólo se alcanza en el ambiente profundo del medio hipogeo. El resultado serán organismos con un grado mayor de modificación, muy especializados, y por lo tanto muy eficientes para la supervivencia en hábitats con unas condiciones ambientales muy rigurosas, como ocurre en las cavernas y el MSP en general.

De acuerdo con Galán & Herrera (1998), el proceso de colonización de las cuevas podría resumirse en tres etapas: (1) entrar y sobrevivir en las cuevas (básicamente en el ambiente superficial y en menor medida en el intermedio); (2) reproducirse y propagarse en algunas áreas del hábitat hipogeo (principalmente en el ambiente intermedio o en medios transicionales); y (3) evolucionar hacia linajes con caracteres troglomorfos (básicamente en el ambiente profundo).

Cada nivel necesita al anterior como precursor, pero no al posterior como resultado. Generalmente la existencia de preadaptaciones tiene importancia para poder alcanzar los dos primeros niveles, pero no el tercero. La evolución troglobia está caracterizada por el paso del nivel 2 al 3. Por esta razón, muchos taxones en distintos grupos zoológicos son considerados troglófilos y son muy comunes en cuevas de todo el mundo. Sin embargo, permanecen como troglófilos y no evolucionan hacia formas troglobias en esos grupos.

Por el contrario, a pesar que son pocos taxones los que pasan del nivel 2 al 3, la capacidad de adaptarse al medio profundo hace que tengan un mayor número de especies en el nivel 3 que en el 2. Los troglófilos que son capaces de invadir la zona profunda, podrán explotar temporalmente los recursos tróficos disponibles, pero la mayor dificultad para establecerse radicará en su habilidad para localizar pareja y reproducirse. Este logro es decisivo, y sino mueren, deberán regresar al ambiente intermedio para completar su ciclo vital. Después de repetidos intentos, y alcanzado el éxito de sobrevivir y reproducirse en la zona profunda, esta población divergente tiene la posibilidad de extenderse en el nuevo hábitat y desarrollarse como troglomorfo (Galán & Herrera, 1998).

El origen de las especies troglobias se había considerado tradicionalmente como resultado de especiaciones alopátricas provocadas por cambios ambientales acentuados, que obligarían a las poblaciones epigeas a invadir el medio subterráneo y desaparecer de la superficie, extinguiéndose o bien desplazándose a otras latitudes. Esta sería la **hipótesis del relicto climático** (HRC) (Barr, 1968) basada en las observaciones sobre las faunas templadas de Europa y Norteamérica, donde el efecto de las glaciaciones sería el causante de dichos aislamientos.

Sin embargo, el descubrimiento de faunas troglobias en zonas tropicales no afectadas por las glaciaciones, y la presencia de ancestros epigeos en las mismas áreas donde hay troglobios en el subsuelo han conducido a considerar otras posibilidades. Hay que contemplar los troglomorfismos como adaptaciones, desde un punto de vista evolutivo, al ambiente profundo del subsuelo. Esto quiere decir que se producen mediante adaptaciones que no son otra cosa que modificaciones fenotípicas en un linaje de organismos que de este modo incrementan sus posibilidades de supervivencia, de competitividad o de eficiencia. Sin embargo, desde un punto de vista ecológico, tanto los troglófilos como los troglobios son formas 'adaptadas' al ambiente de las cuevas, aunque que de maneras diferentes y a distintos biotopos. Esta doble visión de las adaptaciones puede haber creado cierta confusión en el pasado, pero en la actualidad existen muchas evidencias que indican que los troglomorfismos están sujetos a selección natural, y por lo tanto son caracteres adaptativos.

Del estudio evolutivo de los cavernícolas parece desprenderse que durante los primeros grados de troglomorfismo tienen lugar modificaciones, tanto anatómicas como fisiológicas, por adaptación al ambiente subterráneo. Esta divergencia entre subpoblaciones cavernícolas y epigeas o transicionales comienza cuando todavía existe conexión genética entre ellas. A medida que la divergencia anatómica va progresando aparecen problemas con el apareamiento (incompatibilidades o diferencias en las preferencias), lo que conduce el aislamiento reproductivo y la formación de una nueva especie (especiación).

Este proceso ocurre sin que existan barreras geográficas, es decir, mediante mecanismos intrínsecos, cambios adaptativos que conducen a la especiación parapátrica. Así nacería la **hipótesis del cambio adaptativo (HCA)** (Chapman, 1982; Howarth, 1987), alternativa a la HRC perfectamente admitida para muchas de las especies troglobias (Howarth & Hoch, 2005; Peck & Finston, 1993). La divergencia iniciada en el seno de una especie podría continuar posteriormente como divergencia entre especies, y originarse uno o varios taxones a partir de un ancestro ya troglobio sin necesidad de especiación alopátrica. En Tenerife un claro ejemplo en este sentido lo formarían las arañas *Dysdera esquiveli* y *D. hernandezi*, especies hermanas que conviven en las mismas cuevas y se diferencian por pequeños detalles de la conformación de sus quelíceros, que les permiten alimentarse de distintos tipos de presas (Arnedo *et al*., 2007). Pero también puede ocurrir que se generen barreras que permitan el aislamiento, bien como relicto geográfico o climático, o bien por aislamiento de poblaciones debido, en muchos casos, simplemente al colapso de parte de la red subterránea. De esta manera se podría favorecer la especiación alopátrica que postula HRC.

La fauna hipogea terrestre de las Islas Canarias

La fauna subterránea conocida de las islas Canarias está constituida por cerca de 150 especies terrestres entre troglomorfos y ambimorfos (y unas 70 acuáticas), casi todas ellas endémicas (Martín *et al*., 2002; Oromí, 2004 y 2008). La razón de la elevada endemicidad es obvia: las especies troglobias siempre han evolucionado *in situ*, dado que son incapaces de salir al exterior: no pueden provenir de un ancestro troglobio lejano, ni pueden emprender la colonización de otras islas. En la Figura 21 se muestra la participación de los diferentes grupos en esta fauna especializada.

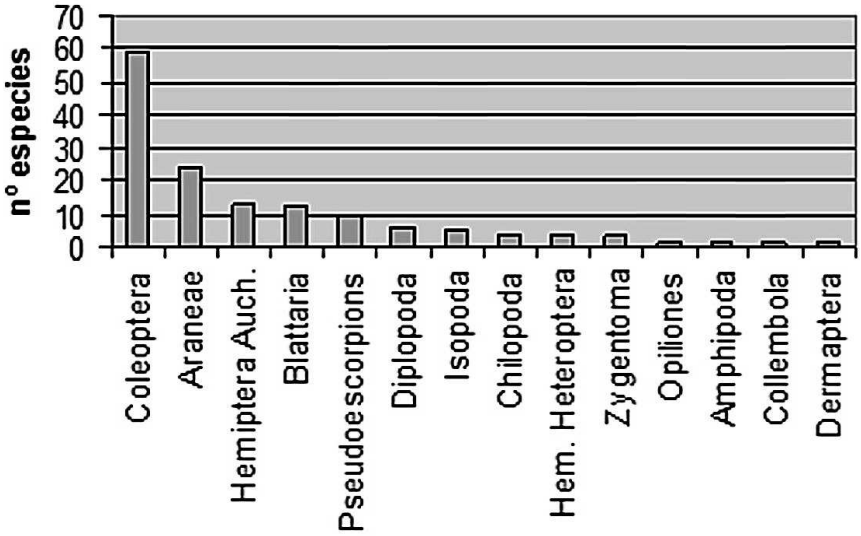


Fig. 25. Principales grupos de animales con representación troglobia en Canarias.

Los coleópteros (principalmente carábidos, estafilínidos y curculiónidos) son el grupo más numeroso en la fauna troglobia de Canarias, probablemente el área geográfica con mayor concentración de estafilínidos troglobios del planeta (Hlaváč *et al*., 2006). Como suele ocurrir en otras faunas subterráneas, las arañas son el siguiente grupo más diverso, con algunos casos espectaculares de radiación (10 especies troglobias de *Dysdera*). Pero aparte de la proliferación de endemismos locales, uno de los aspectos más interesantes de la fauna canaria es la presencia de grupos de artrópodos insólitos en el contexto de faunas hipogeas paleárticas, o incluso mundiales. Destaca la abundancia de cucarachas cavernícolas, ausentes en la fauna paleártica, y de hemípteros auquenorrincos (parientes de las cigarras), con escasísima representación en dicha región. Probablemente se deba a cuestiones climáticas en el caso de las cucarachas, que sí son frecuentes en cuevas de zonas más tropicales; y en los auquenorrincos se debe a su dependencia de las raíces vivas que penetran en las cuevas,

circunstancia frecuente en tubos volcánicos pero rara en cavidades kársticas. En otras islas volcánicas como Madeira y sobre todo Azores, sí se conocen auquenorrincos cavernícolas que viven también en los tubos (Oromí, 2008).

Casos más extraordinarios son las chinches predadoras *Collartida anophthalma* de El Hierro y *C. tanausu* de La Palma (Heteroptera) (Fig. 26), la tijereta cavernícola *Anataelia troglobia* (Dermaptera) (Fig. 28) y el anfípodo terrestre *Palmorchestia hypogaea* (Amphipoda) (Fig. 27), ambos de La Palma: todos ellos pertenecen a grupos de artrópodos de los que en todo el mundo sólo se conocen sendas especies troglomorfas en Hawaii (Howarth & Mull, 1992).

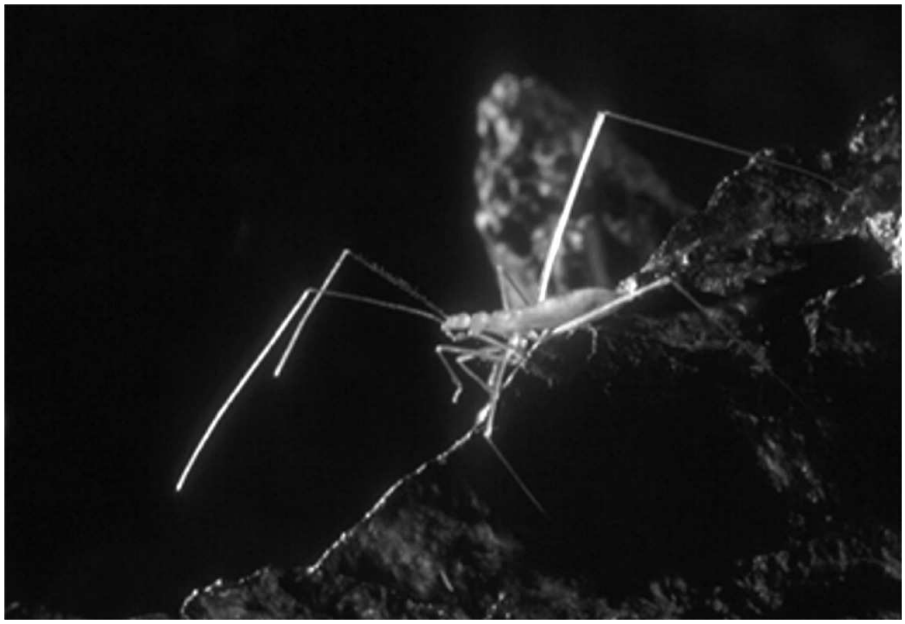


Fig. 26. *Collartida tanausu* (chinche cavernícola palmera); al igual que su vicariante en El Hierro *C. anophthalma*, es un troglomorfo, y merodea habitualmente en los cúmulos de cenizas volcánicas dentro de las cuevas (Foto: P. Oromí).

La diversidad de fauna troglobia conocida en cada isla depende de las características geológicas, edafológicas y climáticas, así como del esfuerzo de muestreo realizado en cada una (ver tabla 1). Desde el punto de vista geológico es más importante la edad de las rocas en superficie que la edad absoluta de la isla, puesto que los terrenos modernos tienen más abundancia de subsuelos aptos para constituir un medio hipogeo habitable (Oromí *et al*., 1991; Oromí & Martín, 1992, Oromí, 2004). Los ambientes subterráneos de terrenos volcánicos más antiguos (generalmente MSS de coluvios y de roca meteorizada) son de extensión mucho más limitada, resultando en general más pobres en fauna troglobia que los de terrenos modernos (cuevas y MSSv).

Fig. 27. *Palmorchestia hypogaea* es un anfípodo estrictamente troglobio endémico de La Palma (Foto: P. Oromí).

Tabla 1. Riqueza de especies troglobias en las distintas islas. Ma: millones de años.

Islas	Troglobios terrestres	Edad máxima (Ma)
El Hierro	19	< 1
La Palma	37	2
La Gomera	8	10
Tenerife	64	12
Gran Canaria	12	15
Fuerteventura	3	22
Lanzarote	-	16
Canarias	144	

Entre los troglobios canarios encontramos ejemplos de ambas hipótesis de especiación antes postuladas. En las tijeretas del género *Anataelia* el cambio adaptativo (especiación parapátrica) parece evidente puesto que este género cuenta en La Palma con una especie muy frecuente propia de las coladas de lava, la tijereta de malpaís (*A. lavicola*), y una especie de los tubos volcánicos, la tijereta cavernícola (*A. troglobia*) (Martín & Oromí, 1988) (Figs 4 y 28). La presencia de esta última en el interior de una cueva (cueva de Todoque) y de la primera en las lavas de la misma colada que contiene la cueva apoyan dicho origen.

Fig. 28. *Anataelia troglobia* de La Palma es el único troglobio canario conocido con ancestro claramente lavícola (Foto: R. García).

Entre los carábidos, el género *Wolltinerfia* cuenta con tres especies troglobias de Tenerife (Medina & Oromí, 1991) (Fig. 29), y aunque no incluye ninguna especie epigea, un género próximo (*Eutrichopus*) tiene dos especies epigeas cuyos análisis moleculares muestran muy próximas a *Wolltinerfia*, lo cual permite explicar cambios adaptativos en el proceso de especiación (Moya *et al*., 2004). También, las arañas del género *Dysdera* están muy diversificadas en Canarias con 37 especies epigeas y 10 especies hipogeas. Los estudios filogenéticos muestran que todas las especies troglobias (salvo *D. esquiveli* y *D. hernandezi*) tienen su especie hermana epigea, lo cual implica otros tantos procesos independientes de invasión del medio subterráneo, difíciles de explicar por especiación alopátrica teniendo en cuenta que todas menos una coexisten en la isla de Tenerife, y casi siempre en las mismas cuevas (Arnedo *et al*., 2001, 2007; Macías *et al*., 2008).

Por el contrario, el opilión cavernícola majorero (*Maiorerus randoi*) constituye un clásico ejemplo de especiación alopátrica por aislamiento (Fig. 30). Es el único representante del suborden Laniatores presente en las

Fig. 29. *Wolltinerfia martini* es una de las tres especies de este género, troglobio y endémico de Tenerife (Foto: P. Oromí).

Fig. 30. Del opilión cavernícola majorero (*Maiorerus randoi*) la única población conocida es la de la Cueva del Llano en Fuerteventura (Foto: P. Oromí).

islas Canarias, y es un endemismo local cuya única población conocida está en la Cueva del Llano, único tubo volcánico en Fuerteventura con condiciones ambientales adecuadas (Rando *et al*., 1993). Está incluido tanto en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas como en el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias en la categoría 'en peligro de extinción'. La condición relíctica de este opilión, sin especies cercanas en todo el archipiélago ni en el área cercana del Magreb, hacen pensar en un caso de relicto climático por aridificación del clima en Fuerteventura.

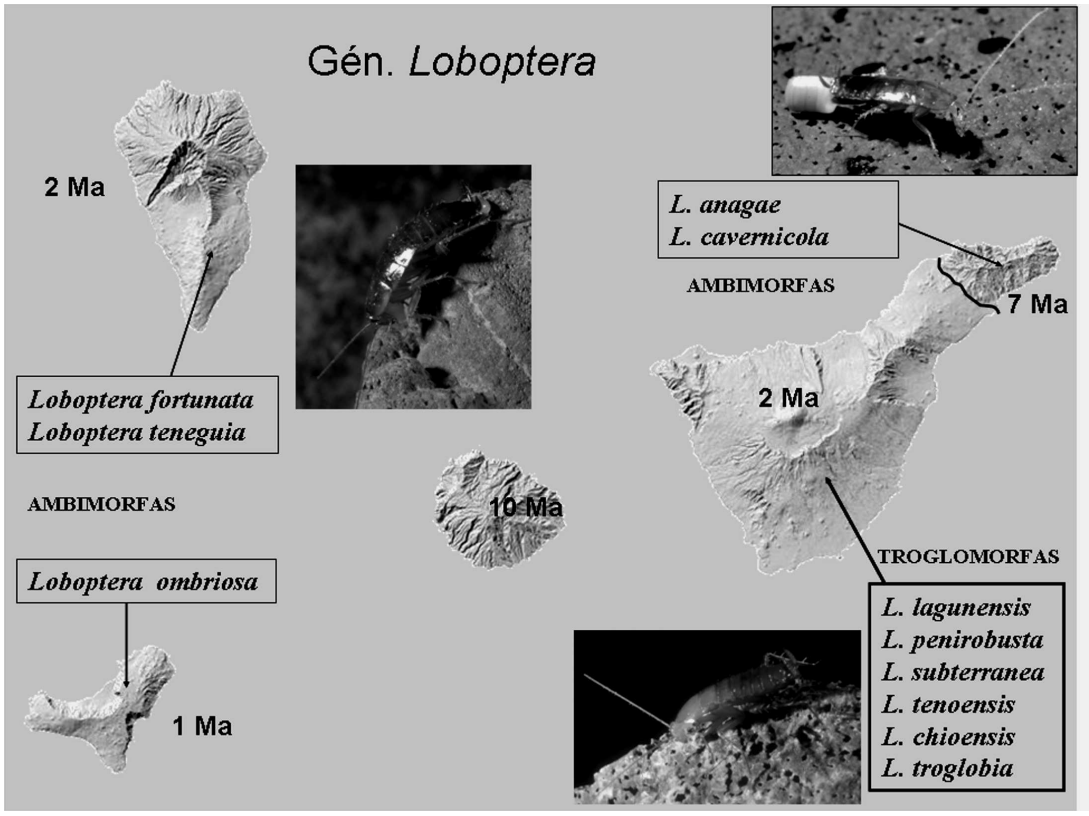


Fig. 31. Distribución de las cucarachas pálidas (*Loboptera*) en las islas Canarias. Obsérvese la distribución geográfica de especies troglomorfas y ambimorfas.

La importancia del tiempo en el proceso del cambio adaptativo que conduce a la especiación y al troglomorfismo es difícil de generalizar, puesto que en unos casos puede ser lenta y en otros muy rápida. Entre las 11 especies subterráneas de cucarachas pálidas (género *Loboptera*) de Canarias, a partir de secuenciación de ADN mitocondrial y aplicando dataciones por reloj molecular, puede observarse cómo las especies más antiguas (*L. anagae* y *L. cavernicola* de Anaga, Tenerife) divergieron hace unos 3,5 millones de años (Ma), y la más moderna (*L. ombriosa* de El Hierro) hace tan sólo 0,1 Ma, siendo todas las demás perfectamente congruentes con las edades de los terrenos respectivos que ocupan

(Izquierdo, 1997). Sin embargo, el grado de adaptación de cada una de las especies no responde a su edad calculada, puesto que las más troglomorfas son las que se encuentran en el centro de Tenerife, de edad geológica intermedia (máx. 2,5 Ma) (Martín & Oromí, 1987; Martín *et al*., 1999). La velocidad de adquisición de caracteres troglomorfos no depende solamente del tiempo transcurrido, sino también de la presión de selección a que está sometida una especie dependiendo del tipo de hábitat subterráneo que ocupe (Fig. 31).

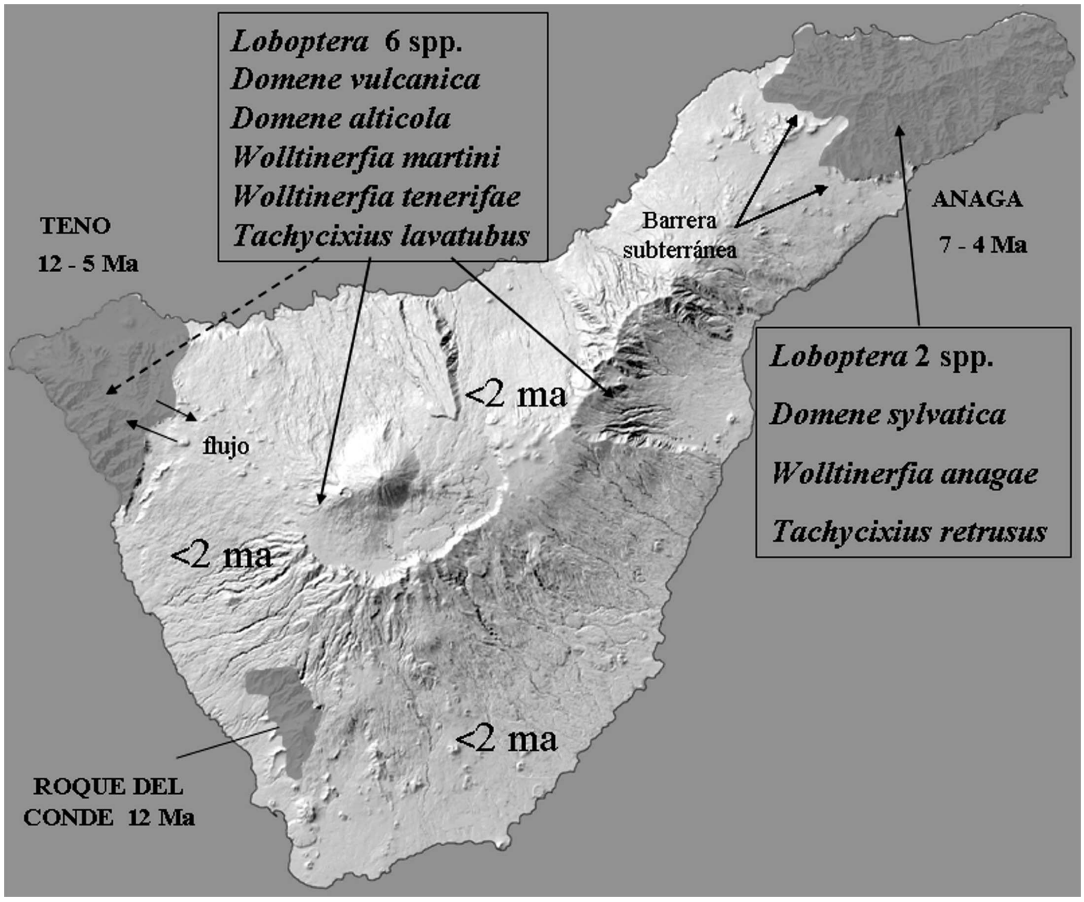


Fig. 32. Las discontinuidades mostradas en Tenerife con respecto a la distribución de algunos troglobios están relacionadas con barreras que impiden una libre dispersión, favoreciendo alopatrías intrainsulares.

La fauna troglobia de una isla suele ocupar amplias áreas dentro de la misma, de modo que gracias al MSS y otras redes de espacios del MSP, las especies se dispersan por el subsuelo y pueden encontrarse en cuevas volcánicas distantes y aparentemente inconexas. Sin embargo, pueden existir factores que impidan el flujo génico entre áreas de una misma isla. Así, en la mayor parte de Tenerife pueden encontrarse diversas especies de troglobios de los géneros *Dysdera* (arañas) *Loboptera* (cucarachas), *Tachycixius* (hemípteros auquenorrincos), *Domene, Ocypus* y *Wolltinerfia*

(coleópteros), mientras que en Anaga dichos géneros están representados en el subsuelo por otras especies distintas (Oromí & Martín, 1992); y más aún, no se conoce ningún troglobio de cualquier otro grupo que se encuentre simultáneamente en ambas zonas de la isla. Esta marcada alopatría de Anaga tiene que deberse a la existencia de alguna barrera física, puesto que en Teno, el otro extremo de la isla considerado tan o más antiguo y que formó parte de otra protoisla independiente, los troglobios existentes son comunes a la zona central de Tenerife (Fig. 32).

Puede extraerse de lo expuesto que las cuevas se pueblan inicialmente por una fauna lavícola que va siendo sustituida por una fauna troglobia con relativa celeridad (de pocos cientos a pocos miles de años) a medida que la cueva se transforma; y que las especies troglobias se originan a partir de especies preadaptadas que, bien forzadas por cambios ambientales (HRC) o bien por exploración de nuevos recursos (HCA), se adaptan y colonizan el medio subterráneo. Pero ambos fenómenos no son parte de un mismo proceso, ya que de los cerca de 150 troglobios conocidos en Canarias, solamente *Anataelia troglobia* tiene como especie hermana un lavícola (*Anataelia lavicola*), y todos los demás pertenecen a linajes sin representación alguna en la fauna de lavas recientes. Y es que las condiciones ambientales entre una cueva reciente y seca, son muy diferentes a las de una cueva madura y húmeda, mucho más aislada del ambiente exterior.

Bibliografía

ARNEDO, M.A., P. OROMÍ & C. RIBERA (2001). Radiation of the spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: Cladistic assessment based on multiple data sets. *Cladistics* 17: 313-353.

ARNEDO, M.A., P. OROMÍ, C. MÚRRIA, N. MACÍAS-HERNÁNDEZ & C. RIBERA (2007). The dark side of an island radiation: systematics and evolution of troglobitic spiders of the genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands. *Invertebrate Systematics* 21: 623-660.

ASHMOLE, N.P. & M.J. ASHMOLE (1988). Insect dispersal on Tenerife, Canary Islands. High altitud fallout and seaward drift. *Alpine and Arctic Research* 20(1): 1-12.

ASHMOLE, N.P., M.J. ASHMOLE & P. OROMÍ (1990). Arthropods of recent lava flows on Lanzarote. *Vieraea* 18: 171-187.

ASHMOLE, N.P., P. OROMÍ, M.J. ASHMOLE & J.L. MARTÍN (1992). Primary faunal succession in volcanic terrain: lava and cave studies in the Canary Islands. *Biological Journal Linnean Society* 46: 207-234.

BARR, T.C. (1968). Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology* 2: 35.102.

CHAPMAN, P. (1982). The origin of troglobites. *Proc. Univ. Bristol Spelaeol. Soc.* 16(2): 133-141.

CHRISTIANSEN, K. (1962). Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca* 2: 76-78.

COSTA, M.P., J.C. NUNES, J.P. CONSTÂNCIA, P.A.V. BORGES, P. BARCELOS, F. PEREIRA, N. FARINHA & J. GOIS (2008). *Cavidades vulcânicas dos Açores*. Amigos dos Açores / Os Montanheiros / GESPEA, 48 pp.

CULVER, D.C. & T. PIPAN (2009). *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, Oxford, New York, 254 pp.

EDWARDS, J.S. (1987). Arthropod of alpine aeolian ecosystems. *Annual Review Entomology* 32: 163-179.

GALÁN, C. & F. HERRERA (1998). Fauna cavernícola: ambiente, especiación y evolución (Cave fauna: environment, speciation and evolution). *Boletín Sociedad Venezolana Espeleología* 32: 13-43.

HLAVÁČ, P., P. OROMÍ & A. BORDONI (2006). Catalogue of troglobitic Staphylinidae (Pselaphinae excluded) of the world. *Subterranean Biology* 4 (2006): 19-28.

HOWARTH, F.G. (1973). The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes, 1. Introduction. *Pacific Insects* 15(1): 139-151.

HOWARTH, F.G. (1987). The evolution of non-relictual tropical troglobites. *Internat. Jour. Speol*. 16: 1-16.

HOWARTH, F.G. (1979). Neogeoaeolian habitats on new lava flows on Hawaii Island: an ecosystem supported by windborne debris. *Pacific Insects* 20(2-3): 133-144.

HOWARTH, F.G. & H. HOCH (2005). Adaptive shifts. En D.C. Culver & W.B. White (eds.) Encyclopedia of caves, pp. 17-24. Elsevier/ Academic Press, Amsterdam.

HOWARTH, F.G. & W.P. MULL (1992). *Hawaian Insects and their kin*. University of Hawaii Press. Honolulu. 160 pp.

IZQUIERDO, I. (1997). *Estrategias adaptativas al medio subterráneo de las especies del género Loboptera Brunner W. (Blattaria, Blattellidae) en las Islas Canarias*. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna (sin publicar).

JUBERTHIE, C., B. DELAY & M. BOUILLON (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.

MACÍAS, N.E., P. OROMÍ & M.A. ARNEDO (2008). Patterns of diversification on old volcanic islands as revealed by the woodlouse-hunter spider genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the eastern Canary Islands. *Biological Journal Linnean Society* 94: 589-615.

MARTÍN, J.L., H. GARCÍA & P. OROMÍ (2002). Classification of terrestrial subterranean fauna of volcanic substrates in the Canary Islands. *International Journal of Speleology* 30A (1/4)(2001): 15-26.

MARTÍN, J.L., I. IZQUIERDO & P. OROMÍ (1999). El género *Loboptera* en Canarias: descripción de cinco nuevas especies hipogeas (Blatt., Blattellidae). *Vieraea* 27: 255-286.

MARTÍN, J.L. & P. OROMÍ (1986). An ecological study of Cueva de los Roques lava tube (Tenerife, Canary Islands). *Journal Natural History* 20: 375-388.

MARTÍN, J.L. & P. OROMÍ (1987). Tres nuevas especies hipogeas de *Loboptera* Brum.& W. (Blattaria, Blattellidae) y consideraciones sobre el medio subterráneo en Tenerife (Islas Canarias). *Annales Société entomologique France (N.S.)* 23: 315-326.

MARTÍN, J.L. & P. OROMÍ (1988). Dos nuevas especies de *Anataelia* Bol. (Dermaptera, Pygidicranidae) de cuevas y lavas recientes del Hierro y La Palma (Islas Canarias). *Mémoires de Biospéologie* 15: 49-59.

MARTÍN, J.L. & P. OROMÍ (1990). Fauna invertebrada de las lavas del Parque Nacional de Timanfaya (Lanzarote, Islas Canarias). *Ecología* 4: 297-312.

MARTÍN, J.L., P. OROMÍ & I. IZQUIERDO (1987). El ecosistema eólico de la colada volcánica de Lomo Negro en la isla de El Hierro (Islas Canarias). *Vieraea* 17: 261-270.

MEDINA, A.L. & P. OROMÍ (1990). First data on the superficial underground compartment on La Gomera (Canary Islands). *Mémoires de Biospéologie* 17: 87-91.

MEDINA, A.L. & P. OROMÍ (1991). *Wolltinerfia anagae* n. sp., nuevo coleóptero hipogeo de la isla de Tenerife (Coleoptera, Carabidae). *Mémoires de Biospéologie* 18: 215-218.

MOYA, O., H.G. CONTRERAS, P. OROMÍ & C. JUAN (2004). Genetic structure, phylogeography and demography of two ground-beetle species endemic to the Tenerife laurel forest (Canary Islands). *Molecular Ecology* 13: 3153-3167.

OROMÍ, P. (2004). Canary Islands: Biospeleology. En J. Gunn (Ed.) *Encyclopedia of caves and karst science*. Fitzroy Dearborn, New York, pp. 179-181.

OROMÍ, P. (2008). Biospeleology in Macaronesia. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin* 19: 98-104.

OROMÍ, P. & J.L. MARTÍN (1992). The Canary Islands. Subterranean fauna, characterization and composition. En A.I. Camacho (Ed.) *The natural history of biospeleology*. C.S.I.C., Madrid, pp. 527-567.

OROMÍ, P., J.L. MARTÍN, A. MEDINA & I. IZQUIERDO (1991). The evolution of the hypogean fauna in the Canary Islands. En E.C. Dudley (Ed.) *The unity of evolutionary biology* vol 2: 380-395. Dioscorides Press, Portland.

OROMÍ, P., A. MEDINA & M. TEJEDOR (1986). On the existence of a superficial underground compartment in the Canary Islands. *9º Congr. Inter. Espeol.*, Barcelona, 2: 147-151.

OROMÍ, P., N. ZURITA, M. ARECHAVALETA & A. CAMACHO (2002). *Fauna invertebrada del Parque Nacional del Teide*. Org. Autónomo Parques Nacionales, Min. Medio Ambiente, Madrid, 421 pp.

PECK, S.B. & T.L. FINSTON (1993). Galapagos island troglobites: the question of tropical troglobites, parapatric distribution with eyed-sister-species and their origin by parapatric speciation. *Mémoires Biospéol.* 20: 19-37.

RACOVITZA, E.G. (1907). Éssai sur les problèmes biospéologiques. *Archives de Zoologie expérimentale et générale* (IV ser.) 6 : 371-488.

RANDO, J.C., L. SALA & P. OROMI (1993). The hypogean community of Cueva del Llano (Fuerteventura, Canary Islands). *Mémoires de Biospéologie* 20: 189-193.

SCHINER, J.R. (1854). Fauna der Adelsberger-, Lueger-, and Magdalenen Grotte. En A. Schmidt (ed.) *Die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina, amd Laas*, pp. 231.272. Braunmüller, Viena.

SKET, B. (2008). Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History* 42: 1549-1563.

SWAN, L.W. (1963). Aeolian zone. *Science* 140: 177-178.