



# FAUNA INVERTEBRADA de las cavidades de Cantabria

LUCÍA LABRADA, JOSÉ M<sup>a</sup> SALGADO y CARLOS GLEZ. LUQUE

impress@impress-group.com

En este trabajo se trata de exponer el actual patrimonio bioespeleológico de Cantabria, para así poder realizar en el futuro una buena gestión que asegure la conservación de sus condiciones naturales. La lista que incluye es el primer intento por establecer de una manera rigurosa la biodiversidad de invertebrados cavernícolas (troglóbios y estigobios) de Cantabria. Para realizarla ha sido necesaria la colaboración de diferentes centros de investigación y grupos de espeleología, la mayor parte de los cuales han trabajado durante años en el campo de la biología subterránea. La lista, con seguridad, no es completa, puesto que aún se carece de información rigurosa sobre muchos taxones, en especial sobre los invertebrados de vida estrictamente cavernícola (organismos en los que los troglomorismos han alcanzado un grado de desarrollo mucho mayor que en otros seres vivos limitados al MSS y otros hábitats subterráneos transicionales). A pesar de ello, es posible vislumbrar una insospechada diversidad, producto de una serie de circunstancias favorables, entre las cuales las más decisivas son, por una parte, la compleja naturaleza del medio subterráneo y su heterogeneidad y, por otra, la situación geográfica y el carácter de su relieve. Del total de especies cavernícolas conocidas en Cantabria son consideradas endémicas cerca de un 60 %. Con la divulgación de esta riqueza natural, sorprendente y desconocida para muchos, esperamos iniciar un camino firme en la preservación de este patrimonio.

© Fotografías: IMPRESS Group S.C.

Ejemplar macho de la araña *Nesticus luquei*, habitante conocido de varias cuevas enclavadas en la región más occidental de Cantabria. La micrografía de detalle al SEM muestra una vista lateral del bulbo copulador (C. Ribera / Universidad de Barcelona).





## Cuevas del karst de Peñajorao y El Pendo (Camargo)

Propuesta de espacio natural con la categoría de A.N.E.I. para las Cuevas de Karst de Peñajorao y la Cueva de El Pendo (Camargo), Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO. Ante las crecientes, diversas y cambiantes presiones sobre la biodiversidad subterránea, hoy día es una prioridad contar con una red de cuevas protegidas que conserven efectivamente la biodiversidad, es decir, que mantengan su integridad ecológica, que se controlen las amenazas de las áreas kársticas protegidas y que tengan una alta capacidad de gestión. La planificación sistemática de la conservación es uno de los mecanismos que permite identificar áreas protegidas (en especial cuevas naturales) que aseguren, a largo plazo, el mantenimiento de la biodiversidad y de los procesos que la sustentan.

**DERECHA.** Entre los primeros bioespeleólogos que exploraron Cantabria estaba Cándido Bolívar Pielton (1897-1976), descubridor en 1917 de los coleópteros cavernícolas *Quaestus oxypterus*, *Espanoliella urdialensis* y *Espanoliella jeanneli* (MNCN).

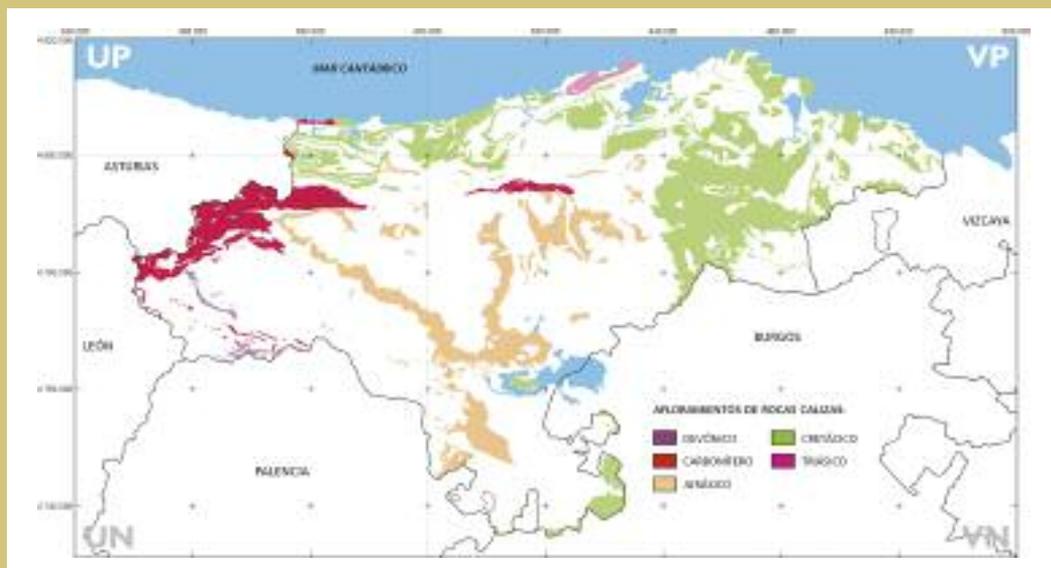


### Introducción

Las exploraciones realizadas por la sección "Espeleológica" de la Real Sociedad Española de Historia Natural siguen vivas cien años después de su nacimiento en Santander. Para conmemorar esta efeméride, la empresa de Gestión del Patrimonio Bioespeleológico IMPRESS Group, en colaboración con diferentes universidades españolas y con el patrocinio de la Consejería de Desarrollo Rural, Ganadería, Pesca y Biodiversidad del Gobierno de Cantabria han llevado a cabo durante los últimos años una serie de estudios encaminados a aumentar el conocimiento sobre diversos grupos faunísticos en cuevas. Dentro de este interés se enmarca el "Plan de Gestión (y Conservación) de Cavidades de Cantabria" que hemos llevado a cabo durante 2009, y cuyos resultados se sintetizan en el presente trabajo.

Cantabria es una región con una buena parte de su superficie caliza, se podría decir, kárstica (aproximadamente 1.530 km<sup>2</sup>, el 30 % son

rocas carbonatadas potencialmente karstificables, Fig. 1). Por ello, tiene una densidad de cavidades de las más altas de la península Ibérica, comparable con otras regiones de la cornisa Cantábrica, del Pirineo o del levante español. Cantabria es un paraíso para la espeleología, de hecho es la región con mayor número de cavidades que sobrepasan los 100 km de recorrido (tres hasta la fecha y localizadas entre los Altos de Asón y Miera), y también es una de las regiones con mayor número de cuevas de más de 1.000 metros de desarrollo horizontal.



## Figura I

**Mapa kárstico de Cantabria (e: 1/50.000). Se conocen como terrenos kársticos (karst, en general) aquellas regiones constituidas por rocas compactas y solubles, carbonatadas fundamentalmente, en las que como consecuencia de los procesos de disolución (karstificación) aparecen formas superficiales y subterráneas características que las diferencian de otro tipo de regiones.**

Tiene el mundo subterráneo más vasto que cualquier otra región española, por tanto más espacio y más microhábitats diferentes para las faunas más diversas. Además, es una de las regiones de la cornisa Cantábrica que por su situación geográfica posiblemente se haya visto más afectada por las últimas glaciaciones; no hay duda que esta región ha servido de refugio para muchas especies troglobias y estigobias (ver Cuadro I). Por eso se dice que es uno de los distritos bioespeleológicos más diversos de Europa en todo tipo de fauna cavernícola o, en definitiva, un reducto de biodiversidad.

### Metodología

La tarea principal de los trabajos bioespeleológicos ha sido almacenar la información referente a las formas de vida cavernícolas y permitir su fácil recuperación mediante la aplicación de la Sistemática (o Taxonomía Experimental, como gustaban decir Mayr *et al.*, 1953). Para ello se han requerido acciones de

recolección, conservación (en cuidadas colecciones de referencia), descripción, denominación inequívoca (Nomenclatura), catalogación, identificación (Microscopía), ordenamiento en un sistema general de referencia (Taxonomía), establecimiento de la historia evolutiva (Filogenia), divulgación y estudio de la evolución (modos de operar de la jerarquía biológica).

Otro aspecto crucial es la clasificación de las especies cavernícolas por su interés faunístico y grado de conservación. Sin embargo, no se tiene certeza del número de especies que puede haber en Cantabria ni de las que se han originado o desaparecido de manera natural o por alteración de los ecosistemas kársticos. Asimismo se desconocen muchas de las relaciones que existen entre ellas y el número de ecosistemas o cuevas en que habitan estas especies. La adopción de políticas de conservación va encaminada a garantizar el mantenimiento o, en su caso, el restablecimiento de un estado de conservación favorable de los distin-



**Ejemplar hembra del opilión *Sabacon pasonianum*, habitante conocido de varias cuevas enclavadas en las cuencas altas de los ríos Pas, Asón y Miera. La micrografía de detalle al SEM muestra un detalle del órgano reproductor masculino (Holotypus MNCN 20.02/9958).**

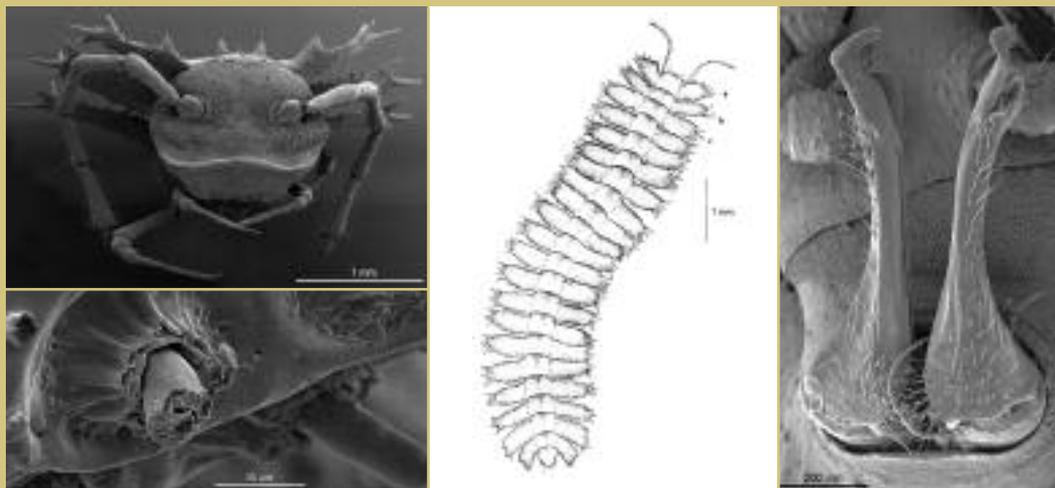
tos tipos de hábitats naturales y, en particular, de los hábitats de las especies cavernícolas en su área de distribución natural. Su finalidad es optimizar la toma de datos y desarrollar mejores modelos de estimación de la biodiversidad, así como de la distribución espacial de las especies para la detección de cuevas y establecer “áreas calientes” de diversidad (*hotspots*) (p.ej. Abellán *et al.*, 2005; Hortal y Lobo, 2006; Zagmajster *et al.*, 2008; Michel *et al.*, 2009).

### El sistema kárstico (karst)

El medio kárstico se caracteriza por unos particulares rasgos geomorfológicos e hidrogeológicos debidos a la disolución de la roca, que se ve favorecida por su naturaleza y por una desarrollada porosidad secundaria a causa de la fracturación. En los terrenos kársticos es frecuente la existencia de cuevas y conductos subterráneos en los que tienen lugar procesos geológicos erosivos y sedimentarios, y que juegan un importante papel en el flujo subterráneo. Precisamente, el karst encierra importantes recursos hídricos y, teniendo en cuenta el modo en el que se produce la circulación y almacenamiento del agua a través de la roca, en

los acuíferos kársticos domina frecuentemente una zona *vadosa* o no saturada, de circulación vertical (zona de aireación), un *nivel freático* con su zona de fluctuación y una *zona freática* o del karst inundado, en la cual todos los huecos están saturados (ver Cuadro I). En la zona vadosa la infiltración y circulación ocurre en parte de modo difuso, existiendo también un tipo de circulación, especialmente característica de los acuíferos kársticos, que es la de tipo concentrado a través de cavidades de disolución y conductos preferentes. El agua que ocupa esta región se divide en agua higroscópica (adherida en una capa delgada alrededor de los granos del suelo), agua capilar (ubicada en los poros e intersticios más pequeños y también en una franja que comprende la región por encima del nivel freático –tensión capilar–) y agua gravitacional, en tránsito dentro de los intersticios más gruesos del suelo y que se encuentra mayormente en la zona de saturación. En esta región el agua ocupa todas las oquedades interconectadas en la roca y es donde se encuentra el agua subterránea propiamente dicha.

Aunque existen sistemas kársticos con diferente desarrollo de los tipos de circulación

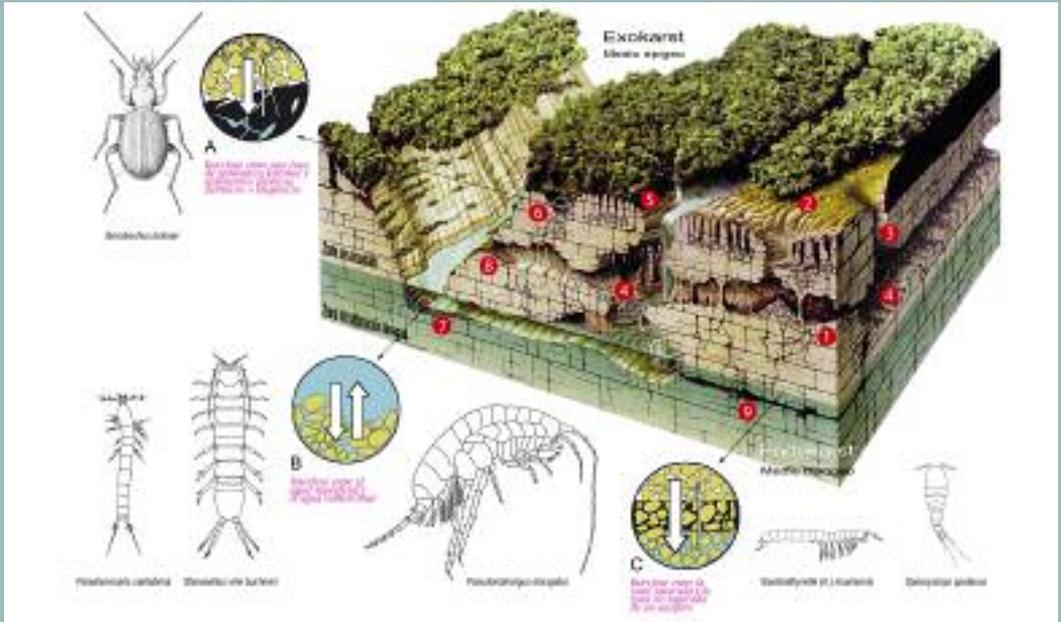


**Ejemplar macho del diplópodo *Cantabrodesmus lorioli*, habitante exclusivo del Alto Asón-Miera, es ciego y despigmentado. Las micrografías de detalle al SEM muestran el órgano gonopodial y el sensilio pigdial. En el centro una representación de su fisonomía (MNCN 20.07/1758).**

mencionados, lo cual influye notablemente en su comportamiento hidrológico y mecánico (Ford y Williams, 1989), los acuíferos kársticos constituyen almacenamientos hidrogeológicos de gran interés por sus importantes recursos y, frecuentemente, por ubicarse en zonas costeras de gran demanda de agua. Lo que caracteriza al acuífero kárstico es su *heterogeneidad organizada* (Antigüedad *et al.*, 2007), es decir, los huecos que la disolución de la roca va originando y el propio flujo que condiciona la disolución se van jerarquizando desde arriba –la superficie del terreno, donde se produce la recarga– hacia abajo –la surgencia (manantial o fuente), donde se produce la descarga–, dando una estructura de drenaje tridimensional (ver Cuadro I). También se constata que los sistemas kársticos constituyen no sólo elementos de indudable interés hidrogeológico o geomorfológico, sino también ecosistemas naturales de gran valor, no tanto por su diversidad biológica como por su rareza y singularidad (Bellés, 1987; Culver y Pipan, 2009).

A diferencia de otros paisajes cuya morfología aparece claramente dibujada por sus for-

mas superficiales, el relieve kárstico ofrece dos caras que deben ser tenidas en cuenta simultáneamente (ver Cuadro I): la exterior, las formas de superficie o exokarst; y la interior, las entrañas de la montaña o endokarst. Por tanto, es necesario considerar los montes kársticos como una unidad dotada de un espesor, en el seno del cual tienen lugar fenómenos y procesos indisolublemente unidos a los que se dan en la superficie exterior (Gines y Gines, 1992). En este sentido, para la fauna el medio subterráneo no se reduce a la “cueva” en el sentido antrópico del término, sino que se trata de un ecosistema formado por un entramado tridimensional de redes de fisuras, grietas, galerías, etc., relacionados entre sí y con la superficie caliza. Y puesto que la presencia de cavernas está limitada a los afloramientos de rocas capaces de contenerlas –casi siempre afloramientos calizos–, estos constituyen a menudo ambientes aislados rodeados por terrenos no kársticos (Fig. I). Esta “insularidad” y la propia dinámica de creación de vacíos en el karst a lo largo del tiempo es lo que propició la fragmentación de las poblaciones en diferentes especies, y dio lugar a una alta biodi-



## Cuadro I

Las cuevas no son elementos aislados, sino que están situadas en un contexto más amplio: la montaña que las contiene. Forman parte de un sistema en el que no sólo la roca, también el agua que circula a través de ella, son constituyentes esenciales. En Cantabria, la formación de cuevas y simas en rocas solubles afecta básicamente a las rocas calizas, en las cuales las grutas son formadas por la acción del agua circulante sobre rocas compactas fisuradas. Es evidente que la efectividad del suceso ha dado como resultado todo un mundo subterráneo.

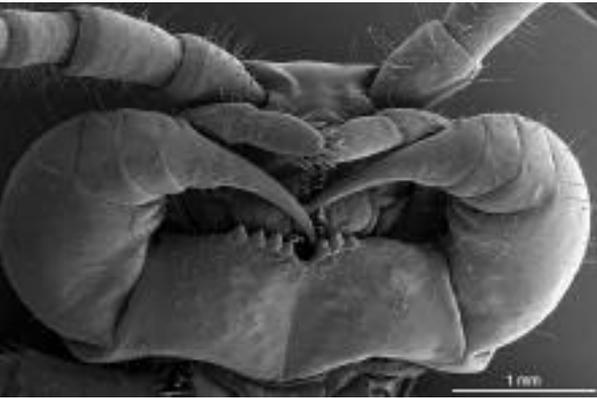
La alteración superficial de la caliza comienza con la caída del agua sobre un terreno permeable. Ésta penetra a través de las finas grietas y fracturas superficiales (diaclasas) de la roca (1), desplazándose por la acción de la gravedad sólo hasta una determinada profundidad, llamada zona de aireación. La fase erosiva se realiza entonces por la corrosión del agua de lluvia o de fusión de nieve previamente cargada de gas carbónico, que da como resultado un agua químicamente ácida capaz de atacar la roca, y que en superficie da lugar a un paisaje de aspecto ruinoso conocido con el nombre de lapiaz o lenar (las "garmas" de nuestras montañas) (2). Llega el punto en el que todos los canales tienen finalmente capacidad para que toda el agua sea canalizada en profundidad, dando origen a los primeros conductos subterráneos (3). El sistema podrá evolucionar hasta una escala mayor formando galerías y cavernas a escala humana (4). La circulación subterránea entonces se organiza conectando los sumideros (5) y áreas de infiltración (6) con las surgencias y manantiales (7) que, finalmente, se incorporan a la red fluvial. Los valles pierden sus aguas superficiales y se convierten en valles secos, producto de la modificación del relieve por la denudación superficial (2).

Al mismo tiempo, salas y galerías comienzan a adornarse de múltiples formas. Las más conocidas son las denominadas estalactitas, que penden del techo, y las estalagmitas, que se alzan desde el suelo. Los factores climáticos, las corrientes de aire, la capa vegetal en el exterior, los microorganismos que habitan las cuevas, etc. influyen en el alumbramiento y posterior desarrollo de estas bellas formas o espeleotemas (4).

Las cavidades subterráneas constituyen ecosistemas muy peculiares, caracterizados por la ausencia de luz, el elevado grado de humedad y la escasa amplitud térmica anual. Estas características condicionan de manera muy estricta el tipo de vida que pueden albergar. Por ello cabe destacar, en primer lugar, que existen especies de fauna típicamente cavernícola, que son exclusivas del subsuelo, no presentan equivalentes epigeos (en la superficie) y han adquirido un enorme grado de especiación. Estas especies constituyen un conjunto de grupos faunísticos conocidos como troglóbios (aquellos organismos en los que el troglomorfo ha alcanzado un grado de desarrollo mucho mayor que el de otros miembros limitados al medio subterráneo superficial (MSS) y otros hábitats subterráneos transicionales). Los troglóbios son habitantes del ambiente profundo de las cavernas, un medio oligotrófico adverso y extremo de considerable extensión (4).

El medio subterráneo puede comprender, además de las cavernas (con ambientes de murcielaguina y litogénicos, suelos arcillosos y sedimentos en orillas de ríos subterráneos) (4), también suelos e intersticios de sedimentos superficiales (6) y aluviales de los ríos (7), que son medios transicionales que han permitido regular la colonización, la supervivencia y la evolución de especies y comunidades hasta llegar a las poblaciones cavernícolas actuales.

Una de las vías seguidas para la colonización de las cuevas y sistemas subterráneos pasa a través de la fauna ripícola, endógea y húmicola, que puede habitar tanto la zona de entrada de las cuevas (8) como las grietas, fisuras y conductos del karst (6): una red de vacíos, que se prolongan a través de medios transicionales como el endógeo y



**Vista general dorsal de la especie cavernícola *Lithobius drescoi*, habitante exclusivo del Alto Asón-Miera. La micrografía de detalle al SEM muestra una vista ventral de las piezas bucales del quilópodo (MNCN 20.05/2697).**



versidad y endemismos entre las formas troglobias y estigobias (Tabla I).

Este fenómeno es muy notable en algunos taxones de la Tribu Leptodirini “serie filética *Quaestus*” (*sensu* Salgado, 2000), que muestran una gran diversidad específica tanto a escala regional como en el ámbito peninsular. En este caso concreto, 29 especies y subespecies, de un total de 66 taxones, viven en Cantabria, todas ellas cavernícolas, las cuales han desarrollado modificaciones morfológicas y fisiológicas de diversa intensidad según su grado de vinculación al medio (Salgado *et al.*, 2008). Tanto los géneros *Quaestus*, *Cantabrogeus*, *Breuilia*, *Espanoliella* y *Speocharinus* (coleópteros) como otros géneros –caso de *Iberobathynella* Schminke, 1973 (crustáceos) y *Pseudosinella* Schäfer, 1897 (colémbolos)– tienen también una distribución simpátrica, es decir, ocupan simultáneamente el mismo sistema de cuevas o hábitat restringido. Ejemplos raros y notables de convivencia entre especies distintas aparecen en la cueva de Covallarco (San Roque de Riomiera), con los taxones *Cantabrogeus* sp., *Quaestus (Quaesticulus) adnexus*, *Quaestus (Quaesticulus) minos* y *Quaestus (Quaesticulus) sharpi*

*bolivari*; y en la cueva de El Soplao (Valdáliga), con los taxones *Quaestus (Quaestus) perezii*, *Breuilia triangulum*, *Quaestus (Quaesticulus) adnexus* y *Quaestus (Quaestus) arcanus*.

Otro raro ejemplo, aún más notable que el anterior al pertenecer todas las especies al mismo género, se presenta en la Tribu Iberobathynellini (A. Camacho, *com. pers.*): en la torca de Treslajorá, con los taxones *Iberobathynella (A.) imuniensis*, *I. (A.) parasturiensis*, *I. (E.) magna* e *I. (E.) cantabriensis*, y además, con la nueva especie *I. (A.) lamasonensis*, descubierta recientemente en la fuente de la Estragüña. En ambas cavidades, dentro del municipio de Peñarrubia y LIC ES-1300001 “Liébana”, coexisten el 63 % de las especies conocidas de este grupo en Cantabria o, lo que es lo mismo, el 30 % del total de las especies ibéricas (Camacho, 2003; 2005; Camacho *et al.*, 2006).

## Endemismo de la fauna cavernícola de Cantabria

La característica más significativa de la fauna cavernícola cántabra es el alto grado de endemismos, lo que acredita a la región como uno de los territorios de mayor evolución y espe-

## Cuadro I (continuación)

sobre todo a través del MSS; un ecotono, caracterizado por un conjunto de espacios entre bloques por debajo del suelo (A), rico en recursos tróficos, y sobre el cual actúan muy diversos factores limitantes que permiten mantener la originalidad de su biocenosis, la cual difiere considerablemente de la cavernícola. La fauna incluye tanto formas epigeas y edáficas como algunos troglobios, principalmente coleópteros *Leptodirinae* (= *Bathysciinae*) y *Trechinae*. La colonización del medio acuático subterráneo pasa, en cambio, a través de la fauna intersticial litoral (ambientes anquihalinos) y la de medios transicionales como el dulceacuícola intersticial o hiporreico (medio intersticial de los valles) (7). La fauna puede alcanzar la red de fisuras y conductos en la zona saturada del karst (9), y desde ahí los sedimentos a orillas de ríos y lagos subterráneos, y por último gours y pequeñas charcas o marmitas con agua (4). Esta fauna incluye tanto formas intersticiales como algunos estigobios<sup>1</sup> que en general habitan los intersticios entre granos de arena y grava fina de surgencias (B) y de aguas freáticas (C). Estas especies incluyen principalmente anfípodos *Pseudoniphargus* e isópodos *Stenasellus* y *Synasellus*, a la vez que muy pequeños organismos como sincáridos *Iberobathynella* y copépodos *Speocyclops* y *Parastenocaris*. Las cavidades subterráneas son ecosistemas de muy escasa productividad. La oscuridad perpetua impide cualquier tipo de actividad fotosintética y las fuentes de energía y materia deben ser siempre externas, limitándose a la materia orgánica arrastrada desde la superficie por la corriente que alimenta el acuífero (flechas blancas en A, B, C) y la introducida por la fauna que utiliza ocasional o regularmente el medio subterráneo, como por ejemplo los quirópteros (murciélagos).

<sup>1</sup> Con el nombre de fauna estigobia se entiende el conjunto de animales invertebrados acuáticos subterráneos que viven en el agua que rellena los espacios que quedan entre los granos de arena del sedimento (= estigon) de las capas freáticas de ríos epigeos e hipogeos, de acuíferos, y de diferentes cuerpos de agua de cuevas (gours, charcos, pozas, lagos, sifones, etc.).

ciación de la península Ibérica. Algunos géneros de nuestra fauna cavernícola no sólo resaltan por el elevado número de especies, sino también por la cantidad de especies que son propias de esta región. Resalta también por su importancia la existencia en Cantabria de una notable variedad de grupos de invertebrados (Tabla I), entre los que destacan fundamentalmente los insectos, con un 53 % del total. Los órdenes mejor representados son los coleópteros (30 %), colémbolos (20 %) y dipluros (3 %). En segundo lugar se encuentran las especies dulceacuícolas como los crustáceos, con un 26 % del total, pertenecientes a los grupos de los sincáridos, anfípodos, isópodos y copépodos. A continuación figuran los arácnidos –arañas, opiliones y pseudoescorpiones– (12 %), los diplópodos (3 %), los quilópodos (2 %), los anélidos (2 %) y finalmente, los gastrópodos (2 %).

Aún más importante que la cantidad de especies son los formidables ejemplos de diversificación que existen en Cantabria. Los casos más destacados se presentan en los coleópteros de la Tribu Leptodirini “serie filética *Quaestus*” (*sensu* Salgado, 2000), constituida por 6

géneros (de un total de nueve ibéricos) (Salgado *et al.*, 2008). Entre ellos se encuentran *Quaestus* (con 4 subgéneros de un total de seis: *Quaestus*, *Quaesticulus*, *Samanolla* y *Amphogeus*), que engloba 18 especies y subespecies y es el género mejor representado (de un total de 50 especies y subespecies), seguido de *Cantabrogeus* con 6 especies y subespecies (Salgado, Labrada y Luque, en preparación), *Espanoliella* con 5 especies, y, finalmente, *Breuilia* y *Speocharinus*, y 1 nuevo género descubierto recientemente (Salgado, *com. pers.*), todos ellos con una sola especie. Estos taxones son los mejor representados en el distrito bioespeleológico cántabro, con un alto grado de endemismo tanto a nivel de género (67 %) y subgénero (67 %) como de especies (el 24 % en *Quaestus*; el 80 % en *Espanoliella*; y el 100 % en *Cantabrogeus*, *Speocharinus*, y en el nuevo género descubierto recientemente). Representados abundantemente en las cavidades cántabras, éstos parecen estar vinculados a las zonas de hábitat de los quirópteros (murciélagos) y a las enormes acumulaciones que forman sus deposiciones, además de otros detritos del suelo, que más que enriquecer de nutrientes al

conjunto del ecosistema subterráneo, lo que hacen es crear una biocenosis adicional en las cuevas que lo presentan. Otro caso de interés en asociación al anterior, son los insectos coleómbolos de la Tribu Lepidocyrtini del género *Pseudosinella*, constituidos por 22 especies, 12 de ellas endémicas (de un total de 65 especies ibéricas), lo que supone el 55 % (R. Jordana, *com. pers.*).

Un caso extraordinario de diversificación lo constituyen los batineláceos, un grupo de crustáceos sincáridos que hace unos 300 millones de años (Triásico) estaban ampliamente distribuidos por ambientes marinos y litorales del hemisferio norte, y que actualmente se restringen de forma mayoritaria a ambientes intersticiales de agua dulce (Camacho y Valdecasas, 2008; Schram, 2008). Los casos más representativos son los de la Tribu Iberobathynellini (Camacho, 2003; 2005), constituida por 2 géneros (de un total de 5 géneros ibéricos): *Iberobathynella* (subgéneros: *Asturibathynella* y *Espanobathynella*), con 6 especies, es el género mejor representado (de un total de 20 especies ibéricas) y *Paraiberobathynella* con una especie (de un total de 2 especies ibéricas); y, finalmente, los de la Tribu Vajdovskybathynellini con 2 especies pertenecientes al género *Vajdovskybathynella*, de un total de 3 especies ibéricas y otras 3 especies en Francia (Camacho, 2007).

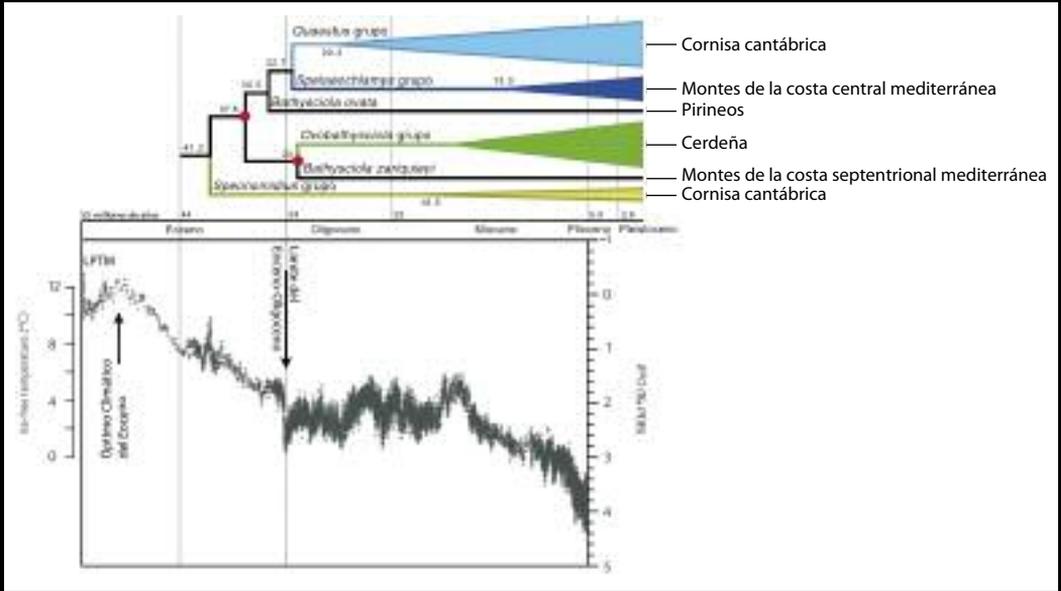
Estos procesos de diversificación en el medio subterráneo con la separación de especies a partir de antecesores comunes son debidos normalmente a fenómenos de radiación adaptativa en el seno de áreas aisladas. En este sentido parece lógico pensar que la convulsa historia geológica y paleoclimática de *la región cantábrica*, con importantes episodios orogénicos que dieron lugar a la actual estructura que presenta el substrato rocoso cántabro, y crisis climáticas intercaladas en diferentes épocas (p.ej. de las condiciones climáticas a finales del Terciario y las fluctuaciones introducidas por el glaciario Plio-Pleistocénico), ha incrementado la tasa de especiación al promover la

aparición de barreras de aislamiento geográfico, en unos casos, y puentes de unión entre zonas separadas, en otros.

Recientes estudios llevados a cabo con coleópteros de la Tribu Leptodirini constituyen un modelo excelente para contrastar el papel de los diferentes factores históricos en la diversificación de la fauna cavernícola cantábrica (Ribera *et al.*, 2010; Juan y Emerson, 2010). Los resultados de una serie de análisis filogenéticos y estimaciones del tiempo de divergencia de la mayor parte de las especies de la Tribu Leptodirini "serie filética *Quaestus*" (*sensu* Salgado, 2000), a partir de datos combinados de diferentes fragmentos del genoma mitocondrial y nuclear (Fig. II), apoyan la parafilia de esta serie filética, y sugieren que su separación de los géneros mediterráneos coincidió con un período de enfriamiento global rápido e intenso en el límite del Eoceno-Oligoceno (Ribera *et al.*, 2010). Aunque las glaciaciones pleistocénicas jugaron *a posteriori* un papel importante en la estructuración poblacional de algunas especies, la mayor parte de los coleópteros reconocidos en la actualidad de la Tribu Leptodirini "serie filética *Quaestus*" tienen su origen en el Oligoceno (hace 29,2 millones de años) y su diversificación se puede remontar a los antepasados del Mioceno (Fig. II), que ya estaban plenamente adaptados a la vida subterránea (Ribera *et al.*, 2010).

### La fragilidad del mundo subterráneo

El medio subterráneo es un mundo frágil, donde cualquier alteración afecta a su fauna, que es escasa y muy vulnerable. Sin embargo, son pocos los estudios que han abordado este problema. A favor de la conservación activa de dichas cavidades y su fauna pueden esgrimirse argumentos sobre la abundancia y la rareza de formas endémicas, sus excepcionales relaciones filogenéticas y el aislamiento biogeográfico al que están sometidas. Pero apenas se sabe nada sobre la dinámica de sus poblaciones, el número de individuos que las constituyen y aún poco de sus áreas de distribución.



Las dificultades que entraña el muestreo cuantitativo en el medio subterráneo y su extensión, más allá de lo accesible para el ser humano, dificulta enormemente cualquier evaluación convencional del estado de las poblaciones de estas especies.

Frente a tantas dificultades, un criterio para establecer el grado de interés que puede tener la conservación del medio subterráneo podría ser el número de especies y su grado de adaptación (Lobo, 2003; Bonn y Gastón, 2005). Considerando que las especies endémicas, al presentar un rango de distribución mucho más restringido, tendrían mayores probabilidades de extinguirse (Myers *et al.*, 2000; Myers, 2001; Kareiva y Marvier, 2003), destacar áreas con concentración de endemismos es fundamental para definir aquellas áreas que tendrían prioridad para ser conservadas (*sensu* Vane-Wright, 1996a, 1996b), tal y como en la actualidad sucede con la biodiversidad cavernícola en todo el mundo. Pressey *et al.* (1993), Jubert-hie (1995), Culver y Sket (2000), Deharveng (2001), Christman y Culver (2001a, 2001b), Callahan *et al.* (2003), Christman (2004) y Michel *et al.* (2009) entre otros, introducen el concepto

de “sitios de alta biodiversidad subterránea” para la detección de cuevas y “áreas calientes” de diversidad (*hotspots*) que se ha utilizado como principio-guía para la conservación de las especies amenazadas en Cantabria.

Buena parte de esta biodiversidad está representada por paleoendemismos, verdaderas reliquias de un pasado arcaico. Este es el caso de los coleópteros *Iberotrechus bolivari* y *Quaestus (Q.) arcanus*, el diplópodo *Cantabrodesmus lorioli*, el crustáceo *Cantabroniscus primitivus*, o los dipluros *Oncinocampa asonensis* y *Oncinocampa falcifer*, que tienen una distribución disyunta con respecto a otros parientes próximos. Estas especies suponen una prueba más de la deriva continental, que condujo a finales del Mesozoico (hace 65-70 millones de años) a la separación entre América y Europa.

La importancia de estos animales subterráneos estriba en su microendemicidad, antigüedad filogenética y bondad como indicadores paleogeográficos. Esto les convierte, junto a los ecosistemas subterráneos que habitan, en objeto primordial de estudio científico, con un elevado interés conservacionista.



## Figura II

Secuencias de árbol filogenético simplificado de la Tribu Leptodirini –en la foto la especie *Quaeustus (Quaesticulus) pasensis* (Salgado *et al.*, 2010)– obtenidas a partir de datos combinados de diferentes fragmentos del genoma mitocondrial y nuclear (Ribera *et al.*, 2010; Juan y Emerson, 2010). Una escala de tiempo geológico, con las épocas de referencia y el registro de temperaturas de los hielos oceánicos se inserta por debajo del dendrograma. Los registros mundiales de mayor enfriamiento del Paleógeno tardío están actualmente datados hacia el final del Eoceno medio, *circa* 41–40 Ma, y en el Oligoceno más temprano, *circa* 33,5 Ma (Zachos *et al.*, 2008).

En definitiva, la aparición en Cantabria de tantas formas endémicas entre los taxones de la Tribu Leptodirini “serie filética *Quaeustus*” (*sensu* Salgado, 2000), tanto a nivel de género como de especies, como ya se ha indicado en un apartado anterior, se debe precisamente a su dependencia del medio subterráneo, que restringe en gran medida la dispersión de las especies a un área geográfica o sistema de cuevas, o sencillamente a una sola cueva o hábitat más reducido. La estabilidad ambiental, la oscuridad permanente y la oligotrofia son características del medio cavernícola, las cuales favorecen los procesos de especiación, radiación y diversificación.

De este modo, cuanto menor es el área geográfica o karst considerado, mayor importancia reviste la presencia de especies endémicas, ya que la diversidad biológica es comparativamente más alta. Además, como las especies endémicas sólo existen en el mundo en esas áreas particulares, la contribución de una región como Cantabria a la biodiversidad mundial es más alta cuanto mayor sea la presencia en ella de especies endémicas (p.ej. Culver *et al.*, 2006; Malard *et al.*, 2009; Michel *et al.*, 2009;

Labrada y Luque, en prensa). En definitiva, el grado de adaptación –troglomorfismo– (Sket, 2008) y el rango de distribución –nivel de endemidad– confieren a la fauna cavernícola un estatus de marcada vulnerabilidad debido tanto a las estrictas condiciones del ambiente como a la propia fragilidad de sus ciclos de vida. Por ello, la única forma de conservar estos organismos singulares es preservar el medio en el que viven, pues pequeñas variaciones en los parámetros biológicos influyen de manera muy drástica en sus poblaciones.

Estos ejemplos muestran que la historia de la vida tiene en cada instante su reflejo real en la biodiversidad del momento, consecuencia de un proceso mucho más dilatado que se remonta a varios millones de años atrás, a lo largo del cual la disparidad de formas ha ido paulatinamente variando y evolucionando. En este escenario, cada organismo es un hecho irrepetible en el curso evolutivo y un valioso almacén de información en cuanto a su configuración genética, que sorprendiendo la riqueza de formas que pueden llegar a reconocerse hoy nos permite imaginar lo que aún falta por descubrir.

# Tabla I

## SINOPSIS DE LA FAUNA INVERTEBRADA (TROGLOBIA Y ESTIGOBIA) DE LAS CAVIDADES DE CANTABRIA

Los invertebrados que se relacionan en el listado adjunto han sido identificados a nivel de especie por diversos especialistas, si bien algunas no cuentan aún con la determinación por estar a la espera de su descripción en publicaciones especializadas, como obliga el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

### ANNELIDA. Oligochaeta (3):

- Phalodrilus subterraneus* Rodríguez y Giani, 1989 ( )
- Phalodrilus crypticus* Rodríguez y Giani, 1989 ( )
- Haplotaxis cantabronensis* Delay, 1973 ( )

### MOLLUSCA. Gastropoda, Basommatophora (2):

- Zospeum schaufussi* Von Frauentfeld, 1862 (\*)
- Zospeum suarezi* Gittenberger, 1980 (\*)

### ARTHROPODA (116+3):

#### Arachnida, Pseudoscorpionida (4):

- Neobisium (Blothus) jeanneli* (Ellingsen, 1912) (\*)
- Neobisium (Blothus) bolivari* (Nonidez, 1917) (\*)
- Roncocreagris aurouxi* Zaragoza, 2000 ( )
- Roncus* (n.sp.: 1) Zaragoza (e.p.)

#### Arachnida, Opiliones (4):

- Ischyropsalis dispar* Simon, 1872 (\*)
- Ischyropsalis gigantea* Dresco, 1968 ( )
- Ischyropsalis* (n.sp.: 1) Labrada y Luque (e.p.)
- Sabacon pasonianum* Luque, 1991 ( )

#### Arachnida, Araneae (6):

- Nesticus luquei* Ribera y Guerao, 1995 (\*)
- Robertus cantabricus* Fage, 1931 (\*)
- Iberina mazarredoi* Simon, 1881 (\*)
- Troglohyphantes cantabricus* Simon, 1884 ( )
- Troglohyphantes nyctalops* Simon, 1911 ( )
- Trichoncus pinguis* Simon, 1926 (")

#### Crustacea, Peracarida-Isopoda (11):

- Cantabroniscus primitivus* Vandel, 1965 (\*)
- Trichoniscoides cavernicola* Budde-Lund, 1885 (\*)
- Trichoniscoides chapmani* Dalens, 1980 ( )
- Stenasellus virei buchneri* (Stammer, 1936) (\*)
- Proasellus cantabricus* Henry y Magniez, 1968 (\*)
- Proasellus grafi* Henry y Magniez, 2003 ( )
- Proasellus stocki* Henry y Magniez, 2003 (")
- Bragasellus comasi* Henry y Magniez, 1976 (\*)
- Bragasellus aireyi* Henry y Magniez, 1980 ( )
- Synasellus bragai* Henry y Magniez, 1987 (\*)
- Synasellus meijersae* Henry y Magniez, 2003 (\*)

#### Crustacea, Peracarida-Ammphipoda (3):

- Pseudoniphargus elongatus* Stock, 1980 (\*)
- Niphargus longicaudatus* (Costa, 1951) (\*)
- Haploglyngmus lobatus* Stock, 1980 (")

#### Crustacea, Copepoda-Cyclopoida (4):

- Speocyclops cantabricus* Lescher-Moutoué, 1976 ( )
- Speocyclops spelaus* Kiefer, 1937 (\*)

*Acanthocyclops hispanicus* Kiefer, 1937 (\*)

*Graeteriella (Graeteriella) unisetigera* (Graeter, 1910) (\*)

#### Crustacea, Copepoda-Harpacticoida (3):

- Parastenocaris cantabrica* Chappuis, 1937 (\*)
- Parastenocaris stammeri* Chappuis, 1937 (\*)
- Bryocamptus balcanicus* (Kiefer, 1937) (\*)

#### Crustacea Syncarida-Bathynellacea (10):

- Iberobathynella (Asturibathynella) imuniensis* Camacho, 1987 (\*)
- Iberobathynella (Asturibathynella) asturiensis* Serban y Comas, 1978 (\*)
- Iberobathynella (Asturibathynella) parasturiensis* Camacho y Serban, 1998 (\*)
- Iberobathynella (Asturibathynella) lamasonensis* Camacho, 2005 ( )
- Iberobathynella (Espanobathynella) magna* Camacho y Serban, 1998 (\*)
- Iberobathynella (Espanobathynella) cantabriensis* Camacho y Serban, 1998 (\*)
- Paraiberobathynella (Paraiberobathynella) fagei* (Delamare, 1950) (\*)
- Vejdovskybathynella caroloi* Camacho, 2007 ( )
- Vejdovskybathynella pascalis* Camacho, 2007 ( )
- Bathynellidae* (n.g., n.sp.: 1) Camacho (e.p.)

#### Diplopoda Polydesmida (1):

- Cantabrodesmus lorioli* Mauriès, 1971 ( )

#### Diplopoda Craspedosomida (1):

- Cantabrosoma rogeri* Mauriès, 1971 ( )

#### Diplopoda Iulida (2):

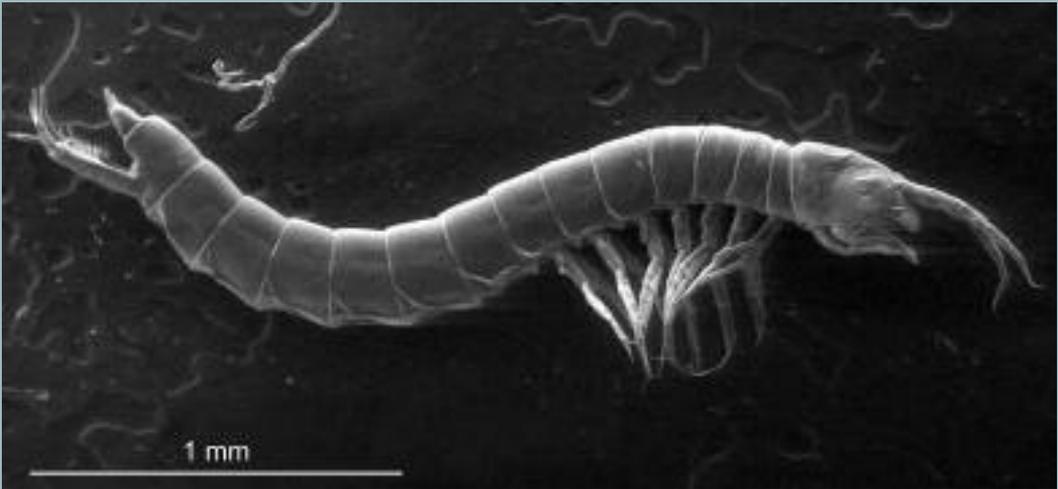
- Mesoiulus derouetae* Mauriès, 1971 ( )
- Mesoiulus drescoi* Mauriès, 1971 (\*)

#### Chilopoda Lithobiomorpha (3):

- Lithobius lorioli* Demange, 1962 ( )
- Lithobius drescoi* Demange, 1958 ( )
- Lithobius derouetae* Demange, 1958 (\*)

#### Insecta, Coleoptera (36+3):

- Iberotrechus bolivari* (Jeannel, 1913) (")
- Trechus (Trechus) escalerae* Abeille, 1903 (\*)
- Trechus (Trechus) carrilloi* Toribio y Rodríguez, 1997 (∧)
- Trechus (Trechus) cantabricus* Carabajal, García y Rodríguez, 1999 (∧)
- Trechus (Trechus) pisuenensis* Ortuño y Toribio, 2005 (∧)
- Trechus (Trechus) pecignai* Toribio, 1992 (\*)
- Pterostichus (Lianoe) sp. aff. drescoi* Nègre, 1957 (\*) P



Micrografía de detalle al SEM de un ejemplar macho del crustáceo batineláceo *Paraiberobathynella fagei* (A. Camacho / MNCN).

*Speocharinus llolesi* (Español y Escola, 1977) ( )  
*Cantabrogeus nadali* (Salgado, 1978) ( )  
*Cantabrogeus luquei* (Salgado, 1993) ( ) P  
*Cantabrogeus* (n.sp.: 4) Salgado, Labrada y Luque (e.p.) P  
*Leiodidae* (n.g., n.sp.: 1) Salgado, Labrada y Luque (e.p.)  
*Breuilia triangulum* (Sharp, 1872) (\*)  
*Quaestus (Quaestus) arcanus* Schaufuss, 1861 ( ) P  
*Quaestus (Quaestus) perezii* (Sharp, 1872) (\*)  
*Quaestus (Quaestus) nuptialis* (Español, 1973) (\*)  
*Quaestus (Quaestus) sajaensis* Salgado, 1998 ( )  
*Quaestus (Quaesticulus) adnexus* (Schaufuss, 1861) ( )  
*Quaestus (Quaesticulus) filicornis filicornis* (Uhagón, 1881) (\*)  
*Quaestus (Quaesticulus) autumnalis autumnalis* (Escalera, 1898) ( )  
*Quaestus (Quaesticulus) autumnalis brevicornis* (Jeannel, 1924) X  
*Quaestus (Quaesticulus) sharpi sharpi* (Escalera, 1898) ( )  
*Quaestus (Quaesticulus) sharpi bolivari* (Jeannel, 1913) (\*)  
*Quaestus (Quaesticulus) sharpi nigricans* (Jeannel, 1924) X  
*Quaestus (Quaesticulus) sharpi intermedius* (Salgado, 1994) X  
*Quaestus (Quaesticulus) sharpi monacatus* (Salgado, 1994) ( )  
*Quaestus (Quaesticulus) minus* (Jeannel, 1910) (\*)  
*Quaestus (Quaesticulus) canis* (Salgado, 1992) ( )  
*Quaestus (Quaesticulus) pasensis* Salgado, Labrada y Luque, 2010 ( )  
*Quaestus (Samanolla) oxypterus* (Bolívar, 1917) ( ) P  
*Quaestus (Amphogeus) escaleraei* (Jeannel, 1910) ( ) P

*Espanoliella tibialis* (Jeannel, 1910) ( ) P  
*Espanoliella cuneus* (Jeannel, 1910) (\*)  
*Espanoliella urdialensis* (Bolívar, 1917) ( ) P  
*Espanoliella jeanneli* (Bolívar, 1917) ( ) P  
*Espanoliella luquei* Salgado y Fresneda, 2005 ( ) P

#### Insecta, Diplura (4):

*Oncinocampa falcifer* Condé, 1982 ( )  
*Oncinocampa asonensis* Sendra y Condé, 1988 ( )  
*Litocampa espanoli* espanoli Condé, 1982 (\*)  
*Litocampa zaldivarae* Sendra, Salgado y Monedero, 2003 (\*)

#### Insecta, Collembola (24):

*Pseudosinella stygia* Bonet, 1931 ( )  
*Pseudosinella suboculata* Bonet, 1931 (\*)  
*Pseudosinella duodecimoculata* Bonet, 1931 (\*)  
*Pseudosinella superoculata* Gisin y Gama, 1969 (\*)  
*Pseudosinella substygia* Gisin y Gama, 1969 (\*)  
*Pseudosinella goughi* Gisin y Gama, 1972 (\*)  
*Pseudosinella chapmani* Gama, 1974 (\*)  
*Pseudosinella luquei* Beruete y Jordana, 2004 (\*)  
*Pseudosinella lesi* Jordana, Baquero y Janssens, 2006 (\*)  
*Pseudosinella* (n.sp.: 13) Jordana, Luque y Baquero (e.p.)  
*Arrhopalites boneti* Jordana y Baquero, 2006 (")  
*Arrhopalites elegans* Cassagnau y Delamare-Deboutteville, 1953 (\*)

( ) Endemismos troglobios en la Región de Cantabria.

(\*) Endemismos troglobios cantábricos con amplia distribución geográfica.

(") Endemismos cavernícolas no troglobios de interés en la Región de Cantabria.

(^ ) Endemismos del M.S.S. de interés en la Región de Cantabria.

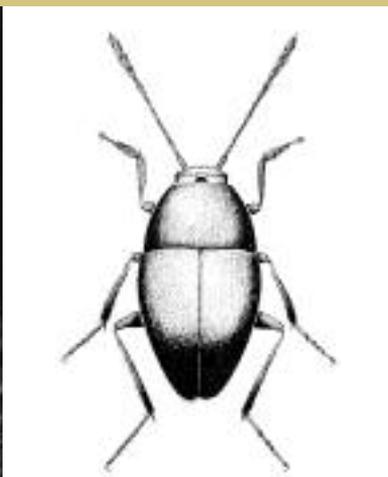
e.p. Endemismos troglobios nuevos de la Región de Cantabria y pendientes de publicación.

P Endemismos troglobios incluidos en el Catálogo Regional de Especies Amenazadas de Cantabria.

X Endemismos troglobios que están en revisión.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELLÁN, P., D. SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ, J. VELASCO y A. MILLÁN (2005). Conservation of freshwater biodiversity: a comparison of different area selection methods. *Biodiversity and Conservation* 14: 3457-3474.
- ANTIGÜEDAD, I.; MORALES, T. y J.A. URIARTE (2007). Los acuíferos kársticos. Casos del País Vasco. *Rev. Enseñanza de las Ciencias de la Tierra* 153: 325-332.
- BELLÉS, X. (1987). *Fauna cavernícola i intersticial de la Península Ibèrica i Illes Balears*. CSIC, Ed. Moll. Madrid. 207 pp.
- BONN, A. y K.J. GASTÓN (2005). Capturing biodiversity: selecting priority areas for conservation using different criteria. *Biodiversity and Conservation* 14: 1083-1100.
- CALLAHAN PITLIK, P., J.R. NEBOT CERDÀ y P. GARAY MARTÍN (2003). *Red Natura 2000 de la Comunitat Valenciana: espacios para preservar*. Conselleria de Medi Ambient. Generalitat Valenciana. Valencia. 239 pp.
- CAMACHO, A.I. (2003). An overview of the distribution of the Parabathynellidae (Crustacea, Syncarida, Bathynellacea) on the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Gracella* 59 (1): 63-78.
- CAMACHO, A.I. (2005). Expanding the taxonomic conundrum: Three new species of groundwater crustacean (Syncarida, Bathynellacea, Parabathynellidae) endemic to the Iberian Peninsula. *Journal of Natural History* 39 (21): 1819-1838.
- CAMACHO, A.I. (2007). The first record of the genus *Vejdovskybathynella* Serban & Leclerc, 1984 (Syncarida, Bathynellacea, Bathynellidae) in the Iberian Peninsula: three new species. *Journal of Natural History* 41 (45-48): 2817-2841.
- CAMACHO, A.I., T.J. TORRES, C. PUCH, J.E. ORTIZ y A.G. VALDECASAS (2006). Small-scale bio geographical patterns in some groundwater Crustacea, the syncarid, Parabathynellidae. *Biodiversity and Conservation*, 15 (11): 3527-3541.
- CAMACHO, A.I. y A.G. VALDECASAS (2008). Global diversity of syncarids (Syncarida; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 257-266.
- CHRISTMAN, M.C. (2004). Mapping subterranean biodiversity. En: CULVER, D. C. y W.B. WHITE (eds.). *Encyclopedia of caves*, Elsevier and Academic Press. Amsterdam. 654 pp.
- CHRISTMAN, M.C. y D.C. CULVER (2001a). The relationship between cave biodiversity and available habitat. *Journal of Biogeography* 28: 367-380.
- CHRISTMAN, M.C. y D.C. CULVER (2001b). Spatial models for predicting cave biodiversity: an example from the southeastern United States. En: CULVER, D.C.; L. DEHARVENG, J. GIBERT y I.D. SASOWSKY (eds.). *Mapping subterranean biodiversity*, pp. 36-38. Karst Waters Institute Special Publication 6, Charles Town, WV.
- CULVER, D.C. y B. SKET (2000). Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. *Journal of Cave and Karst Studies* 62: 11-17.
- CULVER, D.C., L. DEHARVENG, A. BEDOS, J.J. LEWIS, M. MADDEN, J.R. REDDELL, B. SKET, P. TRONTELIJ y D. WHITE (2006). The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. *Ecography* 29: 120-128.
- CULVER, D.C. y T. PIPAN (2009). *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press.
- DEHARVENG, L. (2001). Mapping European endemism: The project "Endemism". En: CULVER, D.C., L. DEHARVENG, J. GIBERT y I.D. SASOWSKY (eds.). *Mapping Subterranean Biodiversity*, pp. 12-14. Karst Waters Institute Special Publication 6, Charles Town, WV.
- FORD, D. y P. WILLIAMS (1989). *Karst geomorphology and hydrology*. Unwin Hyman. London.
- GINES, A. y J. GINES (1992). Karst phenomena and biogeological environments. En: A.I. Camacho (ed.). *The Natural History of Biospeology*, pp. 31-56. Monografía nº 7. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). Madrid.
- HORTAL, J. y J.M. LOBO (2006). Towards a synecological framework for systematic conservation planning. *Biodiversity Informatics* 3: 16-45.
- JUAN, C. y B.C. EMERSON (2010). Evolution underground: shedding light on the diversification of subterranean insects. *Journal of Biology* 9: 17-21.
- JUBERTHIE, Ch. (1995). Underground habitats and their protection. *Nature & Environment series* nº 72. Council of Europe Publishing. Strasbourg. 158 pp.
- KAREIVA, P. y M. MARVIER (2003). Conserving biodiversity coldspots: recent calls to direct conservation funding to the world's biodiversity hotspots may be bad investment advice. *American Scientist* 91: 344-352.
- LABRADA, L. y C. GLEZ. LUQUE (en prensa). A new cave-dwelling and endemic species of the genus *Ischyropsalis* C.L. Koch 1839 (Opiliones: Ischyropsalididae) from the karst region of Cantabria (Spain). *Zootaxa*.
- LOBO, J.M. (2003). Biodiversidad: el reto de elaborar una estrategia de conservación basada en las especies. En: *Biodiversidad*, pp. 21-50. V Foro sobre Desarrollo y Medio Ambiente, 6-8 noviembre de 2002. Fundación Monte-León. León.
- MALARD, F., C. BOUTIN, A.I. CAMACHO, D. FERREIRA, G. MICHEL, B. SKET y F. STOCH (2009). Diversity patterns of stygobiotic crustaceans across multiple spatial scales in Europe. *Freshwater Biology* 54: 756-776.
- MAYR, E., E. GORDON-LINSLEY y R. USINGER (1953). *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.



La primera referencia científica a la fauna cavernícola de la península Ibérica data de 1861, en la que el entomólogo alemán Ludwing Wilhelm Schaufuss (1833-1890) describe una nueva especie de coleóptero, bajo el nombre de *Quaeustus arcanus* (dibujo). En la actualidad se sabe que esta especie protegida es un endemismo de Cantabria que se localiza en el karst de los municipios de Santillana del Mar, Alfoz de Lloredo, Reocín, Ruiloba, Comillas y Valdálga. Entre las cuevas más conocidas destacan las de Altamira y El Soplao (Salgado *et al.*, 2007).  
Foto cortesía de B. Jaeger, Museum für Naturkunde, Humboldt Universität zu Berlin

- MICHEL, G., F. MALARD, L. DEHARVENG, T. DI LORENZO, B. SKET, y C. de BROYER (2009). Reserve selection for conserving groundwater biodiversity. *Freshwater Biology* 54: 861-876.
- MYERS, N. (2001). Hotspots. En: S. A. LEVIN (ed.). *Encyclopedia of biodiversity* (vol. 3), pp. 371-381. Academic Press, San Diego.
- MYERS, N., C.G. MITTERMEIER, G.A.B. DA FONSECA y J. KENT (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- PRESSEY, R.L., C.J. HUMPHRIES, C.R. MARGULES, R.I. VANE-WRIGHT y P.H. WILLIAMS (1993). Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 124-128.
- RIBERA, I., J. FRESNEDA, R. BUCUR, A. IZQUIERDO, A.P. VOGLER, J.M. SALGADO y A. CIESLAK (2010). Ancient origin of a Western Mediterranean radiation of subterranean beetles. *BMC Evolutionary Biology* 10: 29-42.
- SALGADO, J.M. (2000). A new revision and taxonomic position for the Cantabrian Leptodirinae: section *Quaeustus* and *Speonomidius* (Coleoptera: Cholevidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)* 36 (1): 45-59.
- SALGADO, J.M., L. LABRADA y C. GLEZ. LUQUE (2007). Nota sobre los tipos de *Quaeustus* (*Quaeustus*) *arcanus* y *Quaeustus* (*Quaesticulus*) *adnexus*: nuevos datos (Coleoptera, Leiodidae, Leptodirinae). *Bol. Asoc. Esp. Ent.* 31 (1-2): 197-203.
- SALGADO, J.M., L. LABRADA y C. GLEZ. LUQUE (2010). A new cave-dwelling species of *Quaeustus* Schaufuss, 1861 from the Montes de Pas, Northern Spain (Coleoptera: Leiodidae: Leptodirinae). *Zootaxa*, 2484: 25-34.
- SALGADO, J.M., M. BLAS y J. FRESNEDA (2008). *Fauna Ibérica. Vol. 31. Coleoptera, Cholevidae*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). Madrid. 800 pp.
- SCHRAM, F.R. (2008). Does biogeography have a future in a globalized world with globalized faunas? *Contributions to Zoology* 77 (2): 127-133.
- SKET, B. (2008). Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History* 42 (21-22): 1549-1563.
- VANE-WRIGHT, R.I. (1996a). Systematics and the conservation of biodiversity: global, national and local perspectives. En: GASTON, K.J., T.R. NEW y M. SAMWAYS (ed.). *Perspectives on insect conservation*, pp. 197-211. Intercept, Andover.
- VANE-WRIGHT, R.I. (1996b). Identifying priorities for the conservation of biodiversity: systematic biological criteria within a socio-political framework. En: GASTON K.J.(ed.). *Biodiversity: a Biology of Numbers and Difference*, pp. 309-344. Blackwell, Oxford.
- ZACHOS, J.C., G.R. DICKENS y R.B. ZEEBE (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 45: 279-283.
- ZAGMAJSTER, M., D.C. CULVER y B. SKET (2008). Species richness patterns of obligate subterranean beetles (Insecta: Coleoptera) in a global biodiversity hotspot - effect of scale and sampling intensity". *Diversity and Distributions* 14: 95-105.