



Guía interpretativa de los ecosistemas anquialinos de Los Jameos del Agua y Túnel de la Atlántida

Alejandro Martínez, Brett C. Gonzalez,
Jorge Núñez, Horst Wilkens, Pedro Oromí,
Thomas M. Iliffe y Katrine Worsaae



CABILDO DE LANZAROTE



GOBIERNO
DE ESPAÑA

MINISTERIO
DE AGRICULTURA Y PESCA,
ALIMENTACIÓN Y MEDIO AMBIENTE



Unión Europea

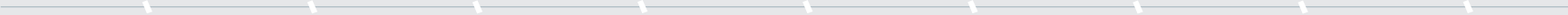
Fondo Europeo Agrícola
de Desarrollo Rural

Europa invierte en las zonas rurales



**Gobierno
de Canarias**





Guía interpretativa de los ecosistemas anquialinos de Los Jameos del Agua y Túnel de la Atlántida



Lanzarote, 2016

Guía interpretativa de los ecosistemas anquialinos de Los Jameos del Agua y Túnel de la Atlántida



CABILDO DE LANZAROTE

© Cabildo de Lanzarote, 2016

Área de Medio Ambiente

Presidente: Pedro San Ginés Gutiérrez

© Autores: Alejandro Martínez, Brett C. Gonzalez, Jorge Núñez, Horst Wilkens, Pedro Oromí,
Thomas M. Iliffe y Katrine Worsaae

© Textos: Sus autores

© Ilustraciones y fotos: Sus autores

Colaboran:

Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente

Unión Europea. Fondo Europeo Agrícola de Desarrollo Rural

Gobierno de Canarias

Cabildo de Lanzarote - Servicio de Medio Ambiente

Impresor/Encuadernación:

Diseño y maquetación: Tragsatec

Depósito Legal: GC 799-2016

ISBN-13: 978-84-95938-93-0

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de esta publicación puede reproducirse, registrarse o tramitarse, por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea electrónico, mecánico, fotoquímico, magnético, electrónico o informático, por fotocopia, grabación o cualquier otro, sin permiso previo de los titulares del © de esta obra.

Edición no venal



Guía interpretativa de los ecosistemas anquialinos de Los Jameos del Agua y Túnel de la Atlántida

Alejandro Martínez. Alejandro Martínez: Departamento de Biología Marina, University of Copenhagen;

Centro para el Estudio de Ecosistemas, Concilio Nacional Italiano de Investigación

Brett C. Gonzalez. Departamento de Biología Marina, Universidad de Copenhagen

Jorge Núñez. Departamento de Biología Animal, Universidad de La Laguna

Horst Wilkens. Biocentro Grindel y Museo de Zoología, Universidad de Hamburgo

Pedro Oromí. Departamento de Biología Animal, Universidad de La Laguna

Thomas M. Iliffe. Departamento de Biología Marina, Universidad Texas A&M en Galveston

Katrine Worsaae. Departamento de Biología Marina, Universidad de Copenhagen

Fotografías: Juan Valenciano y Enrique Domínguez, salvo indicación expresa de otros autores

Fotografía de portada: Brett C. Gonzalez

Edición: diseño: Álvaro Trotta, maquetación: María Calvar; ilustraciones: Laura García;

colaboración: Eva Vallejo y Francisco Zafra

...y continúan brillando, a través de las oscuras aguas...

Prefacio



El Tubo Volcánico de La Corona es una de las cuevas anquialinas más importantes del mundo. Durante los últimos 125 años, más de 50 científicos han investigado la Cueva escribiendo numerosas publicaciones científicas sobre su geología, fauna y ecología, accesibles dentro de la comunidad científica. En paralelo, La Corona ha tenido una gran importancia para el pueblo de Lanzarote, desde sus primeros pobladores hasta hoy, cuando la cueva es visitada anualmente por miles de personas de todo el mundo.

El objetivo de este libro es resumir los últimos 125 años de investigación en una sola obra, accesible a todos. Hemos organizado la información en cuatro capítulos sobre la Geología, Fauna y Ecología del tubo volcánico, así como una introducción a los conceptos más importante en la ciencia de la biología subterránea. En la construcción de cada uno de ellos hemos considerado los últimos hallazgos y métodos científicos, con la intención de aunar las viejas con las nuevas tendencias en Biología Subterránea y proveer al lector con un exhaustivo compendio de nuestro conocimiento.

Los autores de este libro representan tres generaciones de científicos dedicados a la Biología Subterránea, reuniendo a algunos de los primeros exploradores y taxónomos, con futuros expertos en el campo. Juntos, esperamos divulgar nuestro conocimiento con esta obra, fomentando la curiosidad y el respecto por estos ecosistemas relativamente desconocidos, y asegurando a través del conocimiento, su conservación.

Alejandro, Brett, Jorge, Horst, Pedro, Tom y Katrine

Presentación

Recorrer el Túnel de la Atlántida supone un viaje a las entrañas de la Tierra, más propio de una novela de Julio Verne. Se trata de un túnel natural formado por el Volcán de la Corona al norte de Lanzarote. De hecho, sus mil seiscientos metros de longitud lo convierten en el tubo de lava sumergido más largo del mundo, cuyo origen se encuentra en las emisiones de lava de una abertura lateral del volcán de La Corona hace aproximadamente 21.000 años, coincidiendo con el último máximo glaciar. Las coladas fluyeron en dirección al mar, sobre materiales volcánicos más antiguos emitidos por Los Helechos y La Quemada hasta que aquellas alcanzaron la antigua línea de costa. Tras la última transgresión marina, los últimos 1600 metros quedaron inundados dando lugar a la formación de los ecosistemas anquialinos que se desarrollan en un medio subterráneo costero invadido por agua marina.

Esta obra de la naturaleza ha sido objeto de orgullo de los lanzaroteños a lo largo de su historia; de curiosidad y admiración por las miles de personas de todo el mundo que visitan Jameos del Agua; y de estudio por parte de científicos de numerosas partes del planeta que han aportado miles de datos y abundantes teorías a la comunidad científica internacional que coincide en definirlo como una de las cuevas anquialinas más importantes del mundo, con 36 especies endémicas de Lanzarote conocidas.

Por ello, la lectura del resumen de 125 años de investigación en esta obra única denominada "Guía Interpretativa de los ecosistemas anquialinos de Jameos del Agua y Túnel de la Atlántida", editada por el Cabildo de Lanzarote y escrita por Alejandro Martínez, Brett C. Gonzalez y Katrine Worsaae de la Universidad de Copenhague; Jorge Nuñez y Pedro Oromí de la Universidad de La Laguna, Horst Wilkens de la Universidad de Hamburgo, Thomas M. Iliffe de la Universidad A&M

de Texas y con fotografías de Juan Valenciano (Lanzarote) y Enrique Domínguez (Tenerife), descubrirá una compilación de los secretos de la geología, la fauna y la ecología que guarda una de las cuevas anquialinas más importantes del mundo, con el objeto de divulgar el conocimiento sobre esta maravilla natural, fomentando la curiosidad y el respeto por estos ecosistemas relativamente desconocidos, y asegurando a través del conocimiento, su conservación y la preservación de este legado natural.

Espero que recorran sus páginas con la misma avidez y curiosidad y, sobre todo, con la misma ilusión que los autores han puesto en el desarrollo de una obra inspiradora que nos permitirá amar aún más si cabe, una de las grandes maravillas del legado de Lanzarote al mundo.

Pedro San Ginés Gutiérrez
PRESIDENTE DEL CABILDO DE LANZAROTE

Agradecimientos

Este libro hubiera sido imposible sin el impulso y entusiasmo de Elena Mateo Mederos, quien siempre ha apoyado nuestras iniciativas para el estudio y divulgación del tesoro subterráneo de Lanzarote. De manera muy especial también queremos mostrar nuestro agradecimiento a los miembros de nuestro equipo Enrique Domínguez, Carola D. Jorge, Luis E. Cañadas, Ralf Schoenermark, Juan Valenciano, Antonio Martín y al grupo de espeleología Uesteyaide, en especial Alexandre Perdomo. Gismacan Canarias financió nuestra expedición a Lanzarote en 2014. Estamos en deuda con Suso Fontes y el personal de Los Jameos del Agua por su apoyo durante las largas noches de buceo en el Túnel de la Atlántida. La gestión de este proyecto fue realizada por Miguel Ángel y Juan Escobar (Tragsatec) y Jan Andersen y Saeeda Vally (Universidad de Copenhague). Queremos expresar nuestro agradecimiento también a Karsten Kristiansen, jefe del Departamento de Biología de la Universidad de Copenhague, por apoyar esta iniciativa.

Los siguientes colegas nos han permitido utilizar algunas de sus fotografías desinteresadamente en esta obra: Sergio González, Jill Heinerth, Niels Daugbjerg, Kirsten Kvindebjerg, Jaime Mora, Leopoldo Moro, Peter R. Møller, Ana María Palmero, Sofía Pyateava, Tomás Abel Rivero, Emilio Rolán, Simon Richards, Andreas Schmidt-Rhaesa, Ulrike Strecker y Tamara Thomsen. Los siguientes científicos han ayudado en la identificación de algunas especies o aportado datos inéditos: Tom Artois, Alberto Brito, Jordi Corbera, Marco Curini-Galetti, Gustavo Fonseca, Damià Jaume, John Pohlman, Emilio Rolán, y Antonio Todaro. Virginia Martínez contribuyó con útiles sugerencias a nuestro capítulo sobre geología.

Este libro ha sido escrito en su mayor parte en el Departamento de Biología Marina de la Universidad de Copenhague. Los salarios y costes de laboratorio fueron cofinanciados por la Universidad de Copenhague y la Fundación Carlsberg (Beca # 2010_01_0802 2013_01_0779). Las fotografías de microscopía electrónica fueron realizadas en el Museo de Historia Natural de Dinamarca, Copenhague.

Ashley Paige y Fernando Pardos revisaron desinteresadamente las versiones inglesa y española de esta obra, contribuyendo notablemente a mejorar el lenguaje de la misma.

Índice

1. Origen geológico del Tubo Volcánico de La Corona y los ecosistemas anquialinos de Lanzarote	15
Origen geológico de Lanzarote	16
Origen geológico del Malpaís y Tubo Volcánico de La Corona	21
Morfología de las secciones anquialinas del Tubo Volcánico de La Corona	52
2. Introducción a la Biología Subterránea	97
Conceptos generales.	98
El ambiente anquialino	103
Sobreviviendo en cuevas anquialinas	118
Cuadro 1. Adaptaciones metabólicas en especies anquialinas: casos de estudio	127
3. Fauna anquialina de Lanzarote	129
Introducción histórica	130
Cuadro 1. Introducción a la Sistemática: ¿cómo clasificamos los organismos vivos?	133
Cuadro 2. El Árbol de la vida animal	137
Cuadro 3. El Árbol de la vida de los artrópodos	174
Cuadro 4. Identificación de los cuatro linajes principales de copépodos estigobios	186
4. Ecología del Tubo Volcánico de La Corona	239
Hidrología	240
Secciones iluminadas: Los Jameos del Agua	244
Secciones afóticas: Túnel de la Atlántida y Cueva de los Lagos	266
Ambientes intersticiales: Montaña de Arena	278
Charcos y pozos anquialinos	280
Cuadro 1. La vida entre los granos de arena y el picón	283
Epílogo: el tesoro biológico bajo las lavas de Lanzarote	289
Resumen de las especies de estigobios presentes en el tubo de La Corona	291
Bibliografía	293

Origen geológico del Tubo
Volcánico de La Corona y los
ecosistemas anquialinos
de Lanzarote

CAPÍTULO

1



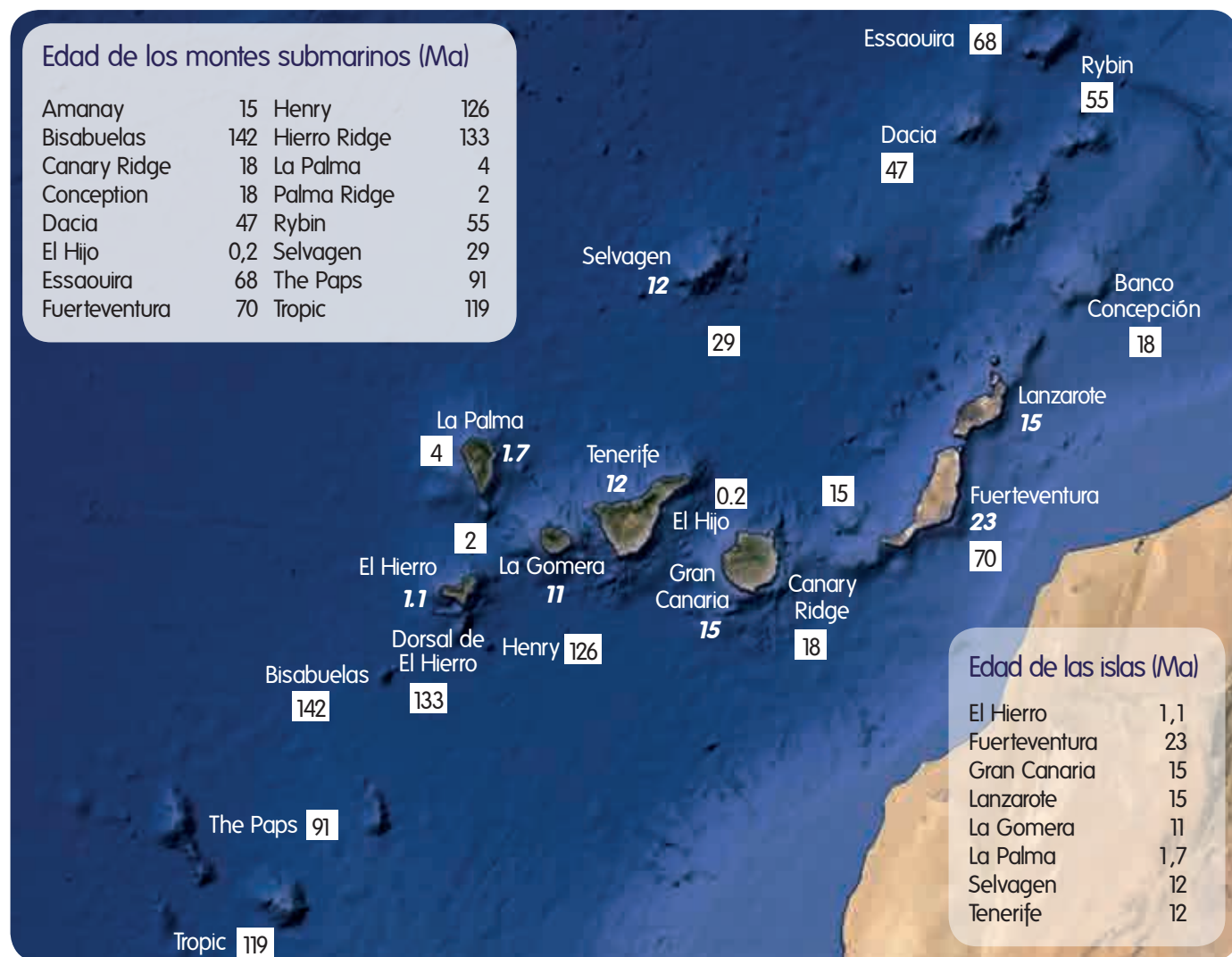
Origen geológico de Lanzarote

Las islas Canarias son un archipiélago oceánico de origen volcánico formado sobre la Placa Africana a 100 km de la costa occidental de África (Mapa 1). El archipiélago consta de siete islas y varios islotes. Todas las islas principales están constituidas por edificios volcánicos independientes separados por profundidades del orden de 2.000-3.000 m, a excepción de Lanzarote y Fuerteventura (e islotes adyacentes) que forman parte del mismo edificio volcánico, separadas por los estrechos de El Río y La Bocaina con una profundidad máxima de 40 m. Además de las islas, existen en la llamada Provincia Geológica de las Canarias varios montes submarinos distribuidos a lo largo de una superficie de 1.300 km² (Mapa 1). Estos montes han sido datados con métodos ⁴⁰Ar/³⁹Ar a partir de materiales dragados recientemente, siendo la datación más antigua de 142 millones de años (Ma). Las islas Canarias emergidas son más jóvenes (Mapa 1), con una antigüedad máxima de 23 Ma en la isla de Fuerteventura, seguida por Lanzarote y Gran Canaria con 15 Ma. La isla más joven es El Hierro con solo 1,1 Ma. Por lo tanto, mientras que el monte submarino más antiguo de la Provincia Geológica de las Canarias se formó durante el periodo inicial de apertura del Atlántico, la primera isla no emergió hasta 100 Ma después.

El origen geológico de Lanzarote es complejo (Mapa 2) y comenzó, como en otras islas, con la forma-

ción del llamado Complejo Basal durante la fase de monte submarino. El Complejo Basal está formado por las primeras rocas del edificio volcánico de la isla caracterizadas por la presencia de lavas almohadilladas con numerosas intrusiones de sedimentos de origen marino. La fase de monte submarino de Lanzarote terminó con la emergencia de la isla durante el Mioceno inferior (23-5 Ma). Una vez emergida, la historia de Lanzarote continuó en una sucesión de periodos constructivos y erosivos. Los periodos constructivos estuvieron caracterizados por una intensa actividad volcánica y el crecimiento del edificio volcánico insular. En contraposición, los periodos erosivos se caracterizan por el cese de la actividad volcánica, permitiendo la erosión de Lanzarote por acción del viento y las aguas superficiales, con una reducción del tamaño de la isla tanto en superficie como en altura. Esta alternancia de periodos puede observarse claramente en algunos de los malpaíses antiguos de la isla.

El primer periodo constructivo de la historia geológica de Lanzarote llevó a la formación de los macizos de Los Ajaches y de Famara (Figs. 1 A y C). El primero se originó hace 14,5-13,5 Ma y está situado al sudoeste de Lanzarote, mientras que Famara, con 10,2-3,8 Ma, se encuentra en el extremo nororiental. La formación de Los Ajaches ocurrió rápidamente en términos geológicos, con la totalidad del macizo



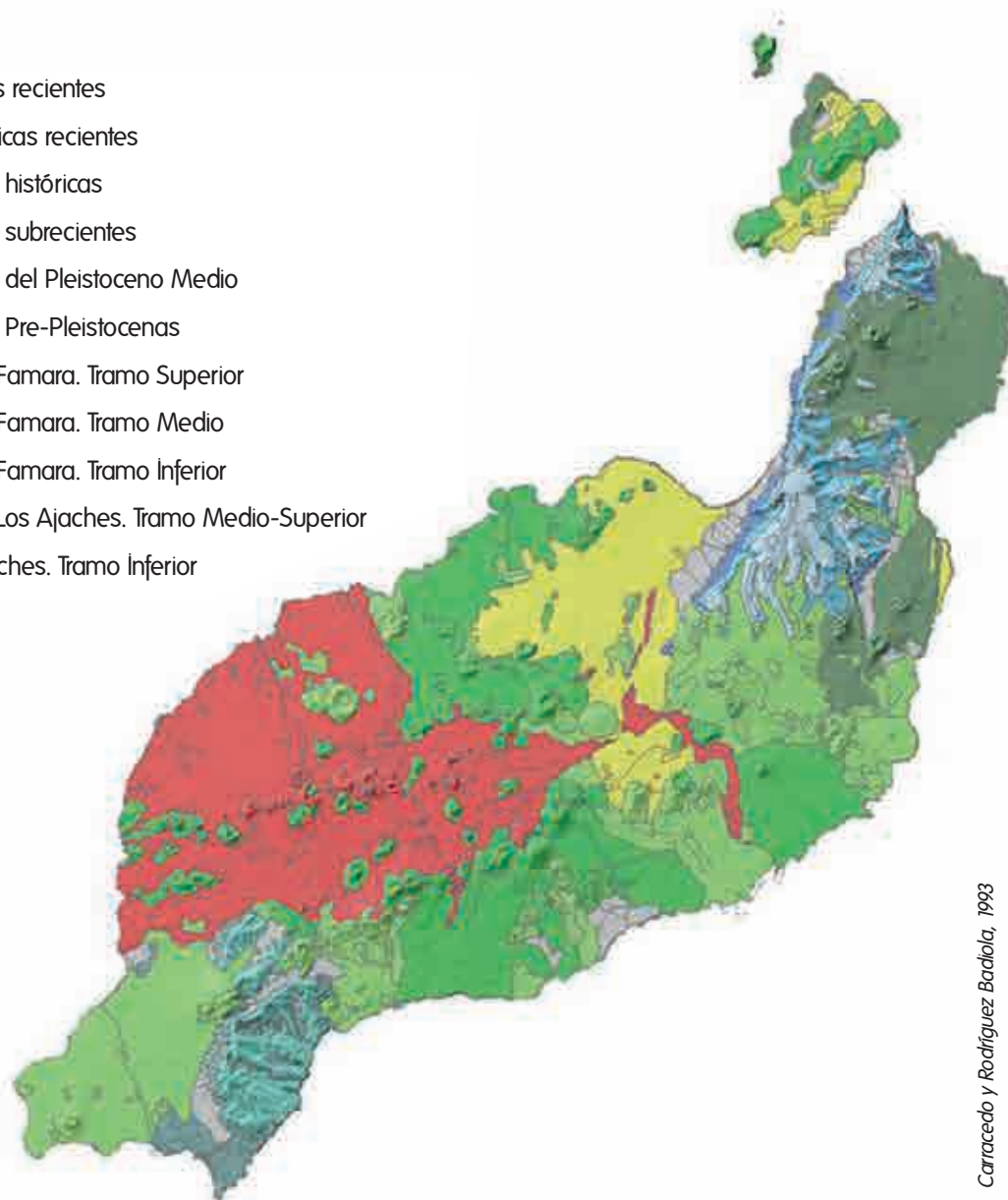
Van den Bogaard, 2013

Mapa 1. Mapa de la edad de los montes marinos e islas en la Provincia Geológica de las Islas Canarias.

originado durante un solo episodio volcánico. Por el contrario Famara se formó más lentamente, y en su origen hay implicados al menos tres episodios vol-

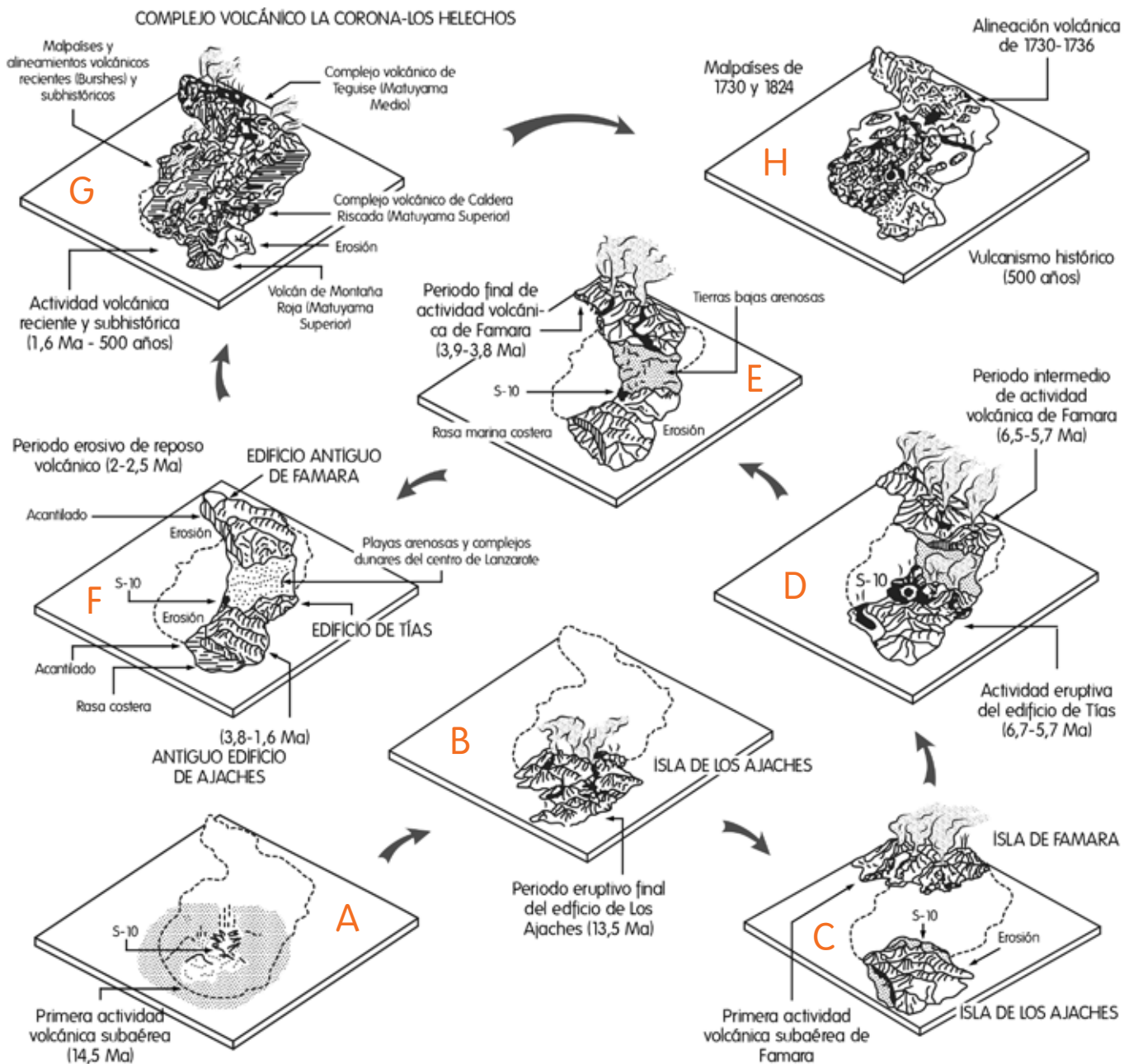
cánicos distintos, marcados por la presencia de paleosuelos abrasados (almagres) entre tres coladas volcánicas de edades distintas. Hoy en día los ma-

- Sedimentos recientes
- Arenas eólicas recientes
- Erupciones históricas
- Erupciones subrecientes
- Erupciones del Pleistoceno Medio
- Erupciones Pre-Pleistocenas
- Edificio de Famara. Tramo Superior
- Edificio de Famara. Tramo Medio
- Edificio de Famara. Tramo Inferior
- Edificio de Los Ajaches. Tramo Medio-Superior
- Edificio Ajaches. Tramo Inferior



Carracedo y Rodríguez Badiola, 1993

Mapa 2. Composición geológica de la isla de Lanzarote.



Adaptado de Carracedo y Rodríguez Badiola, 1993

Figura 1. Evolución geológica de Lanzarote (ver texto para explicación).

cizos de Los Ajaches y de Famara no son más que dos antiguos grupos de colinas altamente erosionadas con altitudes de 560 m y 671 m respectivamente. Sin embargo, los geólogos estiman que durante sus albores estos macizos presentaban una altura muy superior a la actual y sobrepasaban incluso la franja de los alisios, recogiendo la humedad traída por estos vientos en forma de mar de nubes. Estas condiciones probablemente conllevaron una mayor precipitación en Lanzarote, e incluso la presencia de bosques de laurisilva similares a los de las islas occidentales. Esta lluvia recogida por los árboles se infiltró a través de las lavas de Lanzarote, favoreciendo la formación de un acuífero que millones de años más tarde ha podido ser aprovechado por la población humana en épocas actuales de menor pluviometría.

Los macizos de Los Ajaches y de Famara fueron conectados posteriormente por un tercer episodio volcánico durante el Mioceno Tardío (6,7-5,7 Ma; Fig. 1 D), que originó el complejo volcánico de Tías. Sin embargo, debido a la erosión y a la actividad volcánica posterior, estas lavas son difíciles de observar en superficie y solo emergen alrededor de la población de Tías y en algunas zonas del macizo de Los Ajaches (Mapa 2).

Tras este periodo constructivo, la actividad volcánica se detuvo en la isla durante 2,5 Ma coincidiendo

con el Plioceno (5,3-2,6 Ma, Fig. 1 F) y la isla entró en un periodo erosivo que afectó de forma más dramática a las cumbres, las cuales sufrieron una reducción considerable en altitud. Fue durante este periodo cuando se estima que Los Ajaches y Famara perdieron suficiente altura para quedar por debajo de la franja de los alisios. El efecto de esta erosión se reflejó en el clima de la isla, que al no recibir la humedad del mar de nubes se volvió progresivamente más árida, acentuando la aridificación que se venía produciendo a nivel global en esas cronologías.

Al final del Plioceno se inició un segundo periodo de actividad volcánica caracterizado por erupciones fisurales que cubrieron las estructuras geológicas anteriores. Los epicentros de estas erupciones se localizaron en Montaña Roja, Caldera Riscada (cerca de Los Ajaches), Tegui y La Corona (cerca de Famara) (Fig. 1 G). Estas erupciones emitieron principalmente basaltos vesiculares y escorias (Fig. 2), altamente porosos por la liberación de gases debido a la reducción de presión durante su emergencia a la superficie y su posterior enfriamiento.

Tras esta fase de actividad se sucedió un periodo erosivo que dura hasta hoy, solo interrumpido por las erupciones históricas de 1730 y 1824 en Timanfaya, en la costa oeste de Lanzarote (Fig. 1 H).

Origen geológico del Malpaís y del Tubo Volcánico de La Corona

El Malpaís de La Corona es una extensión de campos de lava, relativamente llana pero irregular, situada en el extremo norte de Lanzarote (Fig. 2). El malpaís se originó a partir de las erupciones del volcán de La Corona durante el segundo periodo constructivo de Lanzarote, cubriendo parcialmente el macizo de Famara (Mapa 2, Fig. 3 A y B). Tres conos volcánicos alineados de norte a sur destacan sobre el malpaís: La Quemada, La Corona y Los Helechos (Mapa 2, Fig. 3).

Una de las estructuras geológicas más destacadas del Malpaís de La Corona es el tubo volcánico del mismo nombre que, con 7,8 km de longitud, cruza el malpaís en dirección sureste desde la base del volcán de La Corona hacia el mar (Fig. 3). Este tubo volcánico se originó a partir de lavas pahoehoe emitidas desde un hornito lateral cerca de la base del volcán. Las lavas pahoehoe se caracterizan por su elevada temperatura (1.100-1.200 °C) y su bajo contenido en gases, originando coladas más fluidas que otros tipos de coladas. Las coladas de lavas pahoehoe fluyen relativamente despacio, dejando superficies relativamente lisas y caracterizadas por la presencia de lavas cordadas. El patrón de lavas cordadas se origina cuando la superficie de la colada se enfría parcialmente y forma una corteza

más viscosa. Esta corteza es arrastrada y comprimida por la lava que aún continúa fluyendo bajo ella, originando arrugas y bucles que dan a la colada su apariencia de cuerda. Las lavas pahoehoe, además, favorecen la formación de tubos volcánicos, que no pueden originarse en lavas muy viscosas tipo aa. A medida que la superficie de la colada se enfría, aumenta progresivamente su viscosidad hasta que llega a solidificarse totalmente formando una estructura rocosa tubular. Dicha estructura actúa como una cañería aislando y manteniendo la temperatura del resto de la colada en su interior y favoreciendo su avance (Fig. 4). Una vez que la emisión de lava cesa, la estructura se vacía de material fundido pero el conducto permanece, formando un tubo volcánico. Al estar cerca de la superficie, los tubos volcánicos son relativamente vulnerables a la erosión y a procesos tectónicos, siendo menos longevos y más susceptibles al colapso que otro tipo de cuevas, como las kársticas.

La edad exacta de la formación del Tubo Volcánico de La Corona es aún debatida. Sin embargo, la mayoría de los geólogos está de acuerdo con las últimas dataciones hechas con métodos radiométricos de Ar/K, que indican que el tubo se formó por encima del nivel del mar aproximadamente hace





Brett C. Gonzalez

Figura 2. Malpaís de La Corona fotografiado en los alrededores de Los Jameos del Agua.

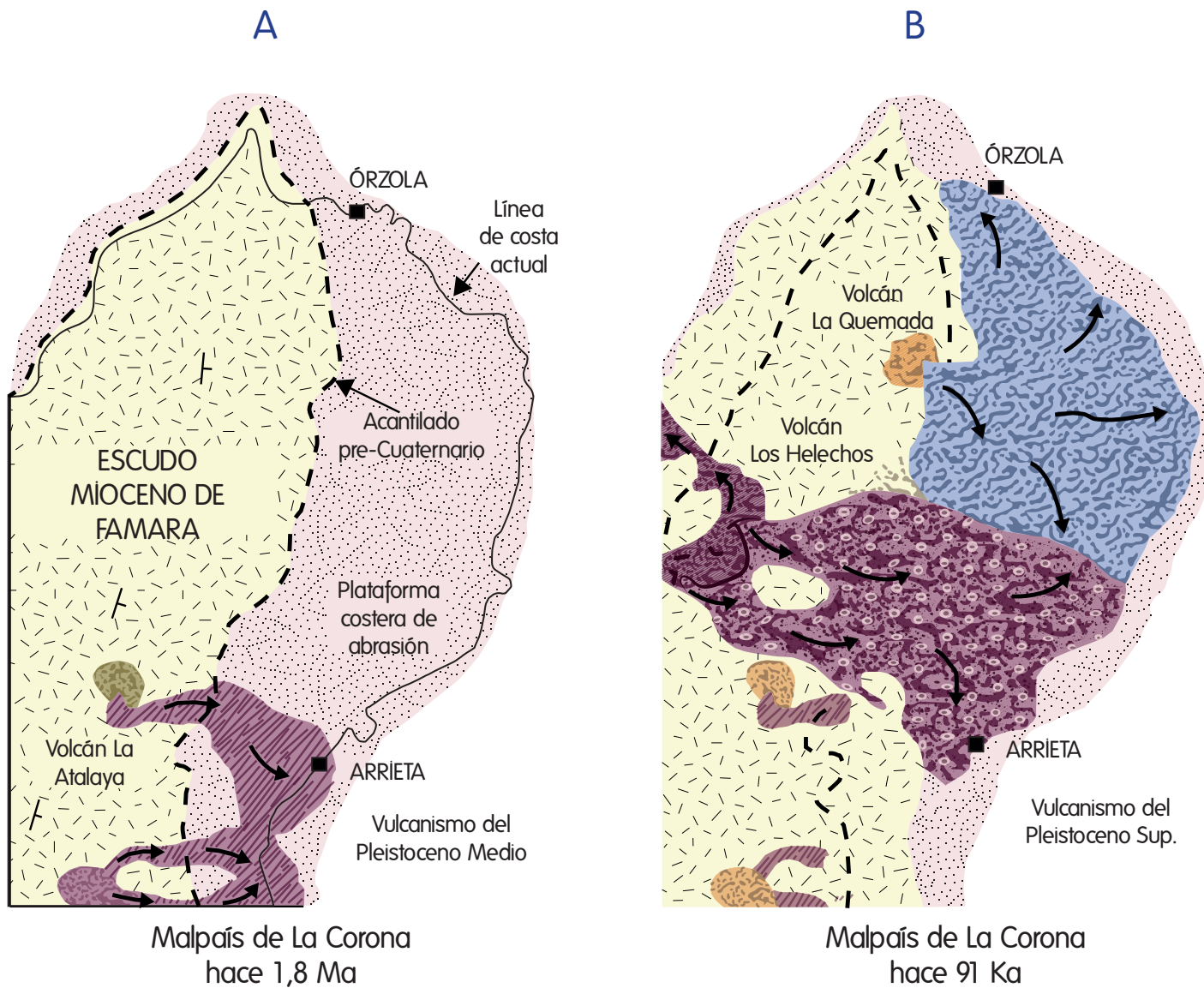
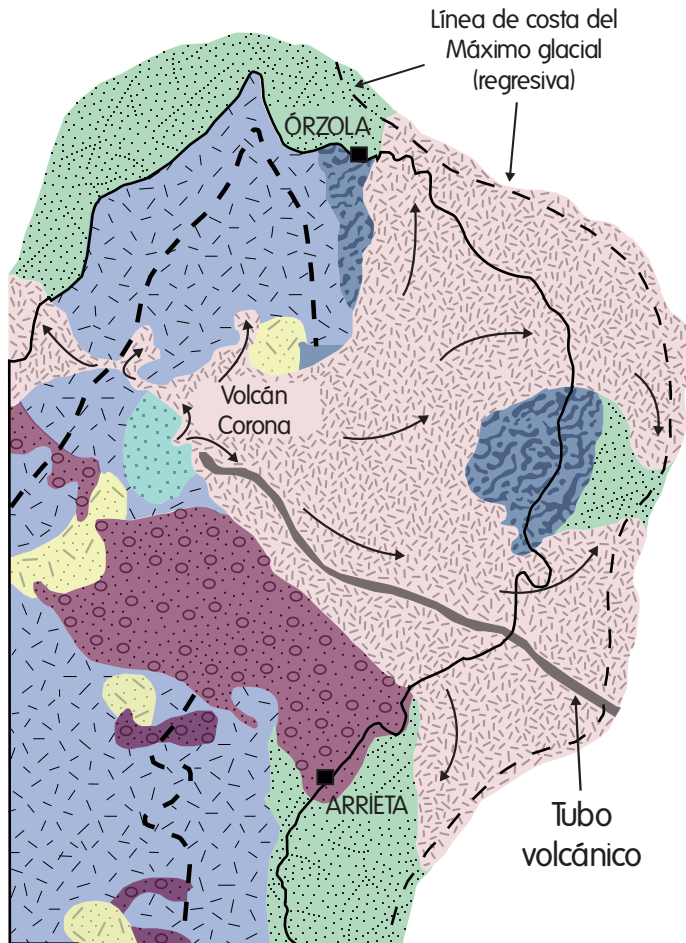


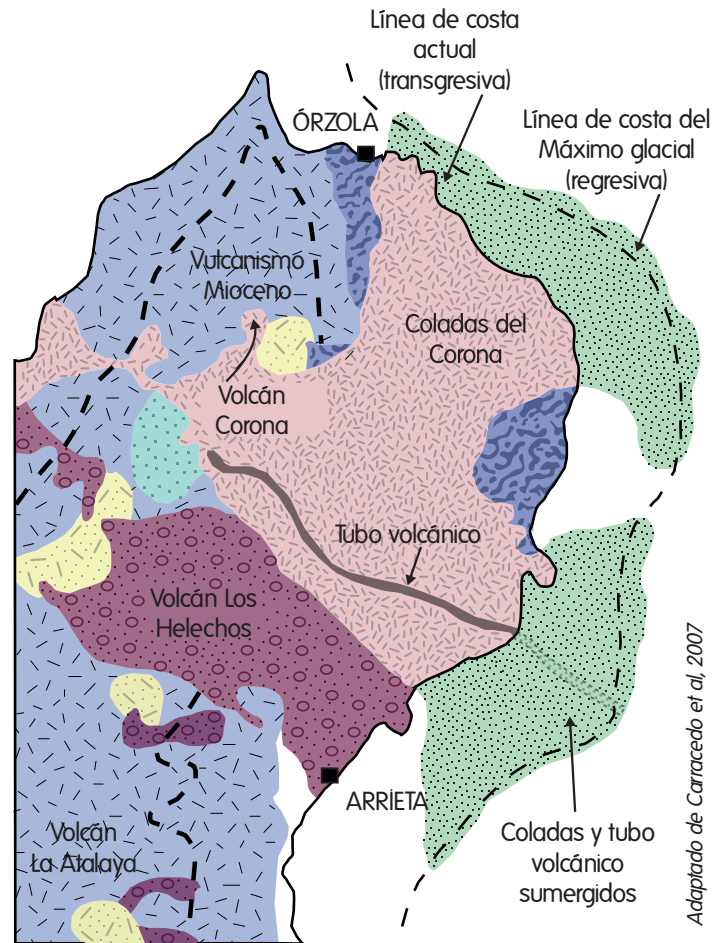
Figura 3. Origen del Malpaís de La Corona y su tubo volcánico (ver texto para explicación).

C



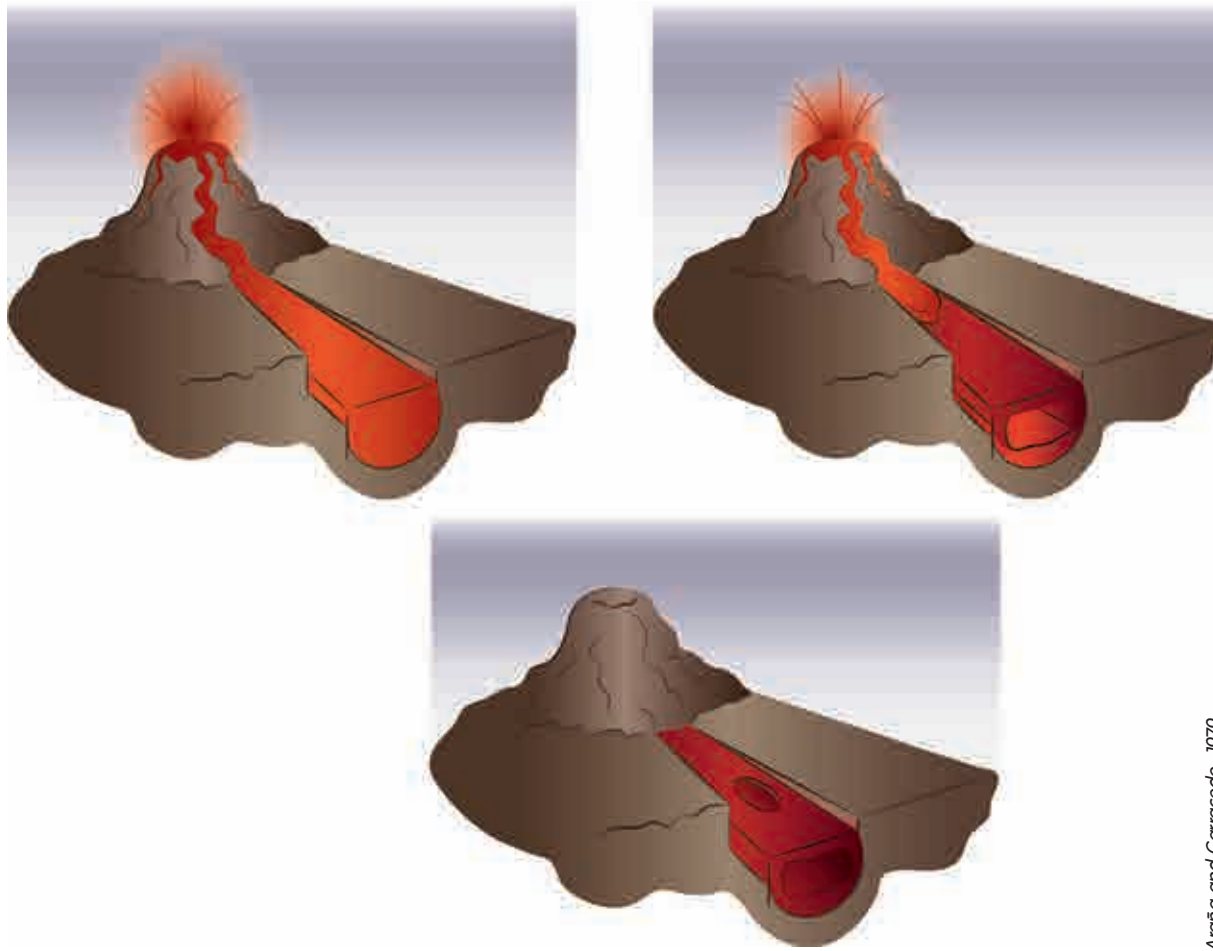
Malpaís de La Corona hace 20 Ka,
durante el último máximo glacial
(nivel del mar 120 m más bajo)

D



Malpaís de La Corona hoy

Adaptado de Carracedo et al, 2007

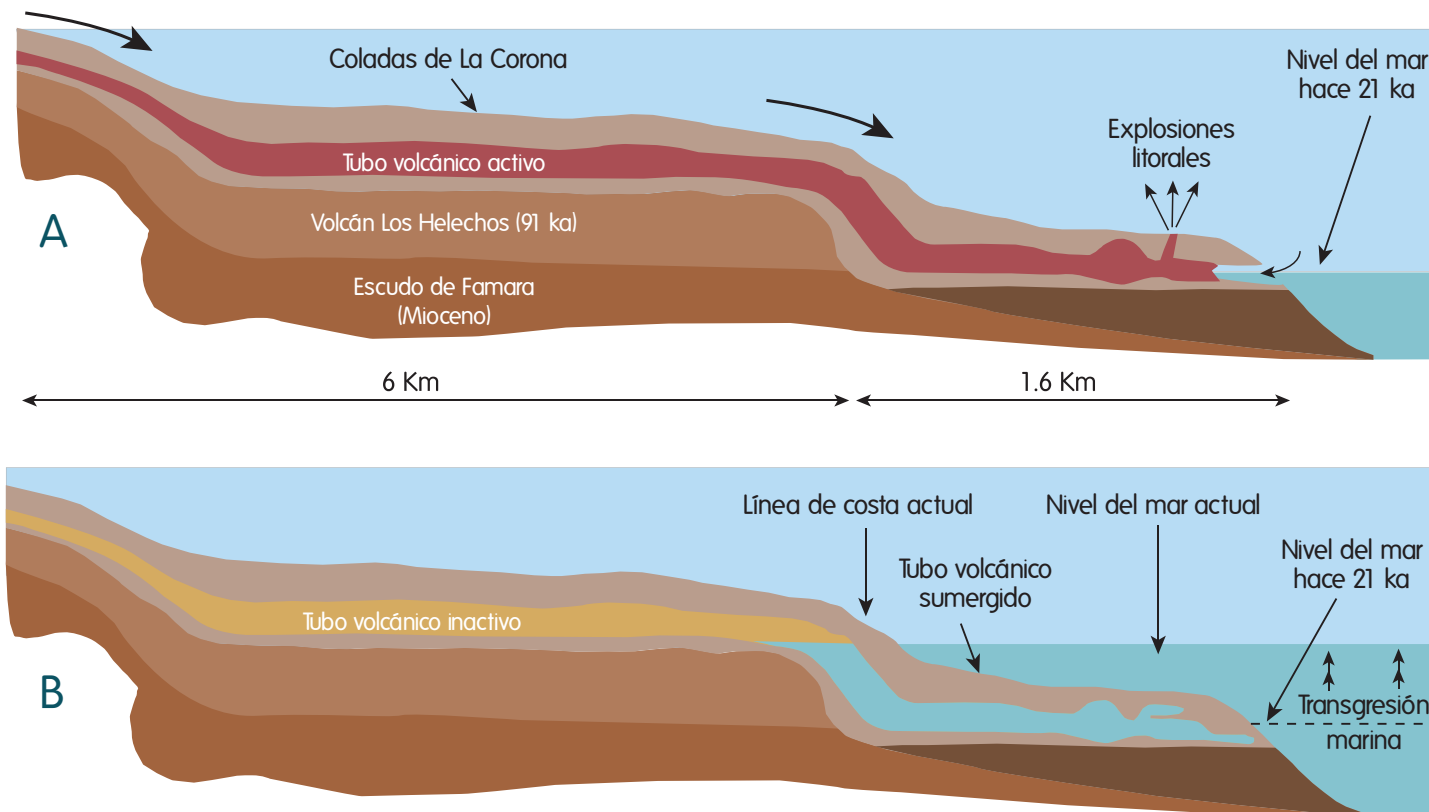


Araña and Carracedo, 1979

Figura 4. Explicación esquemática de la formación de un tubo volcánico.

21.000 $\pm$ 6.500 años. Los métodos de datación radiométricos de Ar/K se basan en la desintegración de isótopos de potasio 40 (^{40}K) en argón 40 (^{40}Ar), y son muy útiles en la datación de rocas volcánicas de edades entre 10.000 y 1.000.000 años, porque la vida media del ^{40}K (1,248 Ma) permite a los cien-

tíficos calcular la edad absoluta de muestras con edades del orden de miles de años. De acuerdo con estas estimaciones, la formación del Tübo Volcánico de La Corona coincide con el último máximo glacial hace 26.500-19.000 años, durante el cual los casquetes polares alcanzaron su máxima extensión



Adaptado de Carracedo et al, 2003

Figura 5. Diagrama que muestra la formación y posterior inundación del Tubo Volcánico de La Corona. **A.** Perfil del tubo durante su formación. **B.** Perfil del tubo en la actualidad.

en tiempos recientes, cubriendo casi toda Europa. La profundidad máxima de la porción sumergida del tubo volcánico ofrece un apoyo independiente a estas dataciones, ya que coincide con la altura del nivel del mar estimada para aquel periodo, del orden de 100 m más bajo que hoy en día. Observaciones directas durante las erupciones del volcán Kilauea en Hawaii indican que los tubos volcánicos superficiales (como La Corona) no pueden progre-

sar debajo del agua. Cuando las lavas entran en contacto con el mar, sufren un enfriamiento repentino que detiene su flujo, formando una barrera que obstaculiza la formación del tubo. En algunos casos, ciertos tubos volcánicos pueden progresar durante algunas decenas de metros, pero poco a poco se colapsan debido al incremento de la presión hidrostática, dando lugar a cilindros y posteriormente a lavas almohadilladas. Justo antes del final de su

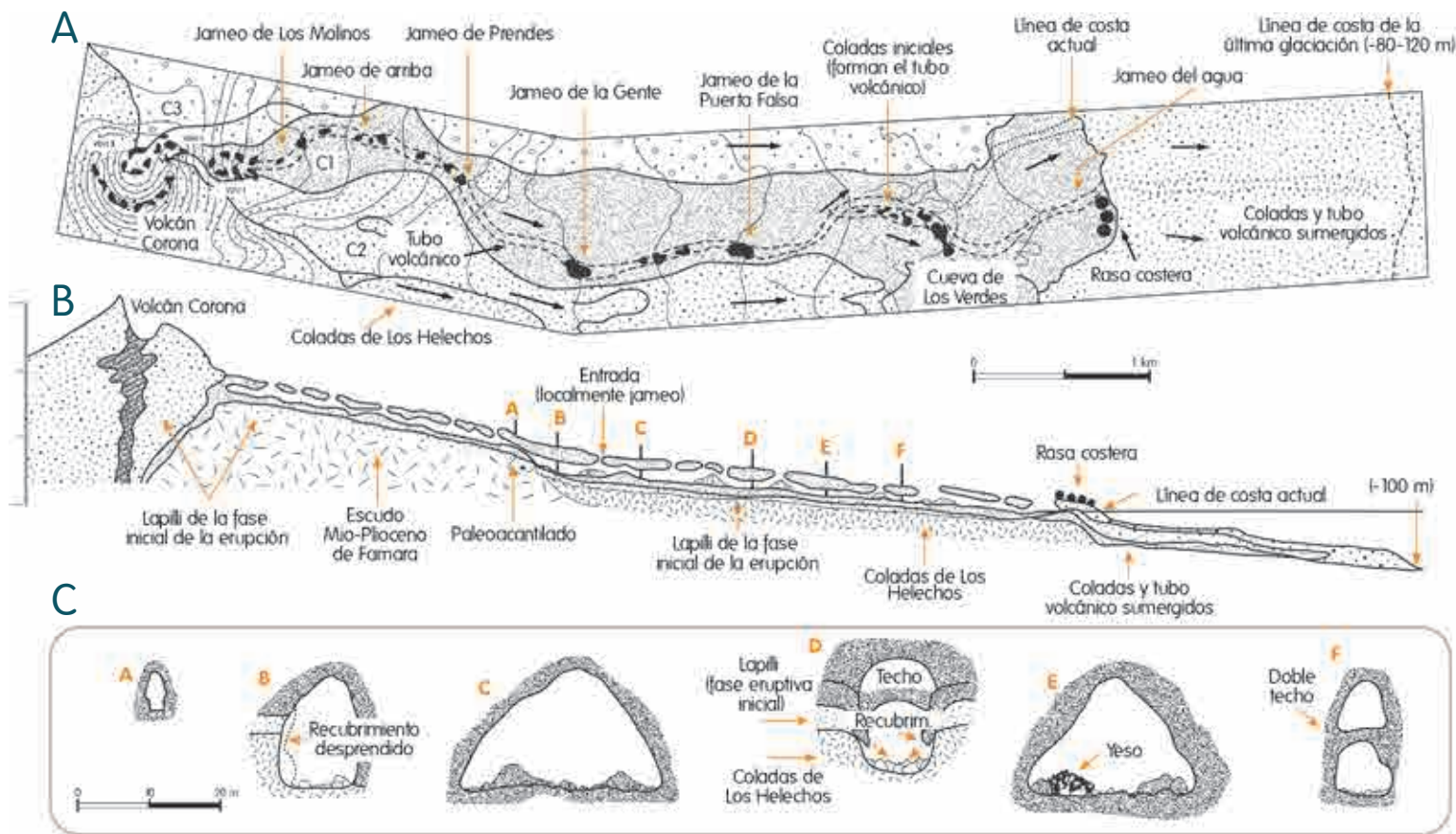
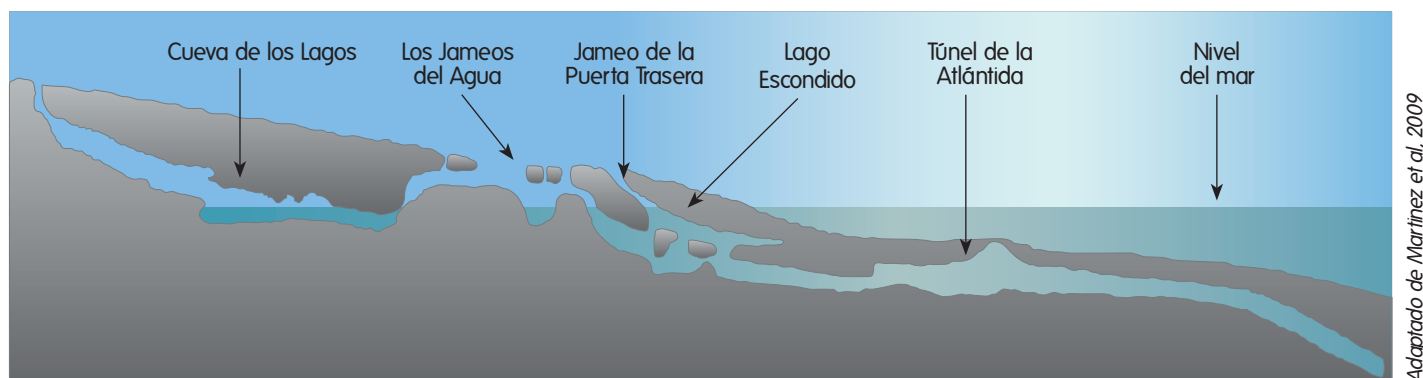


Figura 6. Mapa del Tubo Volcánico de La Corona en planta (A) y perfil (B), mostrando los jameos principales. La imagen inferior (C) muestra cortes de la sección del tubo a los niveles indicados en el perfil de la cueva.

recorrido, el Tubo Volcánico de La Corona se ensancha formando una cúpula, cuya génesis se interpreta como la consecuencia de una explosión más o menos violenta, originada por el contacto de las lavas con el océano. Posteriormente, con el fin de la glaciación y derretimiento de los casquetes polares, el mar fue invadiendo el tubo ya formado hasta alcanzar el nivel de inundación actual (Fig. 5).

La longitud total del Tubo Volcánico de La Corona, incluyendo sus partes terrestre y sumergida, es de 7,8 km, con un diámetro que varía desde 2 m hasta 30 m en algunas zonas. El recorrido del tubo es aproximadamente lineal, sin ramificaciones y perpendicular a la costa noreste de Lanzarote (Mapa 1). Aunque se formó como una unidad, hoy el recorrido del tubo está interrumpido por 17 entradas (Fig. 6).



Adaptado de Martínez et al, 2009

Figura 7. Mapa del perfil de las secciones anquialinas del Tubo Volcánico de La Corona. Hacia la izquierda del plano, la cueva continúa con las galerías de la Cueva de los Lagos, aunque el paso está bloqueado por un colapso. A la derecha se representa el final conocido de la cavidad, a 64 m de profundidad.

Algunas entradas se formaron por el colapso del techo de la cavidad tras la formación del tubo, caracterizadas por la presencia de derrubios rocosos en su base. Otras, sin embargo, son *blow hole vents*, como la formada entre el Jameo Grande y el Jameo Chico, en Los Jameos del Agua. Al contrario que las entradas originadas por colapso, los *blow hole vents* se forman como consecuencia de explosiones violentas durante la formación del tubo y no posteriormente, producidas por la acumulación de gases que rompen el techo o las paredes de la cavidad en formación. Los *blow hole vents* se distinguen de las entradas formadas por colapso por no poseer derrumbamientos en su base y porque algunos de los fragmentos de techo proyectados en estado viscoso por la explosión pueden localizarse en el exterior adheridos alrededor de la entrada. En Lanzarote, tanto las entradas de colapso como los *blow hole vents*

se conocen como *jameos*, un término aborigen mayorero que significa "cavidad o depresión en el terreno". Las entradas permiten la exploración del Tubo Volcánico de La Corona, aunque en algunos casos la acumulación de derrubios procedentes del colapso del techo de la cueva bloquean el recorrido de la misma, dividiéndola en diferentes secciones. Aunque varias de estas secciones pueden reconocerse en el tubo, para los objetivos de esta guía dividimos el Tubo Volcánico de La Corona en cuatro tramos principales: (1) la sección terrestre, desde el volcán La Corona hasta la entrada de la Cueva de los Lagos; (2) la sección parcialmente inundada de la Cueva de los Lagos, que culmina con un sifón totalmente sumergido; (3) la laguna de Los Jameos del Agua; y (4) la sección totalmente inundada del Túnel de la Atlántida, que se extiende desde los Jameos hacia el mar a lo largo de 1.600 m, cruzando la línea de costa.



Figura 8. El Jameo de la Puerta Trasera (en la imagen) conduce a la galería parcialmente inundada del Lago Escondido. Sin embargo, la entrada se encuentra totalmente bloqueada por derrubios y el Lago Escondido solo es accesible desde el Túnel de la Atlántida.



Brett C. Gonzalez



Figura 9. Montaña de Arena, a 750 m de penetración en el Túnel de la Atlántida, es una acumulación de arena gruesa de 20 m de altura formada por la entrada de sedimentos dentro de la cueva.

El agua marina penetra a través de los terrenos de Lanzarote al menos unos 600 m al interior de la línea de costa. El punto más alejado de la misma donde podemos observar esta intrusión es la Cueva de los Lagos (Fig. 7). Desde allí, y en dirección al océano, el Tubo Volcánico de La Corona presenta cuatro entradas adicionales. Tres de estas entradas se abren en Los Jameos del Agua (Fig. 7) y se conocen como Jameo Chico, Jameo Grande y Jameo de la Cazuela. Bajo el Jameo Chico se encuentra el acceso al Túnel de la Atlántida, la sección completamente sumergida del Tubo Volcánico. La cuarta entrada, última antes de que el recorrido de la cueva cruce la línea de costa, se conoce como Jameo de la Puerta Trasera (Fig. 8), y se abre después del Centro Turístico de Los Jameos del Agua a unos 200 m de la costa. El Jameo de la Puerta Trasera comunica con el Lago Escondido, una sección que se extiende en paralelo sobre la galería principal del Túnel de la Atlántida. Sin embargo, su entrada está totalmente bloqueada por los derrubios provenientes del colapso, y por lo tanto la entrada por el Jameo Chico es el único punto de acceso al Túnel de la Atlántida antes de que se interne en el mar por debajo del fondo marino. El Tubo Volcánico de La Corona termina en un colapso a 64 m de profundidad sin que exista ninguna conexión conocida directa con el mar. Una vez que el Túnel de la Atlántida se adentra en el océano, su único contacto conocido entre la cueva y el mar se encuentra a 750 m de penetración desde la entrada. En este punto, una grieta en el techo de la cavidad ha permitido la entrada y acumulación de

sedimentos marinos en el interior de la cueva, que grano a grano como en un reloj de arena forman hoy una duna de más de 20 m de altura conocida como Montaña de Arena (Fig. 9). Aunque sea esta grieta la más conspicua, el agua del océano penetra además en la cueva a través de fisuras y grietas distribuidas a lo largo de todo el tubo, así como de la porosidad natural del terreno.

En el interior de la cueva existen diversos tipos de formaciones primarias como bancales, canales de lava o bancos laterales (*levees*), y estalactitas de lava, también conocidas como estafilitos. Todas estas formaciones se originaron al mismo tiempo que la cavidad y proporcionan valiosa información sobre el tipo de actividad volcánica que tuvo lugar durante la formación del tubo, así como de la altura alcanzada por las lavas y las características de su flujo. Una de las formaciones primarias más desarrolladas en la cueva son los bancales, constituidos como escalones laterales o pasarelas suspendidas de las paredes de la cueva a varias alturas, que ilustran la fluctuación de los niveles de lava ocurridos durante las últimas fases de la formación del tubo (Fig. 10). Otra formación primaria común en La Corona son los canales de lava o bancos laterales. Estas estructuras se formaron cuando el flujo de lava se mantuvo estable durante cierto tiempo, solidificándose por enfriamiento desde las paredes hacia el centro, formando rebabas verticales a lo largo de las mismas (Figs. 10 y 14). Cuando los bancales de paredes opuestas del tubo crecen y se aproximan progresivamente hasta juntarse,





Juan Valenciano

Figura 10. Bancales del Túnel de la Atlántida después de La Sima (150-350 m desde la entrada). En esta sección, los bancales están muy desarrollados y cubiertos de estafilitos y salpicaduras de lava. Bajo los bancales se observan marcas de flujo y canales de lava. Varias fisuras de contracción son visibles en las paredes. Depositiones de carbonatos cubren estas formaciones.





Figura 11. Estafilito cónico, o en diente de tiburón, en el techo cerca de La Sima. La longitud del espeleotema es de aproximadamente 30 cm.

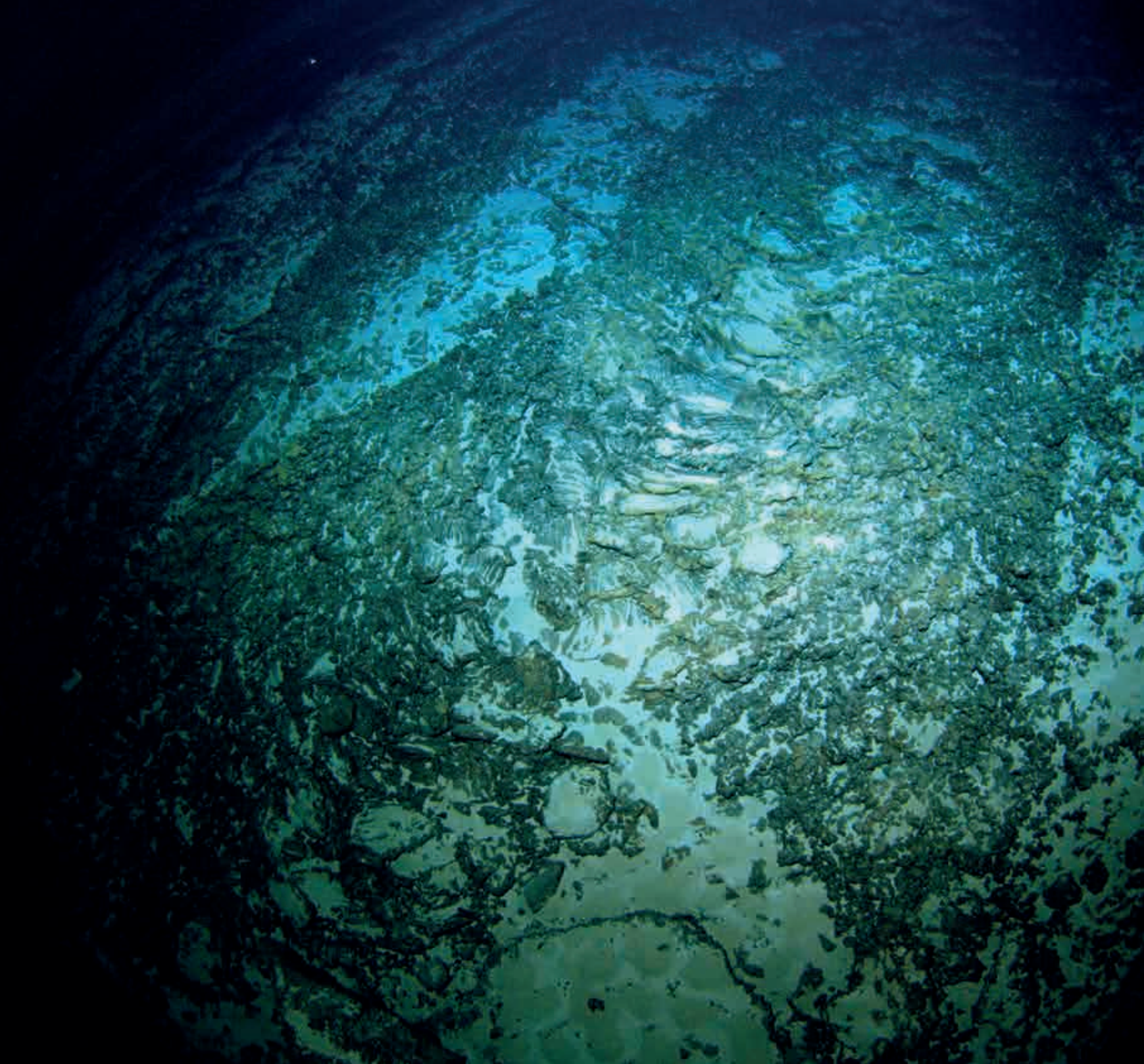
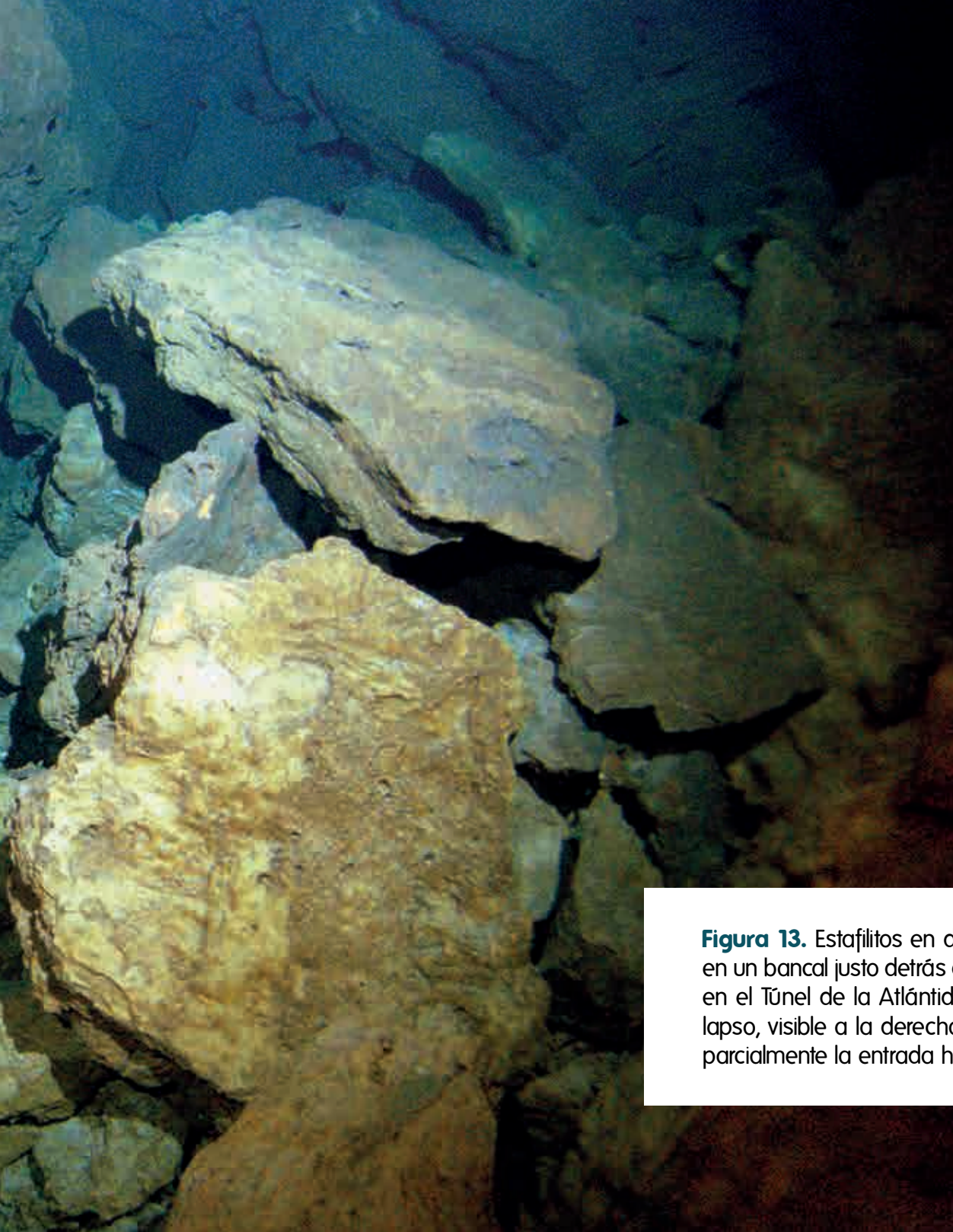




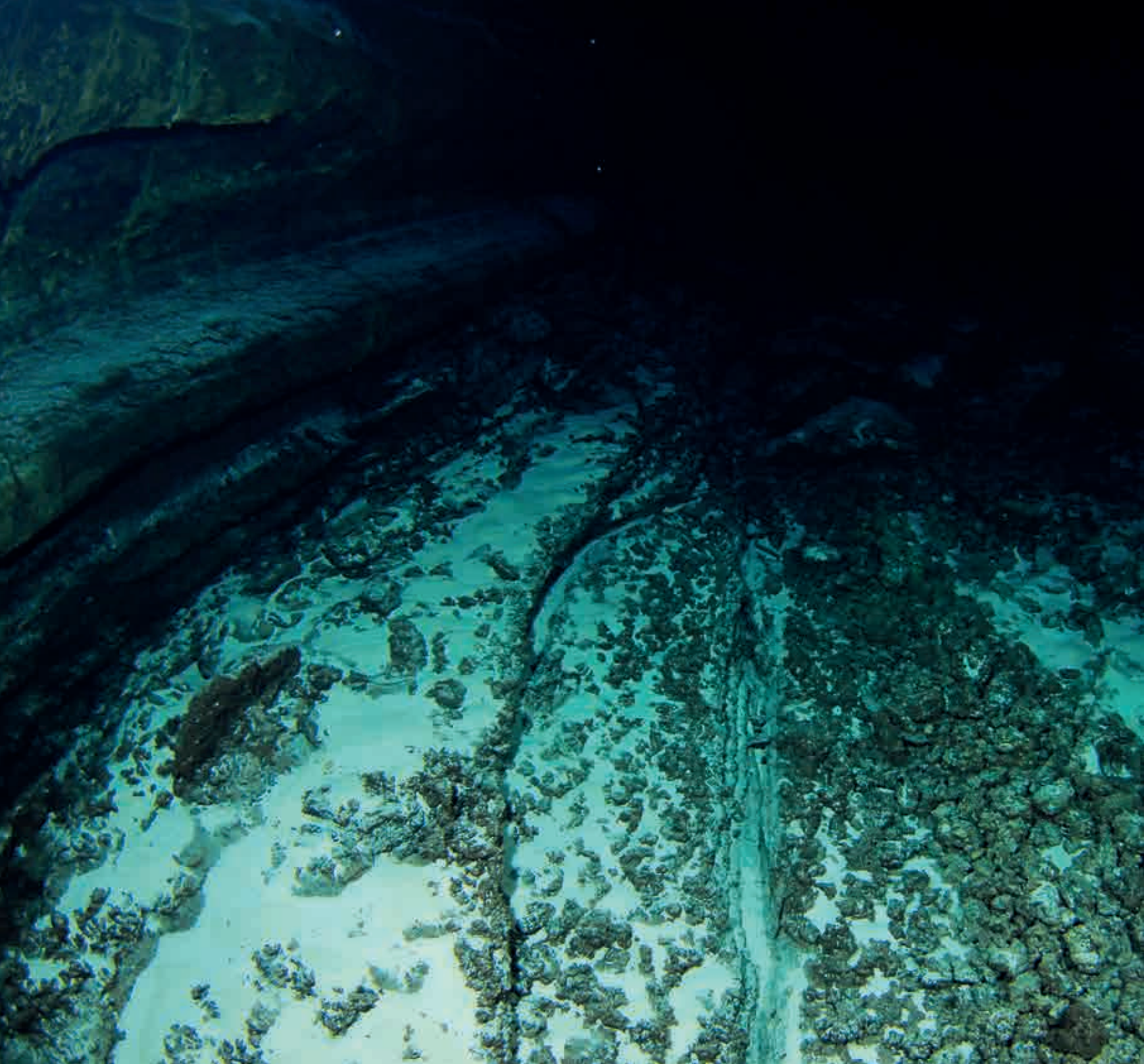
Figura 12. Lavas cordadas cubren el fondo del pasaje principal, tras la segunda entrada al Lago Escondido. La colada ha sido recubierta posteriormente por carbonato cálcico.





Enrique Domínguez

Figura 13. Estafilitos en diente de tiburón cuelgan en un bancal justo detrás de la segunda angostura en el Túnel de la Atlántida. El gran bloque de colapso, visible a la derecha de la imagen, bloquea parcialmente la entrada hacia la angostura.





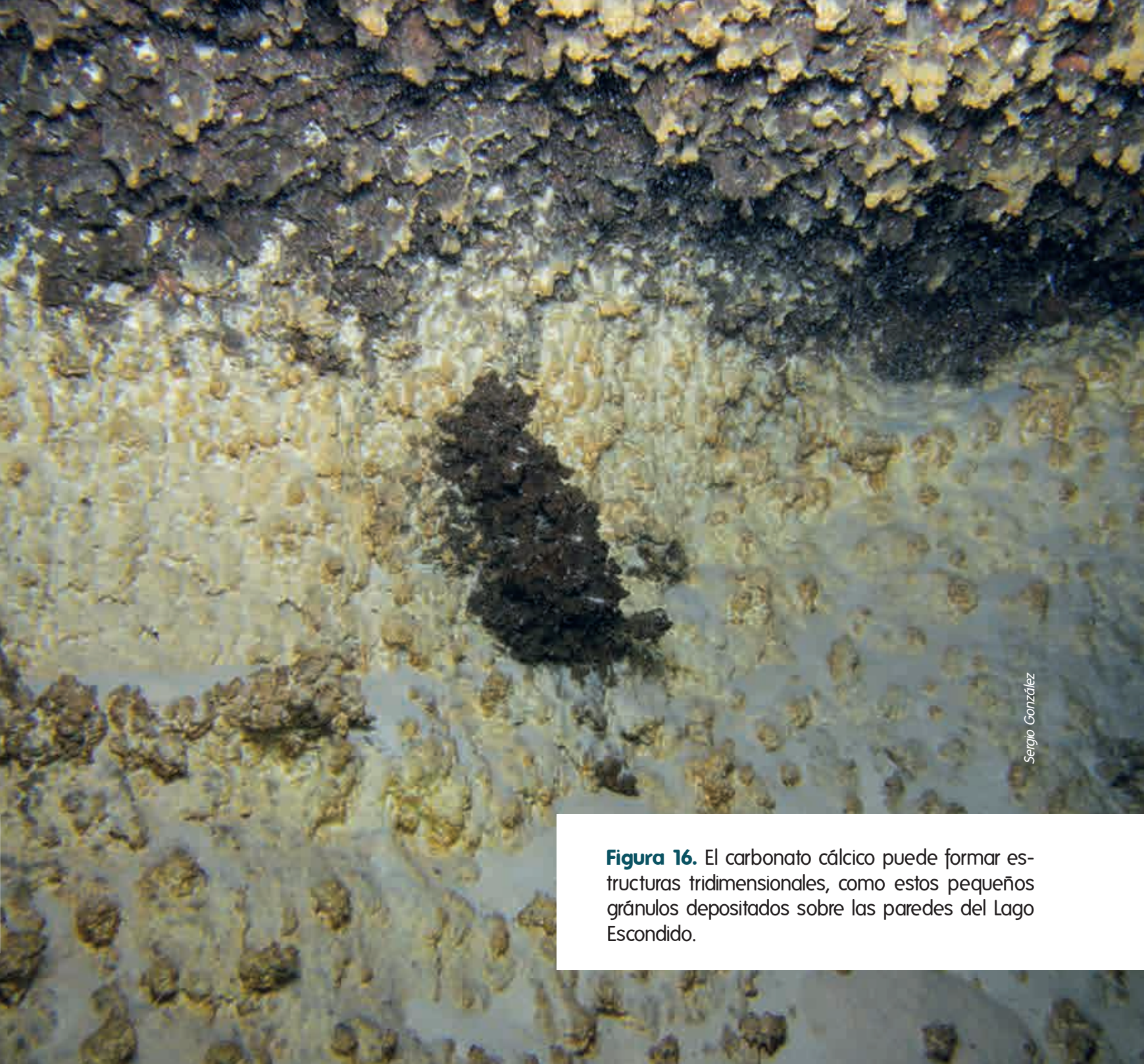
Enrique Domínguez

Figura 14. Los bloques de colapso fundidos con el fondo son comunes en varios puntos del Túnel de la Atlántida. Otras formaciones visibles en la imagen incluyen bancales sobre las paredes y canales de lava entre la pared y los bloques. Todas esas estructuras se originaron durante la formación de la cueva. Posteriormente se formaron las costras de carbonato cálcico (visibles como un revestimiento blanco sobre las paredes), tanto antes como después de la inundación de la cueva.



Sergio González

Figura 15. El carbonato cálcico a menudo precipita alrededor de las vesículas de la lava, como se observa en esta imagen tomada en el Lago Escondido.



Sergio González

Figura 16. El carbonato cálcico puede formar estructuras tridimensionales, como estos pequeños gránulos depositados sobre las paredes del Lago Escondido.

crean una especie de “falso techo” que divide la cavidad, dejando un tubo secundario colgado encima o debajo de la galería principal cuando la erupción cesa. Estas formaciones de “tubo-en-tubo” están presentes en varios tramos de la cueva, originando secciones de doble techo en la Cueva de los Verdes, o el Lago Escondido en el Túnel de la Atlántida (Fig. 7). Otro de los espeleotemas más comunes de La Corona son los estafilitos o estalactitas de lava (Figs. 11 y 13) de diversos tamaños dependiendo de su origen y de la sección del tubo volcánico en la que se encuentren. Algunos estafilitos se forman por la fluctuación del nivel de lava en la cueva. Cuando el nivel desciende, la lava aún líquida que permanece en las paredes y el techo escurre y gotea formando estalactitas de base ancha conocidas como “estafilitos cónicos o en diente de tiburón” (Fig. 11). Otros estafilitos más pequeños se forman cuando, por turbulencias en el flujo o por la caída de fragmentos de roca en la colada de lava, la lava salpica hacia las paredes formando goterones que solidifican posteriormente. En algunos puntos del suelo de la cueva es posible encontrar lavas cordadas (Fig. 12) que se formaron casi al final de la erupción, cuando la superficie de los remanentes de lava que circulaban en el tubo comenzó a solidificarse y fueron comprimidos y arrastrados por lava fluida subyacente. Es también habitual encontrar en el fondo del tubo bloques procedentes del derrumbe de las paredes y techo de la cueva (Fig. 13). Cuando el derrumbe se produjo durante la formación del tubo, estos bloques suelen aparecer soldados al suelo de la

cavidad, al haber sido fundidos parcialmente por las temperaturas todavía elevadas (Fig. 14).

Entre los espeleotemas secundarios, o estructuras originadas después de la formación de la cueva, los más conspicuos son las precipitaciones de minerales. Estas acumulaciones, llamativas por su color blanco brillante, son relativamente comunes sobre bloques, bancales o directamente sobre el fondo de las zonas sumergidas del tubo volcánico, formando en algunas zonas costras de más de 5 cm de espesor (Figs. 12 y 14). La formación de estos minerales no ha sido estudiada en detalle, pero pudieron originarse bien como resultado de la precipitación de agua sobresaturada en carbonatos infiltrada en la cueva antes de su inundación, o bien a partir de limo o barro infiltrado en la cueva desde el mar tras su inundación. A veces las precipitaciones de carbonato están más localizadas y se encuentran solamente rodeando ciertos poros en el basalto (Fig. 15), mientras que otras veces forman estructuras prominentes a modo de vesículas (Fig. 16). En las secciones secas del tubo volcánico también es común encontrar precipitados blanquecinos, probablemente de yeso, recubriendo las paredes y el techo, a veces formando costras sólidas e incluso cristales, otras simplemente en forma de precipitados pulverulentos muy frágiles al contacto. En secciones como la Cueva de los Verdes, los yesos y los carbonatos son los minerales secundarios dominantes, originados a partir de la degradación de la roca basáltica y transportados al interior de la cueva por agua de percolación.



Figura 17. La Cueva de los Lagos se localiza en medio del Malpaís de la Corona. La entrada (en la imagen) se encuentra en el fondo de una caída vertical. En el momento en el que fue tomada la imagen (2010) la cancela que hoy cierra la entrada no había sido instalada.



Figura 18. El primer lago de la Cueva de los Lagos. Cada lago es una galería inundada parcialmente y separada de las otras por sifones totalmente inundados. Las costras blancas sobre las paredes son el resultado de la precipitación de carbonatos. Dos bancales paralelos son visibles en la imagen.



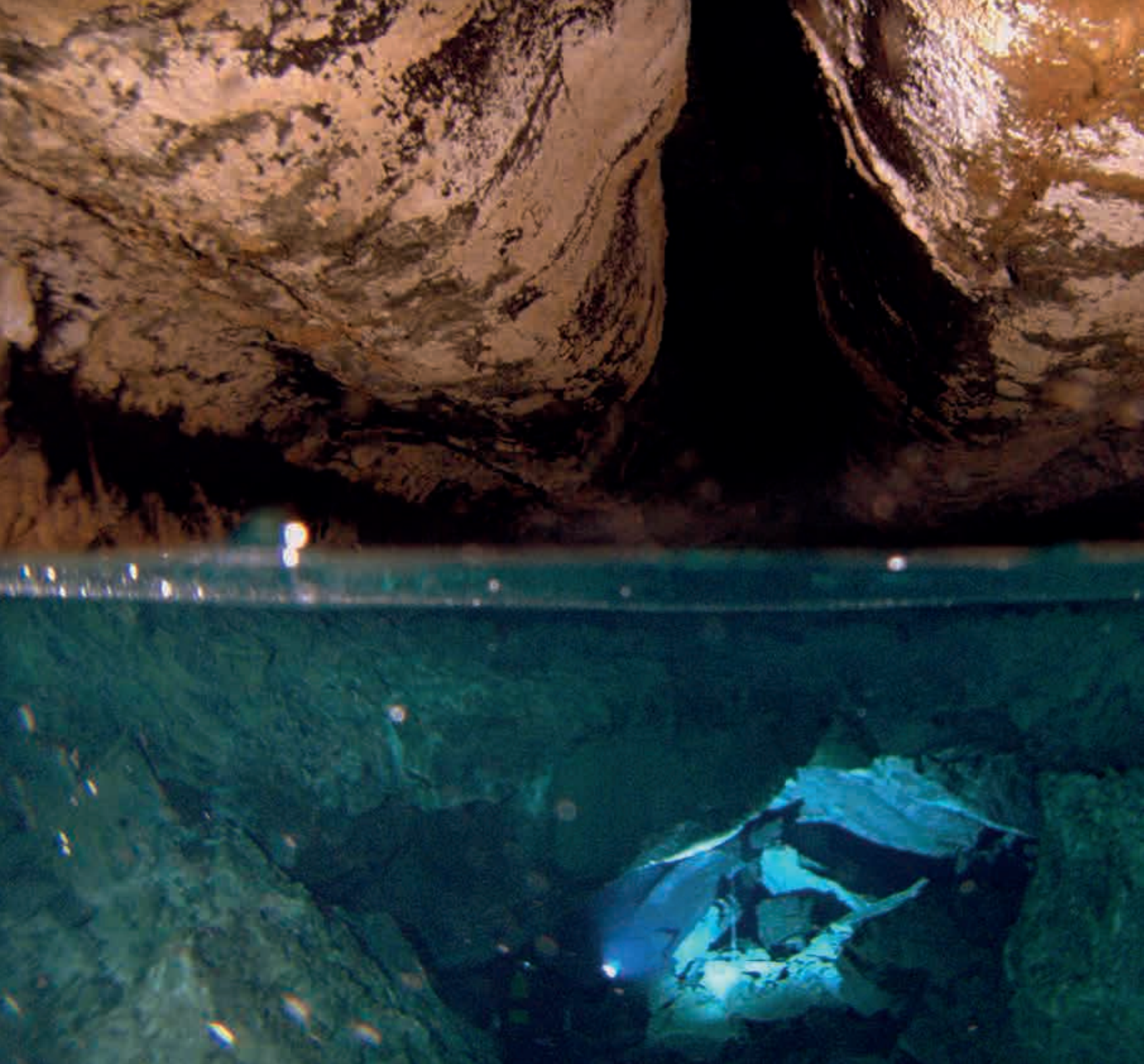




Figura 19. Iluminada al fondo, en el centro de la imagen, se observa la entrada al primer sifón que conecta lo dos primeros lagos. En este punto, la galería se sumerge totalmente y solo puede ser explorada por espeleobuceadores entrenados. Bancales laterales, casi coalescentes, son visibles en la parte superior de la imagen.

Enrique Domínguez

Morfología de las secciones anquialinas del Tubo Volcánico de La Corona

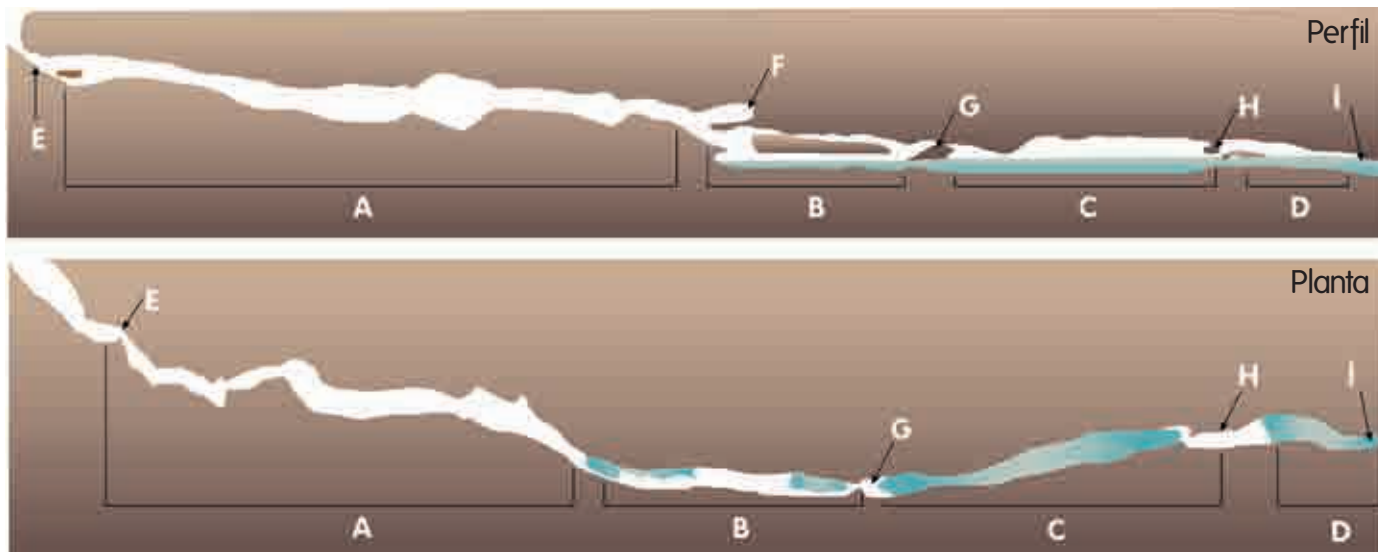


Figura 20. Mapa de la Cueva de los Lagos. El sifón terminal no está representado. La cueva continúa hacia el lado izquierdo de la imagen, aunque el paso está bloqueado por un colapso. **A.** Sección seca.

B. Primer lago. **C.** Segundo lago. **D.** Tercer lago hasta el sifón terminal.

E. Entrada. **F.** "Tubo-en-tubo" o galería superior. **G.** Primer sifón que conecta los dos primeros lagos.

H. Segundo sifón, que une el segundo lago y el tercero **I.** Entrada del sifón terminal.

Cueva de los Lagos (Fig. 20). Marca el punto más alejado hasta donde penetra el agua del mar dentro del tubo volcánico, aproximadamente a 600 m de la costa. El jameo de entrada a esta sección está situado en pleno malpaís de La Corona, a 210

m al suroeste de la carretera entre Los Jameos del Agua y la Cueva de los Verdes. La entrada consiste en un colapso con una caída vertical de 12 m desde la superficie del malpaís hasta el punto más elevado de los derrubios acumulados (Fig. 17).



Enrique Domínguez

Figura 21. El sifón que conecta los dos primeros lagos mide aproximadamente 25 m. En la imagen se observa la sección que está parcialmente bloqueada por un colapso del techo. La línea blanca es el hilo guía, colocado por razones de seguridad. Estafilitos cubiertos de carbonato cálcico decoran los bordes de los bancales en la esquina superior de la imagen.



Enrique Domínguez

Figura 22. Vista del final del tercer lago, con la galería que conduce al sifón terminal.

Descendiendo por una pared lateral del jameo y luego entre los derrubios es posible alcanzar la entrada de la cueva tras un estrechamiento de pocos metros entre bloques. La Cueva de los Lagos se extiende unos 700 m en dirección sudeste, con un primer tramo de 400 m desde la entrada que discurre por encima del nivel del mar (Fig. 20 A), con el fondo cubierto de material terrígeno polvoriento y grandes bloques de colapso. Al final de este tramo, la sección de la cueva desciende y alcanza el nivel freático marcado por la infiltración de aguas anquialinas (Fig. 18). La primera sección freática de la Cueva de los Lagos está inundada parcialmente, con profundidad de entre 1 y 2 m (Fig. 20 B y D), y dividida en los tres lagos que dan nombre a la cueva, separados por colapsos (Figs. 19 y 21). El primer y el segundo lago están conectados por una sección de doble techo que discurre por encima de la cavidad principal (Fig. 20 F). Alternativamente, estos tres lagos también están conectados bajo el agua a través de dos sifones completamente inundados, cuya exploración requiere de equipo y entrenamiento de espeleobuceo (Fig. 20 G y H). El primer sifón (entre los lagos 1 y 2) consiste en una galería baja aunque relativamente ancha, de unos 25 m de largo y 3 m de profundidad (Fig. 21). El segundo sifón (entre los lagos 2 y 3) tiene 15 m de largo y similar profundidad al anterior. Al final del tercer y último lago (Fig. 22) la cueva desciende y continúa en un sifón totalmente inundado de unos 150 m de longitud y 5-9 m de profundidad. El primer tramo de este sifón es relativamente estrecho, con el techo cubierto de estafilitos y el fondo con derrumbamientos soldados (Fig. 23). Tras la forma-

ción conocida como "La Tortuga" (Fig. 24), la galería se ensancha (Fig. 25) hasta terminar abruptamente en una acumulación de escombros procedentes de la construcción del auditorio de Los Jameos del Agua, que bloquean lo que anteriormente era una salida que conectaba la Cueva de los Lagos con Los Jameos del Agua.

La Cueva de los Lagos está adornada con abundantes estafilitos, y el piso está generalmente cubierto de grandes bloques de desprendimiento que ocupan gran parte de la sección de la cueva, llegando en un punto del tercer lago a obligar a los buzos a salir del agua para poder acceder al sifón terminal (Fig. 26). Los bancales están bien desarrollados en toda la cueva, aunque en muchos puntos están parcialmente derrumbados, con fragmentos cubriendo el piso de la cavidad (Fig. 27). Las paredes del tubo entre los niveles de marea están recubiertos por una gruesa costra de carbonato cálcico cristalino precipitado secundariamente, que contrasta con las paredes grises del resto del mismo (Fig. 18). Los fragmentos de derrubio acumulados a lo largo de la Cueva de los Lagos, de tamaño variable, conforman a veces hábitats intersticiales y creviculares para la fauna (Fig. 28). Mientras que los hábitats intersticiales son medios porosos entre sedimentos no consolidados, los hábitats creviculares se definen como los espacios de mayor tamaño presentes entre grava o bloques (Cuadro 1, Capítulo 4). Ambos sustratos son a menudo colonizados por comunidades de organismos estigobios (ver Capítulo 2), muchas veces con especies que nunca han sido encontradas fuera de la cueva.





Enrique Domínguez

Figura 23. Vista submarina del sifón terminal, justo en su entrada. Una flecha direccional es visible en el hilo guía, señalando la salida. La galería es relativamente baja y ovalada, con bloques fundidos en el piso. Bloques sueltos también están presentes, resultado de un colapso posterior. Depositiones de carbonato cálcico rellenan las grietas de contracción de las paredes.



Enrique Domínguez

Figura 24. “La Tortuga” es la formación más características del sifón. Consiste en una bomba lávica soldada al techo de la cueva, que probablemente flotó durante un tiempo en la colada durante la formación del tubo hasta quedar adherida donde se encuentra hoy. El patrón en mosaico se debe a la presencia de fisuras de contracción rellenas de precipitados de carbonato cálcico.



Enrique Domínguez

Figura 25. Justo después de “La Tortuga”, la sección de la cueva se ensancha, antes de que la galería termine unos pocos metros después del punto mostrado en esta imagen.

Los Jameos del Agua (Fig. 29) es una porción de la cueva mayormente ocupada por un lago anquialino de 50 m de largo, 25 m de ancho y hasta 10 m de profundidad en pleamar, flanqueado por tres jameos (Fig. 7). El lago está delimitado lateralmente por agrietadas paredes verticales, mientras que en sus extremos los bloques de colapso procedentes del techo han sido transformados en una pista de baile y unas escaleras que permiten a los visitantes acceder a la laguna.

A pesar de que el lago de Los Jameos del Agua ha sufrido varias modificaciones desde la construcción del complejo turístico diseñado en 1968 por el artista César Manrique, sus dimensiones originales y la mayoría de sus características han sido respetadas. Al este, en su parte más próxima al mar, unos escalones anchos se adentran en el lago (Fig. 32), terminando en una caída entre grandes bloques que alcanza la profundidad máxima de la laguna de 9-10 m. Conforme se avanza hacia la orilla occidental del lago la profundidad se reduce progresivamente hasta que, a unos 5-6 m, los grandes bloques están cubiertos por grandes acumulaciones de "rofe" depositado en la laguna durante las obras de adecuación del centro turístico (Fig. 33). Rofe es el término utilizado en Lanzarote para denominar las partículas de tamaño entre 2 y 64 mm expedidas durante erupciones volcánicas. El rofe, conocido como picón en el resto de Canarias, ha sido utilizado tradicionalmente en construcción como material de pavimentación, y en agricultura para cubrir campos por su gran

porosidad y capacidad para retener agua. Las acumulaciones de rofe de esta parte de la laguna están cubiertas por diatomeas, que crecen formando un denso tapete (Fig. 33). El crecimiento de diatomeas es posible por la presencia de luz, que entra a través de los jameos que flanquean el lago (ver Capítulo 4). El jameo situado más al este se conoce como Jameo Chico, y el situado al oeste como Jameo Grande. Además, sobre el lago existe otra entrada de menor tamaño formada por una explosión durante la formación de la cueva. El fondo del lago está parcialmente cubierto de monedas arrojadas por los visitantes del centro que confunden la laguna anquialina natural con una especie de "fuente de los deseos". Esta actividad ha continuado durante los últimos 40 años, a pesar de los esfuerzos de la dirección y los numerosos carteles que la prohíben, obligando periódicamente a organizar costosas campañas de limpieza para evitar los efectos tóxicos de los metales pesados, y en particular del cobre procedente de la corrosión de las monedas.

Túnel de la Atlántida (Mapa 3) es la última sección del Tubo Volcánico de La Corona, que se continúa desde Los Jameos del Agua hacia la costa y se adentra luego en el mar. Con una longitud de 1.726 m, un diámetro de más de 30 m en algunas zonas y una profundidad máxima de 64 m, es el tubo volcánico sumergido más largo conocido.

El Túnel de la Atlántida se inicia en un pequeño lago de 3 por 8 m situado en el extremo sudeste



Tomas Abel Rivero

Mapa 3. Reconstrucción tridimensional del Túnel de la Atlántida. (A) Planta, (B) Alzado.

del Jameo Chico, dentro de Los Jameos del Agua (Fig. 34). Este lago se encuentra en la base de una pendiente cubierta de bloques que desciende desde el bar restaurante del centro turístico. Bajo su superficie, el lago se abre en una galería totalmente inundada, con la entrada cubierta de algunos bloques y una acumulación de picón (Figs. 35 y 36). Tras la entrada el túnel continúa hacia el sureste, con el fondo cubierto por unos pocos bloques de colapso de varios tamaños y carbonatos cementados. La presencia de luz artificial en el lago permite el crecimiento de algas de varios colores en las paredes (Fig. 34). Esta luz alcanza solo hasta los primeros 20-30 m del Túnel de la Atlántida, que discurre a partir de ese punto en total oscuridad (Fig. 37).

Continuando desde la entrada, la profundidad de la cueva va aumentando progresivamente a medida que se adentra hacia el mar. El recorrido de los primeros 400 m del Túnel está parcialmente interrumpido por dos angosturas en las que la sección de la cueva se hace significativamente más estrecha y la corriente de marea más intensa. La primera de ellas se encuentra a 150 m desde la entrada y se conoce como La Sima (Figs. 38 y 39). En este punto la cueva se inclina de forma pronunciada, y en unos pocos metros de recorrido desciende desde una profundidad de 15 m a una media de 25-30 m con respecto al mar. Tras La Sima la cueva continúa a esa profundidad a lo largo de unos 250 m (aproximadamente a 350-400 m de la entrada), donde se encuentra la segunda

angostura, parcialmente bloqueada por un colapso del techo del túnel (Fig. 40), pudiéndose atravesar solo por uno de sus laterales. Bancales (Figs. 10 y 41), estafilitos (Figs. 11 y 13) y lavas cordadas (Fig. 12) están presentes durante este largo tramo. A partir del segundo estrechamiento la cueva continúa a una profundidad entre 30 y 35 m respecto al mar. A unos 750 m en distancia lineal desde la entrada se encuentra la llamada Montaña de Arena, una duna de 25 m de altura (Figs. 9 y 42), compuesta por arenas calcáreas procedentes del fondo marino por encima del túnel (Fig. 43). Esta arena ha penetrado en la cueva grano a grano a lo largo de miles de años, a través de una grieta en el techo de la cavidad. Esta grieta es el punto de mayor contacto conocido entre el interior de la cueva y el océano. Montaña de Arena es el único lugar donde hay sedimentos marinos, representando el único hábitat intersticial dentro de la cueva, habitado por una comunidad de animales única y muy interesante para entender los procesos de colonización del tubo volcánico (ver Capítulo 4). Inmediatamente antes de llegar a Montaña de Arena, dos galerías se ramifican hacia arriba y hacia abajo desde la galería principal. La superior conduce a una pequeña sala abovedada con una segunda acumulación de sedimentos, aunque más pequeña y con la superficie cementada por carbonatos (Fig. 44). La galería inferior se extiende unos pocos metros bajo la principal y termina en un colapso (Fig. 9). Desde la Montaña de Arena, la cueva se ensancha y aumenta progresivamente de profundidad, hasta que a 64 m y 1.726 m de recorrido la

galería se amplía en una bóveda que se colapsa inmediatamente después.

Aparte del eje principal del Túnel de la Atlántida hasta aquí descrito, a poca distancia de la entrada hay una importante ramificación que constituye una segunda galería formada encima de la principal y que se extiende a lo largo de unos 200 m entre los dos estrechamientos. Esta sección comienza por encima del nivel del mar en un lago cerrado y oscuro, conocido como Lago Escondido, delimitado por un colapso de grandes bloques (Fig. 45) que cierra su conexión al exterior por el Jameo de la Puerta Trasera (Fig. 8). Al Lago Escondido solo se puede acceder desde la galería

principal del Túnel de la Atlántida a través de dos pequeñas ventanas situadas antes de La Sima, a 110 m (Fig. 46) y 150 m (Figs. 47-50) de la entrada; y una tercera conexión tras la segunda angostura en la que el colapso del techo abre una entrada a través de los bloques. El Lago Escondido es poco profundo (2-5 m de profundidad respecto al mar) y relativamente estrecho (3-5 m de diámetro interno), y se extiende a lo largo de unos 200 m sobre la galería principal, con el fondo cubierto de carbonatos parcialmente compactados y lavas cordadas (Fig. 51). Cerca del final del Lago Escondido la sección de la galería se reduce progresivamente, hasta hacerse demasiado estrecha para permitir el paso de un buzo.





Figura 26. Vista del tercer lago de la Cueva de los Lagos con la entrada al sifón al fondo. Los grandes bloques visibles en la imagen cierran el paso de los buzos, que se ven obligados en este punto a salir del agua antes de poder continuar con la exploración.



Enrique Domínguez

Figura 27. Varios bancales están parcialmente derrumbados en la Cueva de los Lagos, con marcas de contracción visibles sobre su superficie. Estas grietas se forman como resultado de la contracción del a lava durante el proceso de enfriamiento.

Figura 28. Algunos colapsos dejan pequeños fragmentos de escorias volcánicas que se acumulan a los lados de la galería de la Cueva de los Lagos, especialmente en el segundo lago y la entrada del sifón. Los espacios entre estos fragmentos sirven de hábitat a numerosas especies de animales intersticiales y creviculares. Los hilos guía amarillo y blanco fueron tendidos por espeleobuceadores durante la exploración de la cueva.



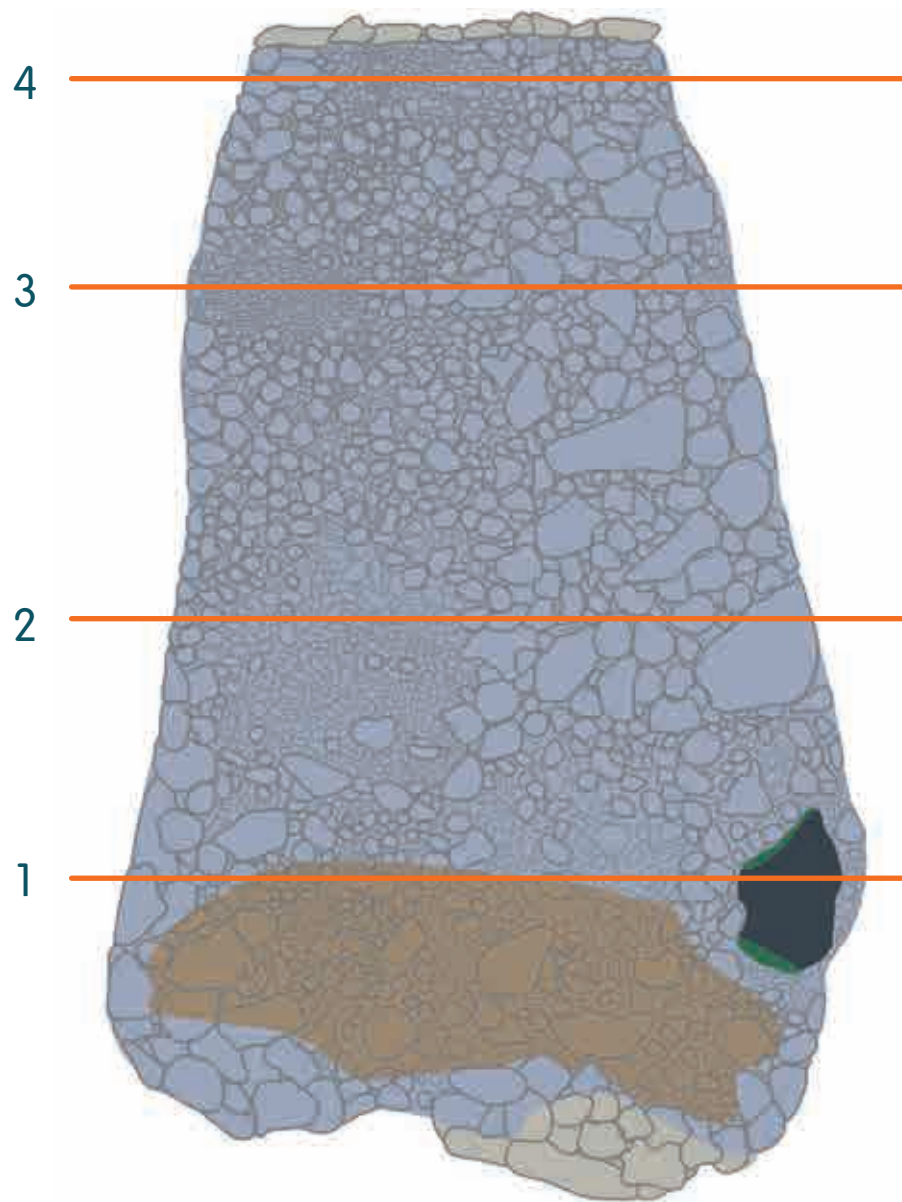
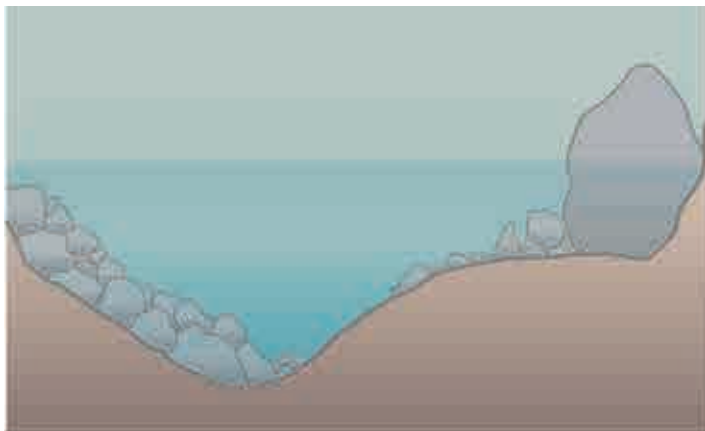
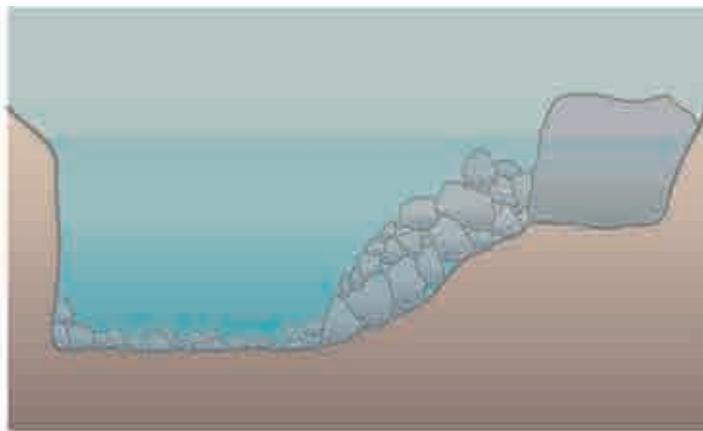


Figura 29. Mapa de Los Jameos del Agua. Las líneas rojas corresponden a los perfiles representados en la siguiente figura. La zona parda representa el tapete de diatomeas; la zona negra a la derecha, una roca emergida; y las zonas grises en la parte superior e inferior del mapa, las escaleras de acceso a la laguna.

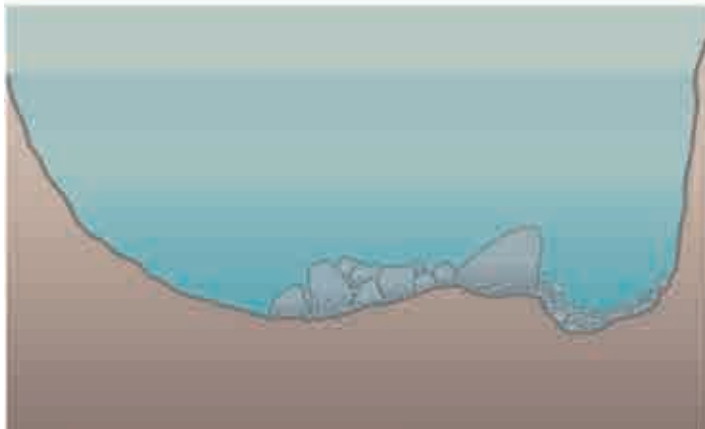
1



2



3



4

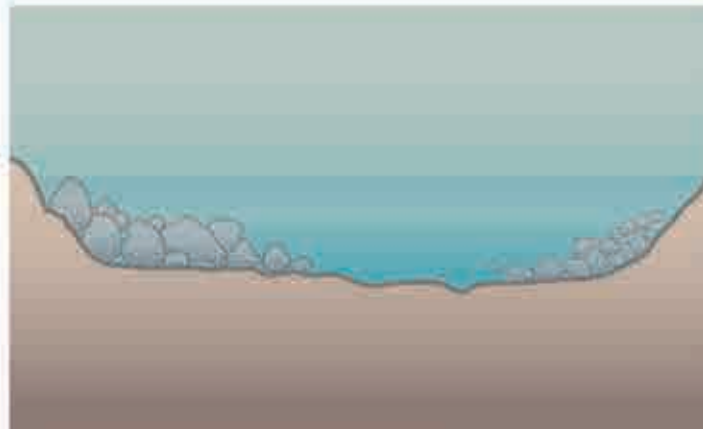


Figura 30. Perfiles transversales de la laguna de Los Jameos del Agua. La Figura 29 muestra su posición relativa de cada perfil en el lago (ver texto para explicación).



Figura 31. Dos buzos toman muestras de plancton en el punto más profundo de Los Jameos del Agua.





Figura 32. Unos escalones amplios en el fondo este de la laguna de Los Jameos del Agua ofrecen a los visitantes la posibilidad de contemplar los abundantes jameítos, *Munidopsis polymorpha* que viven en la laguna.



Figura 33. La parte oeste de la laguna de Los Jameos del Agua es somera (0,5-2 m). Sobre el picón acumulado en esta zona crece un denso tapete de diatomeas. Los puntos blancos son jameños (*Munidopsis polymorpha*).



Figura 34. Entrada al Túnel de la Atlántida vista desde la rampa de acceso. Las algas verdes que decoran las paredes crecen debido a la presencia de luz artificial. La galería principal del Túnel de la Atlántida se abre justo debajo de la pared del centro de la imagen.





Enrique Domínguez

Figura 35. Lago de entrada al Túnel de la Atlántida, fotografiado justo bajo la superficie del agua. La luz artificial penetra en la galería principal, pero se desvanece a pocos metros de la entrada.



Enrique Domínguez

Figura 36. Justo a la entrada del Túnel de la Atlántida una acumulación de rofe sirve de hábitat para numerosas especies endémicas, especializadas para vivir en este tipo de ambientes.





Enrique Domínguez

Figura 37. Una buceadora suspendida en la columna de agua contempla el laberinto que se extiende delante de ella. El hilo guía, que marca la ruta dentro del Túnel de la Atlántida, se observa a la derecha de la cavidad.



Enrique Domínguez

Figura 38. La Sima, fotografiada aquí desde su lado más somero, es la primera angostura del Túnel de la Atlántida y se sitúa a 150 m de la entrada. Justo tras la restricción, la profundidad de la galería aumenta de 15 a 25 m. La estrechez de este tramo hace que en él se sientan fuertes corrientes de marea.



Juan Valenciano

Figura 39. La Sima vista desde su lado más profundo. Tras la angostura, la cueva se abre en una amplia galería de 250 m hasta la segunda restricción.

Figura 40. Un buzo emerge desde la segunda angostura. Esta restricción es más estrecha que La Sima al estar parcialmente ocupada por bloques procedentes del derrumbamiento del techo.



Figura 41. Las fisuras de contracción son comunes en toda la cueva, como las visibles sobre estos bancos a 150 m de la entrada en el Túnel de la Atlántida. Carbonato cálcico ligeramente compactado se acumula en el piso de la cueva y en sus laterales.







Jill Heinerth - We are water

Figura 42. Vista de la cima de la Montaña de Arena. El buzo que recoge sedimentos en la base de la duna sirve para dar una idea de sus dimensiones.

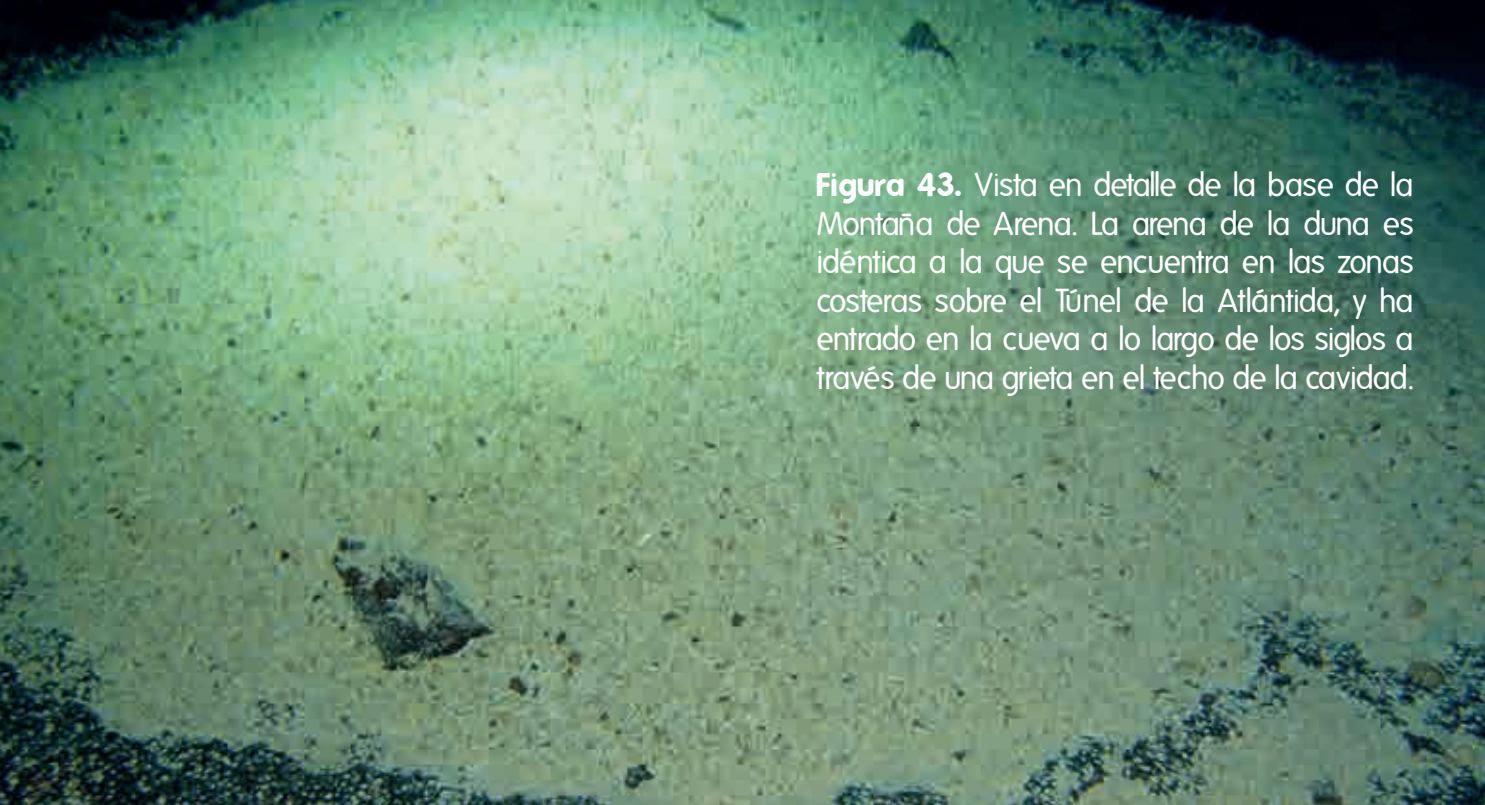


Figura 43. Vista en detalle de la base de la Montaña de Arena. La arena de la duna es idéntica a la que se encuentra en las zonas costeras sobre el Túnel de la Atlántida, y ha entrado en la cueva a lo largo de los siglos a través de una grieta en el techo de la cavidad.

Enrique Domínguez

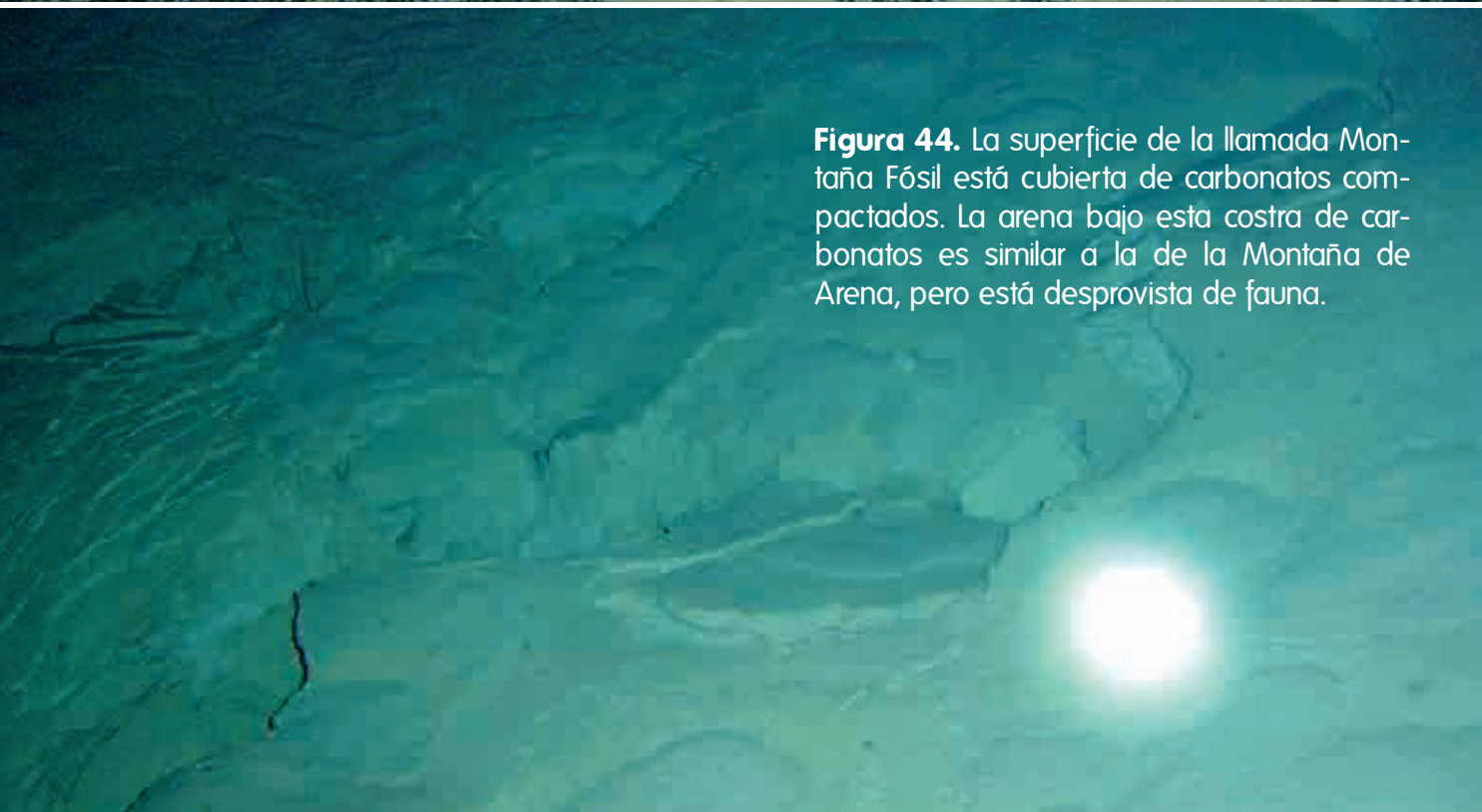


Figura 44. La superficie de la llamada Montaña Fósil está cubierta de carbonatos compactados. La arena bajo esta costra de carbonatos es similar a la de la Montaña de Arena, pero está desprovista de fauna.

Enrique Domínguez



Enrique Domínguez

Figura 45. El Lago Escondido visto desde la segunda ventana de entrada. La superficie del agua de esta sección parcialmente inundada se aprecia sobre el buzo. El piso de la galería está cubierto de bloques soldados y costras de carbonato cálcico. Los bancales están muy poco desarrollados o ausentes en el Lago Escondido.



Enrique Domínguez

Figura 46. Primera entrada al Lago Escondido, a 100 m de la entrada del Túnel de la Atlántida. La imagen está tomada mirando hacia el techo. El hilo guía blanco muestra el estrecho camino, de unos 2 m de diámetro, hacia la galería superior.



Enrique Domínguez

Figura 47. Numerosos estalactitos de pequeño tamaño adornan las paredes del tubo justo bajo la segunda entrada al Lago Escondido.

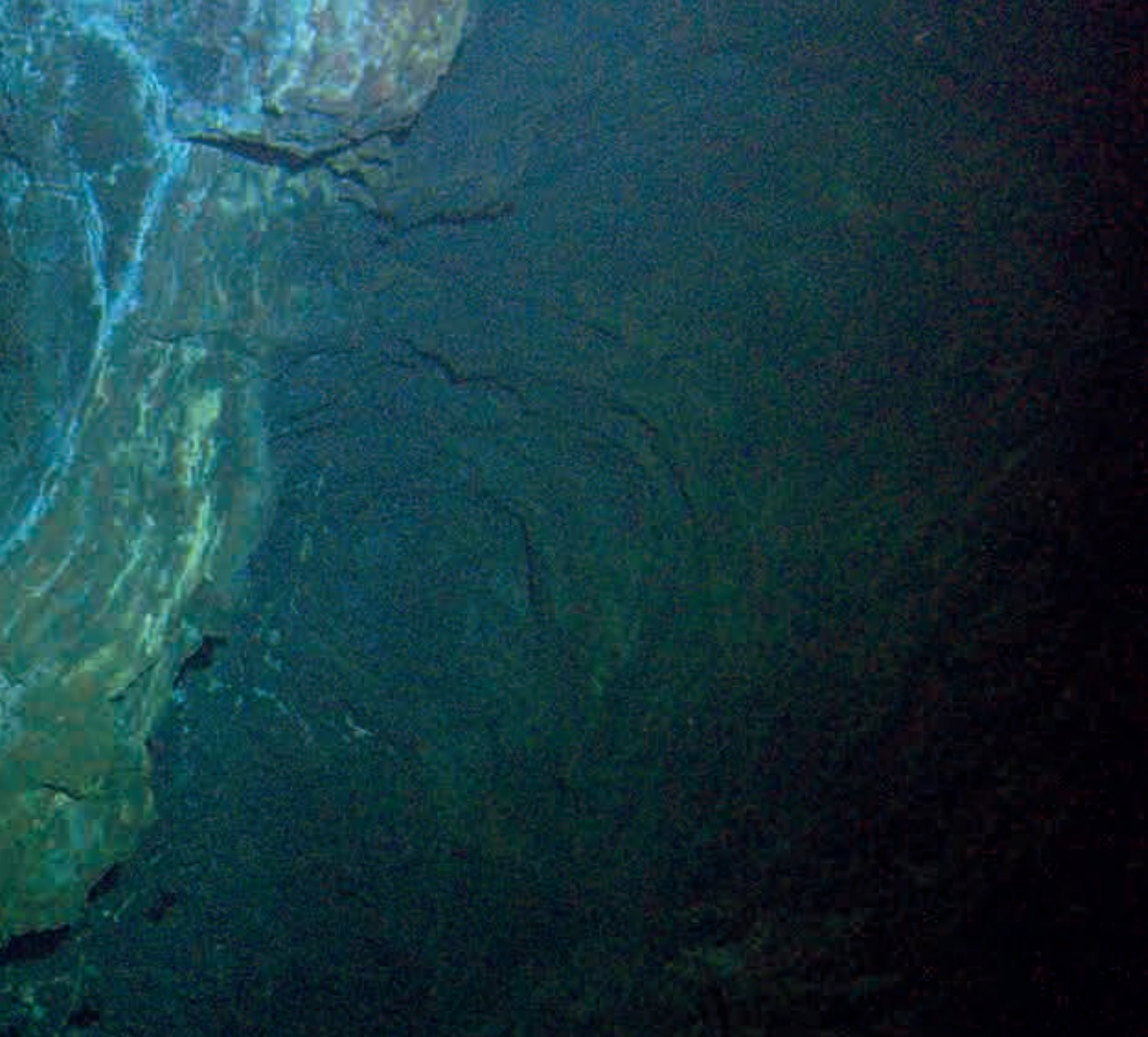


Figura 48. Segunda ventana de acceso al Lago Escondido, aproximadamente a 200 m de la entrada y 50 m de La Sima. La entrada en la base mide aproximadamente 5 m de largo y 3 m de ancho. Una boya amarilla marca el acceso a la segunda ventana del Lago Escondido. Las marcas de varias expediciones han sido dejadas en este punto a lo largo de los años.



Enrique Domínguez





Enrique Domínguez

Figura 49. Vista general de la segunda entrada al Lago Escondido tomada desde el pasaje principal del Túnel de la Atlántida. La primera ventana conduce al pequeño domo sobre el que se sitúa el primer buzo. Después del domo, la ventana más estrecha donde flota la segunda buceadora conduce al Lago Escondido.



Juan Valencia

Figura 50. Segunda ventana de acceso al Lago Escondido fotografiada desde el mismo. La abertura, de 1.5 x 3 m, permite el paso ajustado de un buzo.



Enrique Domínguez

Figura 51. El fondo del Lago Escondido está cubierto de costras de carbonato cálcico y derrumbamientos soldados. La imagen fue tomada en la sección parcialmente inundada, mirando en dirección al mar.



Introducción a la Biología Subterránea

CAPÍTULO

2

Los hábitats anquialinos representan una de las últimas fronteras a explorar en la Biosfera, tanto en términos de biodiversidad como para construir modelos que permitan entender procesos ecológicos y evolutivos generales. En las últimas dos décadas, biólogos y espeleobuceadores han descubierto cientos de nuevas especies de animales altamente adaptadas a la oscuridad y pobreza de recursos de estos ambientes, muchas veces cercanos

a la anoxia. La cantidad de descubrimientos que nos aguardan en estos sistemas parece no tener límite. Para una mejor comprensión del funcionamiento de los ambientes anquialinos, es importante conocer algunos conceptos fundamentales que se abordan en esta sección, en la que no se pretende hacer una revisión exhaustiva de la ciencia de la Biología Subterránea, sino sentar una base teórica para las secciones siguientes.

Conceptos generales

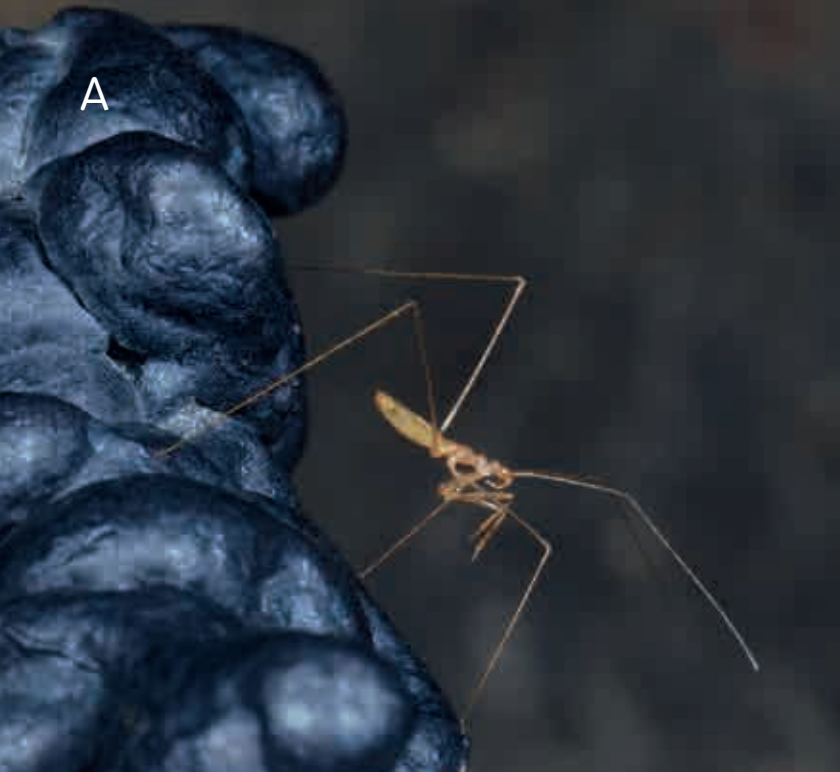
La amplia parte de la biosfera que se encuentra bajo tierra, en el dominio subterráneo, se conoce como medio hipogeo. Aunque las cuevas en sí representan solo una parte muy limitada del vasto

ambiente hipogeo por ser la única accesible para los humanos, en este texto utilizaremos el término "cueva" como sinónimo de todo el medio subterráneo para así simplificar muchas de las definiciones.

Clasificación de las especies subterráneas

Los animales que viven en cuevas se conocen como cavernícolas, y a menudo se clasifican según su grado de especialización al medio subterráneo siguiendo el esquema propuesto por el entomólogo austríaco Ignaz Rudolph Schiner en 1854, basado en el estudio de diversos artrópodos cavernícolas. Esta clasificación divide los animales cavernícolas en (1) troglobios o "especialistas cavernícolas" - animales habitantes de cuevas o hábitats subterráneos similares, con una pérdida significativa o total de la visión y la pigmentación; (2) troglófilos o "amantes de cuevas" - animales ca-

vernícolas facultativos que pueden vivir y completar su ciclo de vida en cuevas, pero también en otros hábitats y que, normal pero no necesariamente, pueden presentar varios niveles de pérdida de visión y pigmentación; (3) troglóxenos o "huéspedes de cuevas" - animales que utilizan las cuevas como refugio pero salen a la superficie periódicamente en busca de alimento, como los murciélagos o ciertas especies de grillos. Posteriormente, los biólogos europeos comenzaron a reservar el prefijo "troglo-" para referirse a especies cavernícolas terrestres, reservando el prefijo "estigo-",



Pedro Oromí



Pedro Oromí



Pedro Oromí

Figura 1. Algunos artrópodos troglobios y troglomórficos de Canarias. **(A)** La chinche *Collartida anophthalma*, sin ojos ni pigmentación y con un marcado elongamiento de los apéndices. **(B)** El coleóptero *Domene vulcanica*, con una notable pérdida de pigmentación y gran elongación del cuerpo. **(C)** La cucaracha endémica *Loboptera troglobia*, sin ojos y con largas antenas sensoriales.

derivado del río mitológico de los infiernos Estigia (del griego Styx), para la fauna cavernícola acuática, resultando los términos "estigobio", "estigófilo" y "estigoxeno". Por extensión, también se aplican estos términos para los animales de cualquier hábitat subterráneo distinto a las cuevas, como medio subterráneo superficial, lecho de ríos, etc.

Muchas especies cavernícolas presentan adaptaciones similares, entre las cuales la pérdida de la visión y la despigmentación del cuerpo son las

más frecuentes (Fig. 1) (ver sección posterior). Estas adaptaciones comunes a muchas especies cavernícolas fueron bautizadas por el biólogo estadounidense Kenneth Christiansen (1962) como troglomorfismos/estigomorfismos o caracteres troglomórficos/estigomórficos. Así, mientras la clasificación de Schiner enfatiza los aspectos ecológicos de las especies subterráneas (troglomio, estigomio), los términos acuñados por Christiansen se refieren a aspectos evolutivos y adaptativos de las mismas (troglomorfo, estigomorfo).

El concepto de fósil viviente

La Biospeleología fue establecida como ciencia en 1907 por el rumano Emil G. Racovitza, zoólogo, espeleólogo y explorador antártico. Racovitza consideraba los ambientes subterráneos como aislados y extremos, habitados por especies de invertebrados y peces que consideró "fósiles vivientes", vocablo acuñado y discutido por Charles Darwin en el Origen de las Especies publicado en 1859. El término "fósil viviente" se aplica a especies sin parientes cercanos actuales, con caracteres primitivos que han sufrido pocas modificaciones desde sus ancestros. Muchos descubrimientos en cuevas anquialinas durante los años 1990 parecían apoyar la presencia de caracteres plesiomórficos (o ancestrales, ver Capítulo 3, Cuadro 1) en muchas especies estigobias, heredados sin sufrir apenas modificaciones desde sus antepasados. Por ejemplo, seis de los diez órdenes conocidos de crustá-

ceos copépodos están representados en cuevas anquialinas por especies con caracteres considerados como primitivos (aunque a menudo sin basarse en estudios filogenéticos), como el caso del platicopioideo *Antrisocopia prehensilis* de cuevas kársticas anquialinas de Bermuda. Sin embargo, análisis moleculares y estudios más minuciosos a menudo contradicen la idea de "fósiles vivientes". Un ejemplo clásico es el de los crustáceos de la clase Remipedia, exclusiva de cuevas anquialinas (pág. 236, Capítulo 3). El primer remípedo fue descubierto en las Bahamas en 1979, con varias especies halladas posteriormente en cuevas anquialinas a ambos lados del Océano Atlántico y en Australia Occidental. Debido a su distribución restringida a cuevas anquialinas, el reducido tamaño de sus poblaciones, y la presencia de varias características interpretadas como primitivas

(p. ej. la escasa regionalización del cuerpo y la repetición de segmentos), los remípedos se interpretaron durante algún tiempo como fósiles vivientes. Sin embargo, análisis evolutivos e investigaciones morfológicas posteriores, incluidos estudios del cerebro y del sistema nervioso, indican que Remi-

pedia evolucionó relativamente tarde dentro del grupo de los artrópodos (Cuadros 1 y 4, Capítulo 3). En conclusión, aunque el concepto de "fósiles vivientes" no está exento de controversias, es importante tenerlo en cuenta ya que sigue influyendo en muchos bioespeleólogos en todo el mundo.



Figura 2. La araña *Meta bournetii* es un típico representante troglófilo en cuevas canarias, con ojos y pigmentación bien desarrollados y con cierta capacidad de sobrevivir fuera del medio subterráneo.

El arquetipo hipogeo

Otro concepto heredado de las primeras investigaciones bioespeleológicas es el llamado "arquetipo hipogeo". Este término propone un modelo común para la presencia de caracteres similares en muchas especies cavernícolas. Aunque fue acuñado a partir de estudios con artrópodos terrestres, ha sido posteriormente extrapolado a pobladores de cuevas anquialinas, cuya investigación comenzó posteriormente. El modelo trata de explicar la mayoría de cambios morfológicos observados en la fauna cavernícola como resultado de la falta de luz, interpretando la pérdida ocular y de pigmentación como una desaparición secundaria de estructuras que no son útiles en cuevas. Sin embargo, hoy conocemos numerosas excepciones que demuestran la gran variabilidad de las adaptaciones al medio subterráneo, incluso entre representantes de una misma especie. Por un lado, se conocen varias especies de peces y de anélidos que, aún habitando en cuevas, presentan adaptaciones totalmente distintas a las tradicionalmente interpretadas como troglomorfismo. Por otro lado, hoy en día sabemos que no todas las adaptaciones observadas en animales cavernícolas son el resultado de la falta de luz, sino que evolucionaron como respuesta a otros parámetros que varían entre los hábitats subterráneos y epigeos (Fig. 2). Por lo tanto, aunque el concepto de "arquetipo hipogeo" es una buena aproximación a los procesos evolutivos en cuevas, subestima en gran medida la diversidad de los mismos, y por tanto debe tomarse con precaución.

Durante décadas se consideró que las características troglomórficas de determinados grupos de organismos eran el resultado de preadaptaciones que favorecerían su colonización del ambiente subterráneo. Sin embargo, las dos adaptaciones troglomórficas más extendidas, reducción ocular y despigmentación, son en muchos casos adquiridas secundariamente. Para mayor complejidad, existe gran cantidad de formas intermedias de reducción ocular y despigmentación, incluso entre poblaciones de una misma especie o entre individuos de una misma población.

Las investigaciones actuales que tratan de explicar el origen de las especies anquialinas combinan estudios filogenéticos, morfológicos y, a menudo, del desarrollo embrionario, sugiriendo en conjunto que los estigobios se adaptaron al ambiente anquialino gracias a la plasticidad morfológica de sus ancestros. Esta plasticidad puede derivar en la aparición de nuevos caracteres a través de dos procesos: por efecto de la selección natural (cuando los caracteres favorecen la supervivencia de la población) o por mutaciones neutras (cuando mutaciones al azar llevan a la degeneración de estructuras inútiles en el nuevo ambiente). Otras veces, los nuevos caracteres pueden aparecer a través de pedomorfismos (retención de caracteres juveniles durante la edad adulta) o de neotenia (ralentización del crecimiento y maduración precoz), situaciones especialmente comunes entre ciertos grupos de vertebrados, como el caso icónico de las salamandras cavernícolas del género *Proteus*.

El ambiente anquialino

Los hábitats anquialinos se conocen en zonas tropicales y subtropicales de todo el mundo, aunque son más comunes en las islas y márgenes continentales de las cuencas del Caribe y el Mediterráneo, así como en islas oceánicas volcánicas como Canarias, Hawaïi, Galápagos y Palau, a veces karstificadas secundariamente como Christmas y Bermuda. Los hábitats anquialinos pueden a su vez consistir en charcos y depresiones (Hawaïi), fisuras tectónicas costeras ("grietas" de Galápagos), tubos volcánicos ("jameos" de Canarias), conductos de disolución ("cenotes" de Yucatán o "casimbas" de Cuba), agujeros verticales ("blue holes" de Bahamas) o en una combinación de varias de estas estructuras (Fig. 3). Estos hábitats a menudo se extienden varios kilómetros bajo tierra y presentan zonas de mezcla entre aguas dulce y marina, conocidas como haloclinas (Fig. 4).

El término anquialino fue acuñado por el biólogo holandés Lipke B. Holthuis en 1973 para definir el hábitat de varias especies de crustáceos decápodos del grupo de las gambas que, siendo similares entre sí en varias zonas del mundo como Hawaïi, Micronesia o la Península del Sinaí, rara vez se encontraban en el mar. El término anquialino deriva de la palabra griega 'αγχί-άλός' ("anchialos", cerca del mar) y fue originalmente definido por Holthuis como "masas de agua saladas o salobres, sin conexión directa con el mar y afectadas por las

mareas a través de galerías y crevículos subterráneos". El desarrollo del espeleobuceo ha ampliado nuestro conocimiento de estos hábitats en las últimas décadas, forzando a una revisión del término. En su nueva definición, Stock y colaboradores propusieron un concepto más amplio, definiendo los ecosistemas anquialinos como "masas de agua salina con exposición limitada al aire, conexión subterránea con el mar e importantes influencias tanto marinas como terrestres".

En una mesa redonda en la II Conferencia de Sistemas Anquialinos de 2012 se retomó el debate sobre la naturaleza del término, proponiéndose que un hábitat anquialino es "un tipo de estuario subterráneo con una masa de agua estratificada, que puede estar o no en contacto directo con la atmósfera, y con una biota característica". Aunque esta definición está aún en revisión, incorpora el concepto de "estuario subterráneo", que se define como la zona subterránea de mezcla entre agua marina y agua dulce en un acuífero costero (capa rocosa permeable donde se acumula agua subterránea). La categorización de las cuevas anquialinas como estuarios es interesante, ya que muchas de ellas albergan zonas de mezcla de aguas dulces y marinas (Fig. 5). Sin embargo, el hecho de que estos procesos no ocurran en todas las cuevas abre el debate sobre la validez de esta definición.

A



Tamara Thomsen

Figura 3. Los “blue holes” de Bahamas son entradas formadas por el colapso del techo en ciertos puntos de extensos sistemas subterráneos, dando lugar a grandes agujeros circulares que habitualmente comunican con tortuosas galerías subterráneas. Aunque estas entradas siempre se forman en tierra (**A**), a veces se encuentran bajo el nivel del mar (**B**) por cambios posteriores en el nivel del mismo.

B



Tamara Thomsen



Tamara Thomsen

Figura 4. Haloclina en el cenote Taj-Mahaa, cerca de la ciudad de Tulum en la península de Yucatán. La mezcla entre el agua dulce y la salada se observa a la altura del buzo, donde la imagen es borrosa.

La zona afótica (sin luz) dentro de los ecosistemas anquialinos también ha sido comparada con las profundidades marinas, en concreto con zonas abisales, ya que ambos ecosistemas comparten oscuridad, aislamiento, pobreza de recursos tróficos, temperaturas constantes y bajas concentraciones de oxígeno. Debido a la falta de luz, la producción fotosintética solo es posible en las zonas de entrada de las cuevas. Sin fotosíntesis, inicialmente se pensó que los ecosistemas cavernícolas debían mantenerse solo con nutrientes importados a través de infiltración de agua o por animales. Sin embargo, estudios recientes muestran que muchos ecosistemas cavernícolas se sostienen a través de procesos quimiosintéticos producidos localmente por bacterias (Fig. 6). La relevancia de este aporte es variable, pero en ciertas cuevas puede representar más de la mitad o incluso la totalidad de los nutrientes utilizados en el ecosistema.

El medio más complejo dentro de un sistema anquialino es la columna de agua, que muestra una elevada estratificación de los parámetros físico-químicos (Fig. 7). Estos parámetros son a grandes rasgos similares entre diferentes cuevas de lugares distantes, incluyendo la Península de Yucatán de México, el Caribe, Bermuda y Australia Occidental (Fig. 8). Muchas de estas cuevas presentan una masa de agua dulce sobre la masa de agua salada más densa, estando ambas separadas por una haloclina bien definida. El espesor de la masa de agua dulce normalmente se incrementa conforme aumenta la distancia a la costa, debido a la recar-

ga por la lluvia, la amortiguación del efecto de las mareas y la mayor presencia de aguas freáticas (Fig. 9). En la zona de la haloclina los parámetros físico-químicos cambian con un patrón muy bien definido, dando lugar a microhábitats identificables en intervalos tan pequeños como un centímetro. La temperatura varía de forma marcada desde la entrada hasta el fondo de estos sistemas anquialinos, dependiendo de la época del año, de la localización geográfica de la cueva y del patrón de circulación del agua. Los cambios más drásticos de temperatura suelen darse en la haloclina, manteniéndose más o menos constantes a partir de ella hasta el fondo de la cueva.

Otro parámetro muy variable es el oxígeno disuelto. Éste se encuentra normalmente cercano al nivel de saturación en la superficie de las entradas debido al intercambio con la atmósfera y la perturbación del agua que favorece la mezcla, y se reduce progresivamente hacia el fondo. El descenso es más acusado en la haloclina, debido a la actividad bacteriana, y luego más progresivo hasta el fondo del sistema. Aunque puede haber incrementos puntuales de oxígeno debido a la entrada lateral de otras masas de agua, lo más habitual es que el oxígeno disuelto en el fondo de muchos sistemas anquialinos esté por debajo de 1,0 mg/l, y raramente por encima de 2,0 mg/l. Esta baja concentración de oxígeno en zonas profundas de las cuevas se debe a la actividad bacteriana y a la estanqueidad de la masa de agua, privada de actividad fotosintética.

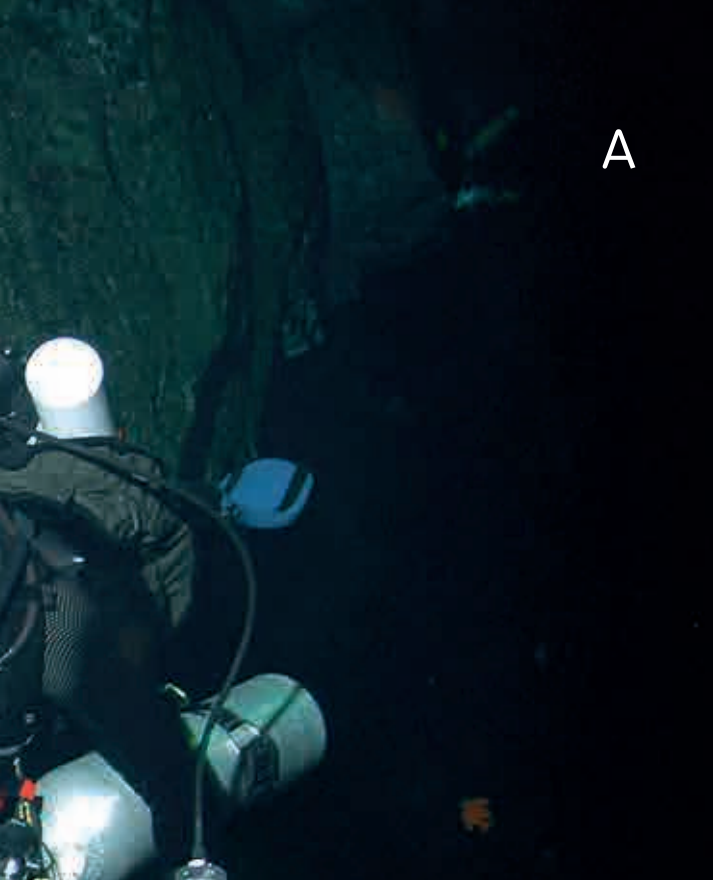




Tamara Thomsen

Figura 5. Un buzo recolecta pequeños animales bajo la haloclina de un “blue hole” de Bahamas. La presencia de algas en el agua dulce (ausentes en las aguas saladas inferiores) tiñe el agua de color verde.





A

Figura 6. Muchos ecosistemas anquialinos están sustentados por producción primaria quimiosintética, con grandes tapetes bacterianos creciendo en ciertas áreas. (A) Un buzo recoge bacterias creciendo sobre la pared de un cenote de Bahamas. (B) Detalle de un tapete similar, creciendo sobre el techo de la misma cueva.

Tamara Thomsen



B

Thomas M. Iliffe





Figura 7. La columna de agua de muchas cuevas anquialinas está marcadamente estratificada, como se muestra en la imagen. El buzo nada en la capa superior de agua dulce, con crecimiento algal, separada de las oscuras aguas saladas de la parte inferior por la haloclina, de color blanquecino por la presencia de bacterias y sulfuro de hidrógeno.

Mermaid's Lair, isla Gran Bahama, Bahamas

A

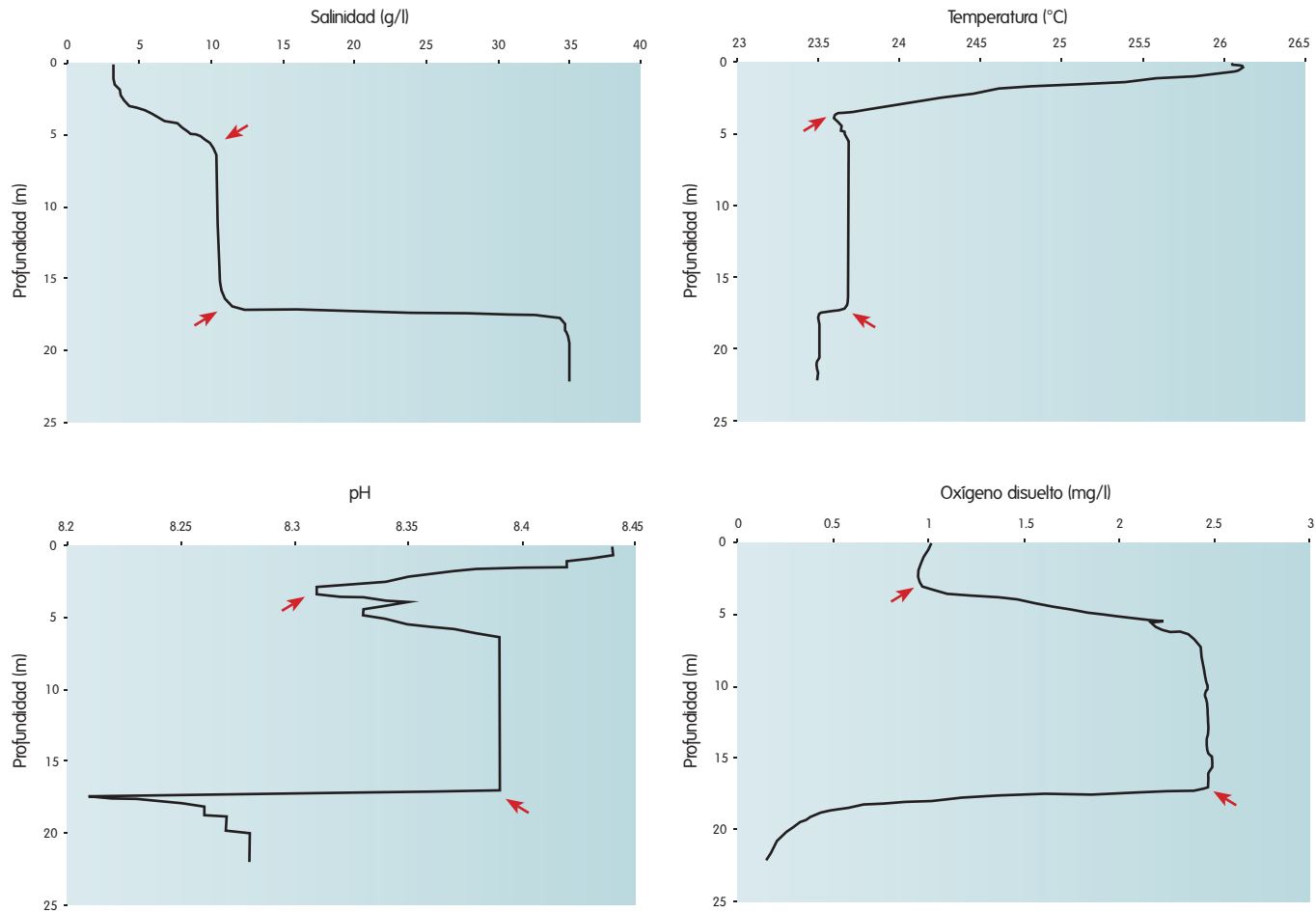
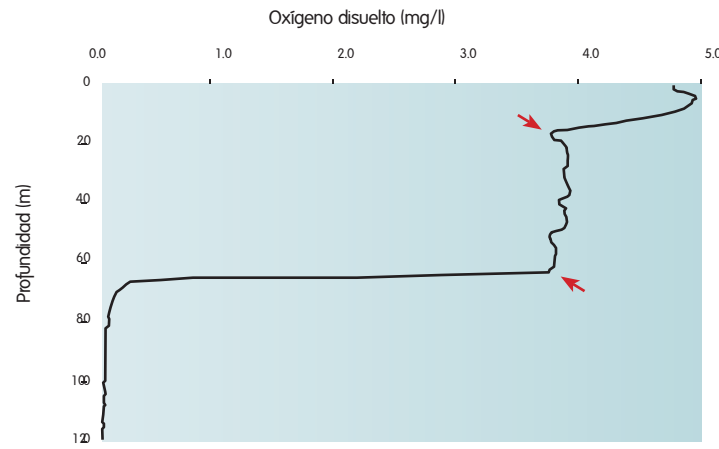
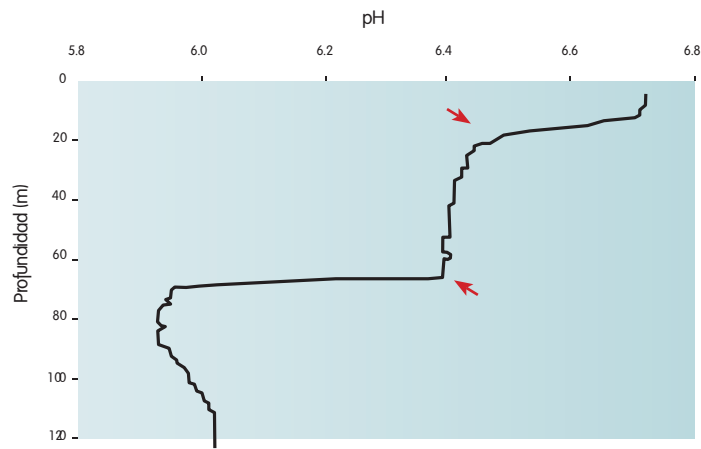
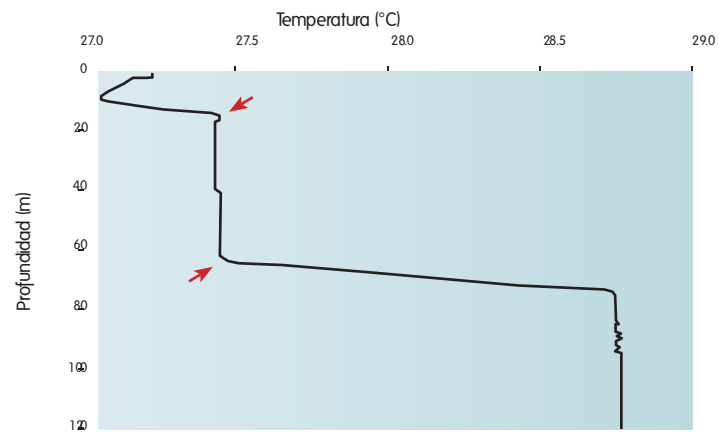
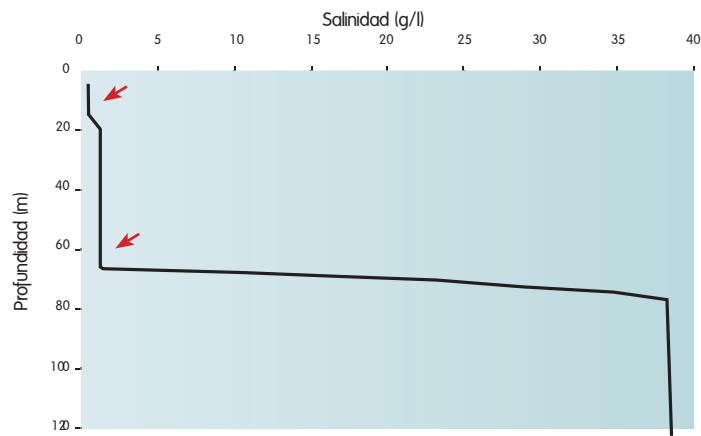


Figura 8. Perfiles de los parámetros del agua medidos en dos cuevas anquialinas en Bahamas (A) y Yucatán (B), muy similares a pesar de la distancia geográfica entre las localidades. El eje vertical muestra la profundidad, mientras que el eje horizontal señala los valores de diferentes parámetros. La zona de marcado cambio en los parámetros (flechas) representa la haloclina.

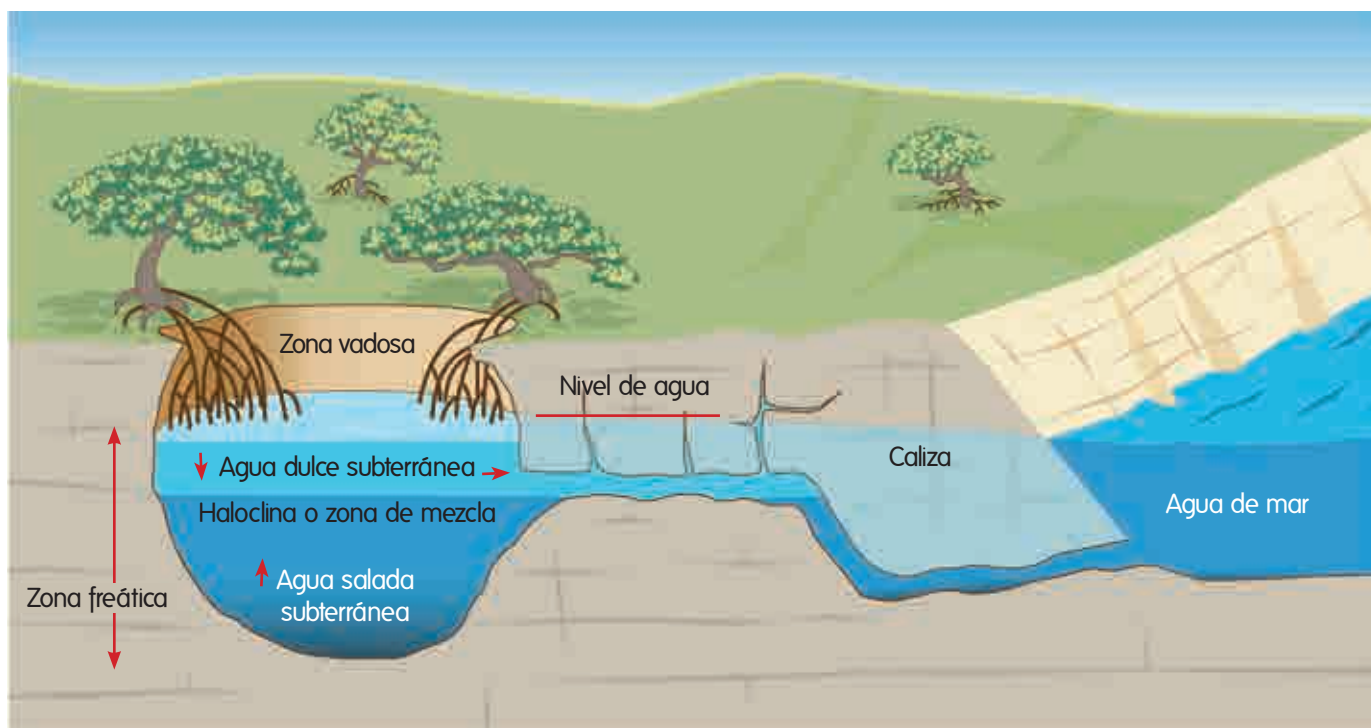
Cenote Sabac Ha, Yucatán, México

B



En Lanzarote la baja precipitación (125-150 mm anuales) y el bombeo del agua subterránea favorecen la infiltración de agua marina en el subsuelo de la isla. Aunque el acuífero insular ha sido fuertemente explotado, todavía existen reservas en el Macizo de Famara y en Haría, entre otras áreas (Fig. 10). Sin embargo, las zonas costeras del Malpaís de La Corona no tienen agua dulce, y por lo tanto el Tubo Volcánico de La Corona carece de

una capa de agua dulce y de una haloclina definida. A pesar de eso, el Tubo Volcánico de La Corona debe considerarse como un ecosistema anquialino, ya que su columna de agua está estratificada, presenta un intercambio limitado con el océano y acoge varios grupos de animales exclusivos característicos de este tipo de ambientes, incluyendo remípedos, termosbenáceos y ostrácodos taumatócíprios (ver Capítulo 3).

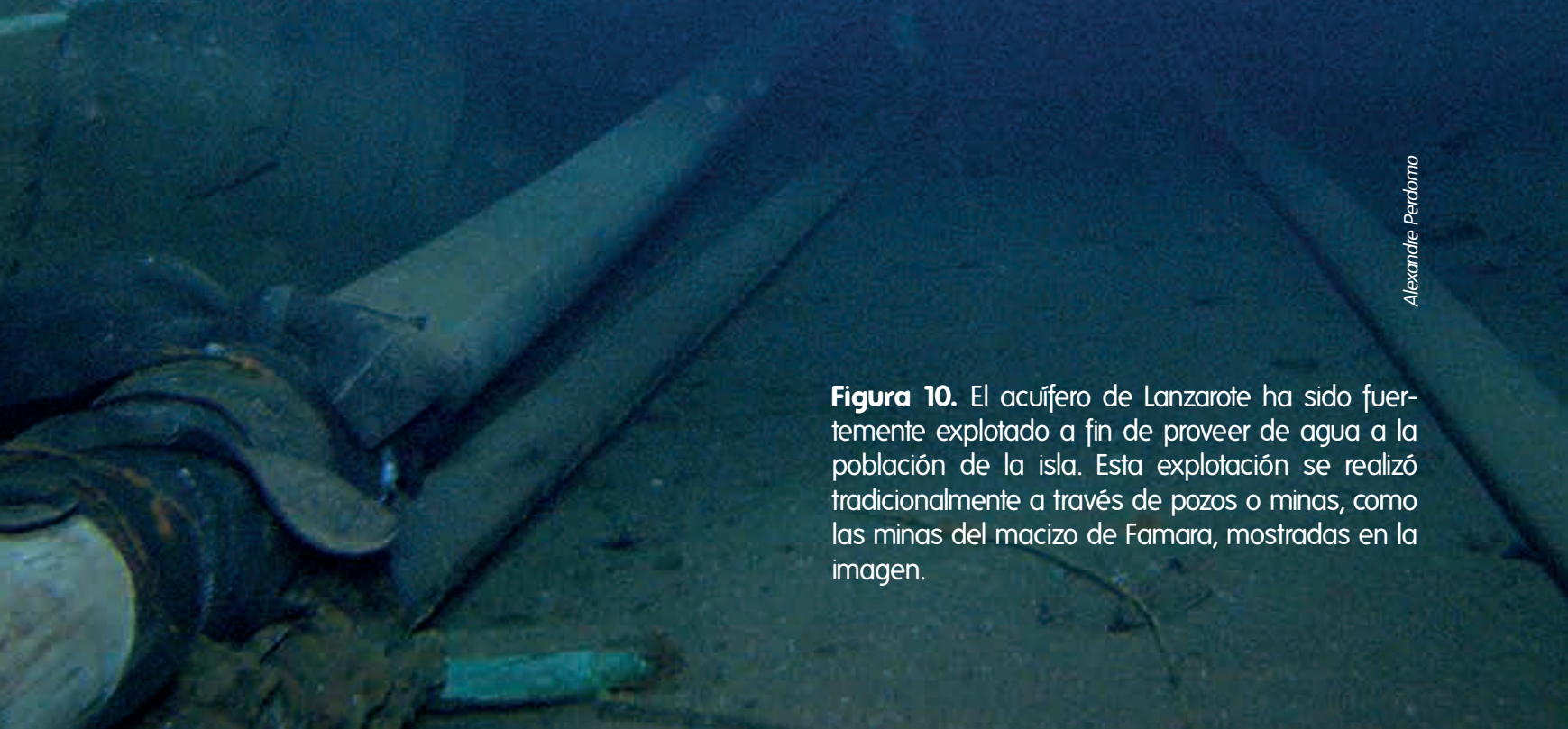


Jay Smith

Figura 9. Diagrama de la zona de mezcla entre aguas dulces de origen freático y saladas de origen marino (ver texto para explicación).



Sergio González



Alexandre Perdomo

Figura 10. El acuífero de Lanzarote ha sido fuertemente explotado a fin de proveer de agua a la población de la isla. Esta explotación se realizó tradicionalmente a través de pozos o minas, como las minas del macizo de Famara, mostradas en la imagen.

Sobreviviendo en Cuevas Anquialinas

Debido a la falta de luz, los bajos niveles de oxígeno disuelto y nutrientes, las cuevas anquialinas suelen considerarse ambientes extremos habitados por organismos extremófilos. Este término se aplica a los organismos que pueden sobrevivir y reproducirse en ambientes donde pocas especies lo consiguen, gracias a que disponen de adaptaciones especiales que implican cambios drásticos de comportamiento, anatomía y metabolismo. Obviamente, el término extremófilo está acuñado desde una perspectiva antrópica que considera como niveles extremos los parámetros físicos (temperatura, radiación, presión) o geoquímicos (deshidratación, salinidad, pH, oxígeno disuelto) que se alejan de nuestro hábitat óptimo.

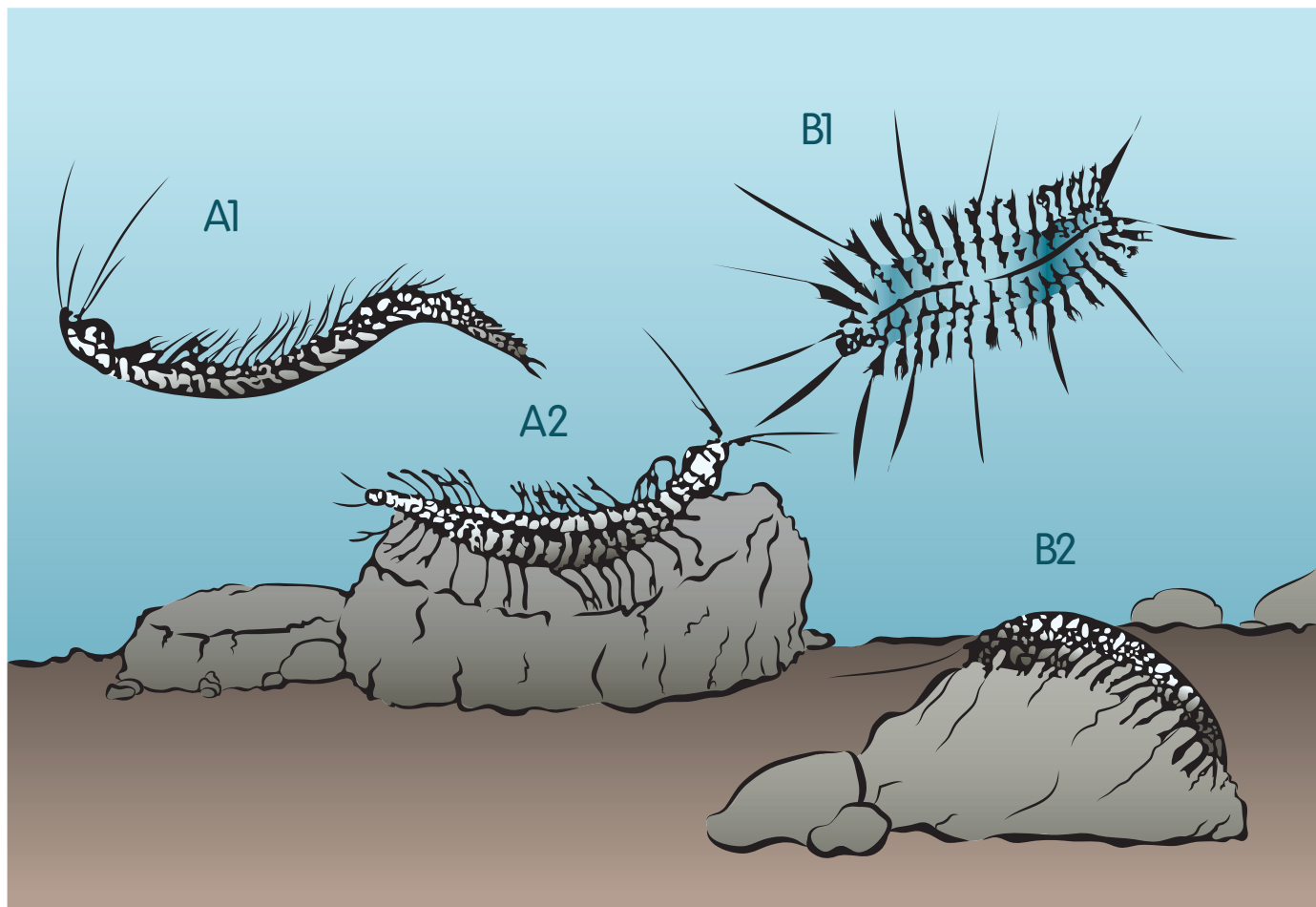
Los organismos que habitan ambientes similares, normalmente poseen adaptaciones convergentes. En el caso de los organismos estigobios, que tie-

nen que enfrentarse a la oscuridad, escasez de oxígeno y pobreza de recursos, la mayoría de estas adaptaciones están dirigidas a ahorrar energía, optimizar la búsqueda y obtención de alimento y minimizar la demanda de oxígeno. Aunque estas adaptaciones son diferentes en cada grupo de organismos, se pueden clasificar según impliquen cambios en el comportamiento, la anatomía (con ganancia o pérdida de órganos) o el metabolismo. Algunas de estas adaptaciones más comunes implican reducción o pérdida de ojos y de pigmentación, un mayor desarrollo de los apéndices y órganos sensoriales, disminución del espesor de la cutícula (típicamente en troglobios terrestres), reducción del número de huevos, incremento de la longevidad, reducción del metabolismo basal y adopción de estrategias de tipo K (producción de pocas crías, pero bien cuidadas).

Adaptaciones en el comportamiento

Los cambios en el comportamiento respecto a sus parientes marinos son comunes en las especies anquialinas, ya que aquel es normalmente versátil y puede modificarse sin que haya necesariamente cambios genéticos asociados (Fig. 11). En el Tubo Volcánico de La Corona, como en muchas otras cuevas, los recursos tróficos se encuentran sobre todo en la columna de agua, y por lo tanto la capacidad

de flotar en ella y acceder a estos recursos es crucial para la supervivencia. En consecuencia, la mayoría de estigobios, desde pequeñas especies meiofaunales (animales microscópicos menores de 1 mm) a crustáceos de gran tamaño, adoptan comportamientos que les permiten mantenerse en la columna de agua minimizando el consumo energético. Los animales microscópicos lo tienen más fácil debido

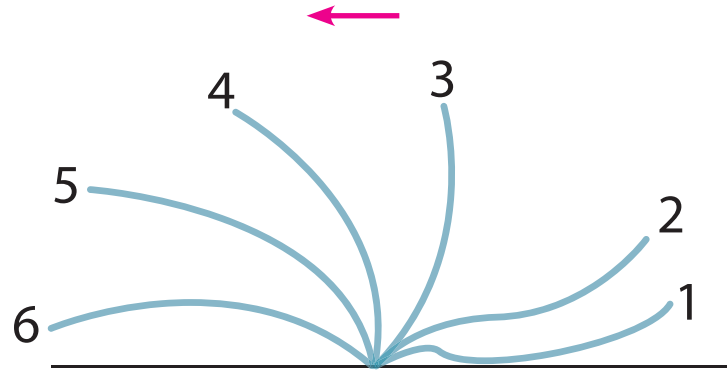


Redibujado a partir del dibujo original de Parzefall, 1986

Figura 11. Los estudios del comportamiento de especies estigobias comenzaron a desarrollarse a mediados del siglo XX, con interesantes ejemplos en Lanzarote. El diagrama representa los patrones de comportamiento de natación (1) y reposo (2) de los remípedos *Morlockia ondinae* y *M. atlantida* (A) y el anélido *Gesiella jameensis* (B) del Túnel de la Atlántida.

A

Fase de propulsión



B

Movimiento de recuperación

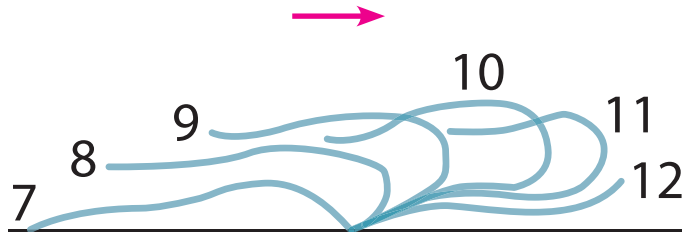
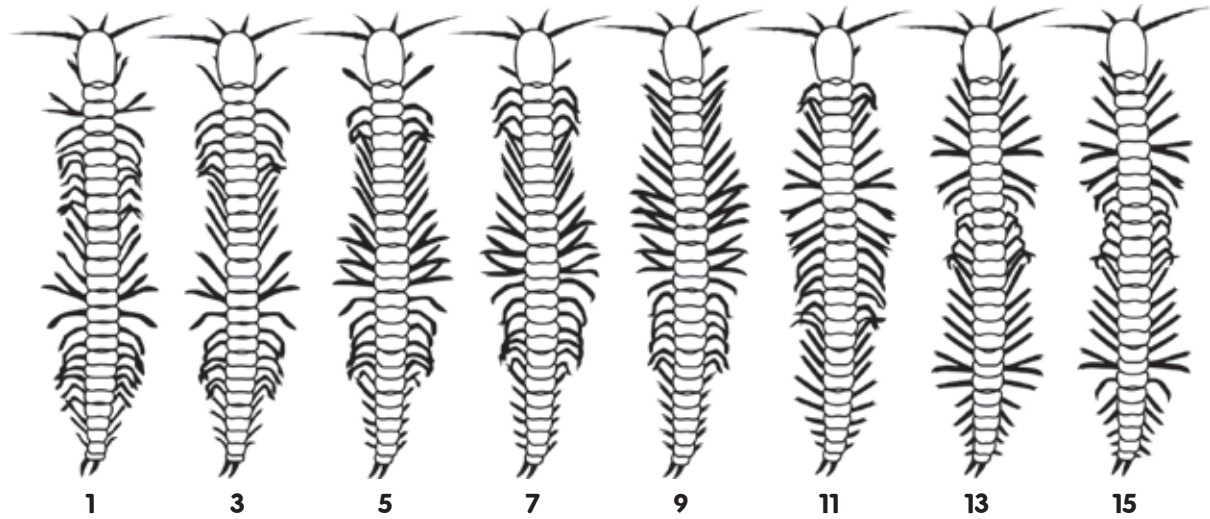


Figura 12. El batido coordinado de varios cilios es suficiente para que pequeños animales, como los anélidos de las familias Nerillidae y Protodrilidae, mantengan la flotabilidad en la columna de agua. Los diagramas representan las distintas fases del batido de un cilio, con sus varias posiciones superpuestas.

El batido es asimétrico, con una fase de propulsión (A) y una de recuperación (B).

Las flechas indican la dirección del movimiento del cilio.

A



Kohlhage & Yager, 1994

Figura 13. El batido metacrónico de apéndices organizados de forma seriada es una estrategia natatoria habitual en estigobios como crustáceos y anélidos. El proceso ha sido estudiado con detalle en remípedos (A) como *Speleonectes lucayensis* (B).

B



Simon Richards

a su baja densidad, y consiguen flotar sin adaptaciones especiales, nadando mediante bandas de cilios localizadas en ciertas zonas del cuerpo (Fig. 12); así ocurre en muchos anélidos microscópicos de las familias Nerilidae y Protodrilidae (ver Capítulo 3). Sin embargo, a partir de cierto tamaño corporal el batido ciliar resulta ineficaz para sostener o propulsar a un organismo en la columna de agua. Para mantener la flotación, los animales relativamente grandes como crustáceos y peces cavernícolas reducen su densidad acumulando lípidos con el fin de ganar flotabilidad sin gasto energético, lo que además les proporciona una valiosa reserva de energía en situaciones de escasez de alimento. En ciertas especies de anfípodos o anélidos, esta estrategia se combina o se sustituye por el alargamiento de ciertos apéndices corporales, que a veces adoptan formas palmeadas a fin de aumentar la superficie total del cuerpo y ganar flotabilidad.

En combinación con otras para aumentar la flotabilidad, a menudo se desarrollan estrategias de locomoción que minimizan la utilización de energía. En general, la mayoría de las especies anquialinas aprovechan la escasa corriente de muchas cuevas para nadar lentamente, haciendo pausas intermedias y aprovechando el impulso previo para avanzar sin usar energía adicional, y así reducir a la mitad la energía necesaria para distancias iguales recorridas a una velocidad normal. Muchos peces cavernícolas utilizan esta técnica, conocida como *glide-and-rest*, para conservar energía mientras se desplazan buscando alimento. Otros estigobios, sobre todo anélidos y crustáceos, presentan una repetición seriada

de los apéndices locomotores y nadan produciendo ondas metacrónicas (Fig. 13), en las que los apéndices del tronco baten sucesivamente de forma asincrónica formando una onda que se desplaza a lo largo del cuerpo. Las ventajas de este comportamiento han sido estudiadas en varias especies de remípedos (pág. 234, Capítulo 3). En estos animales cada pata del tronco bate inmediatamente después de la anterior para encontrar menor resistencia con el agua, al tiempo que, para mejorar la tracción, los apéndices que no se encuentran activos se pliegan contra el cuerpo para no ofrecer resistencia al desplazamiento (Fig. 13).

Un grupo diferente de adaptaciones son las adoptadas por ciertos organismos en respuesta a situaciones de hacinamiento. Aunque no es normal encontrar poblaciones densas de organismos en cuevas debido a la limitación de alimento, existen cuevas o secciones de las mismas en las que la existencia de fuentes adicionales de nutrientes favorece la presencia de grandes concentraciones de animales. Un caso particularmente bien estudiado es el del 'jameño' *Munidopsis polymorpha* en el Tubo Volcánico de La Corona. Aunque hay jameños a lo largo de toda la cueva, la especie alcanza sus mayores densidades en Los Jameos del Agua y en la entrada del Túnel de la Atlántida debido a la abundancia de recursos. Para evitar conflictos, en estas zonas *M. polymorpha* adopta estrategias territorialistas, de forma que el espacio de cada individuo viene definido por la longitud de la segunda antena (Fig. 14) (pág. 228, Capítulo 3).

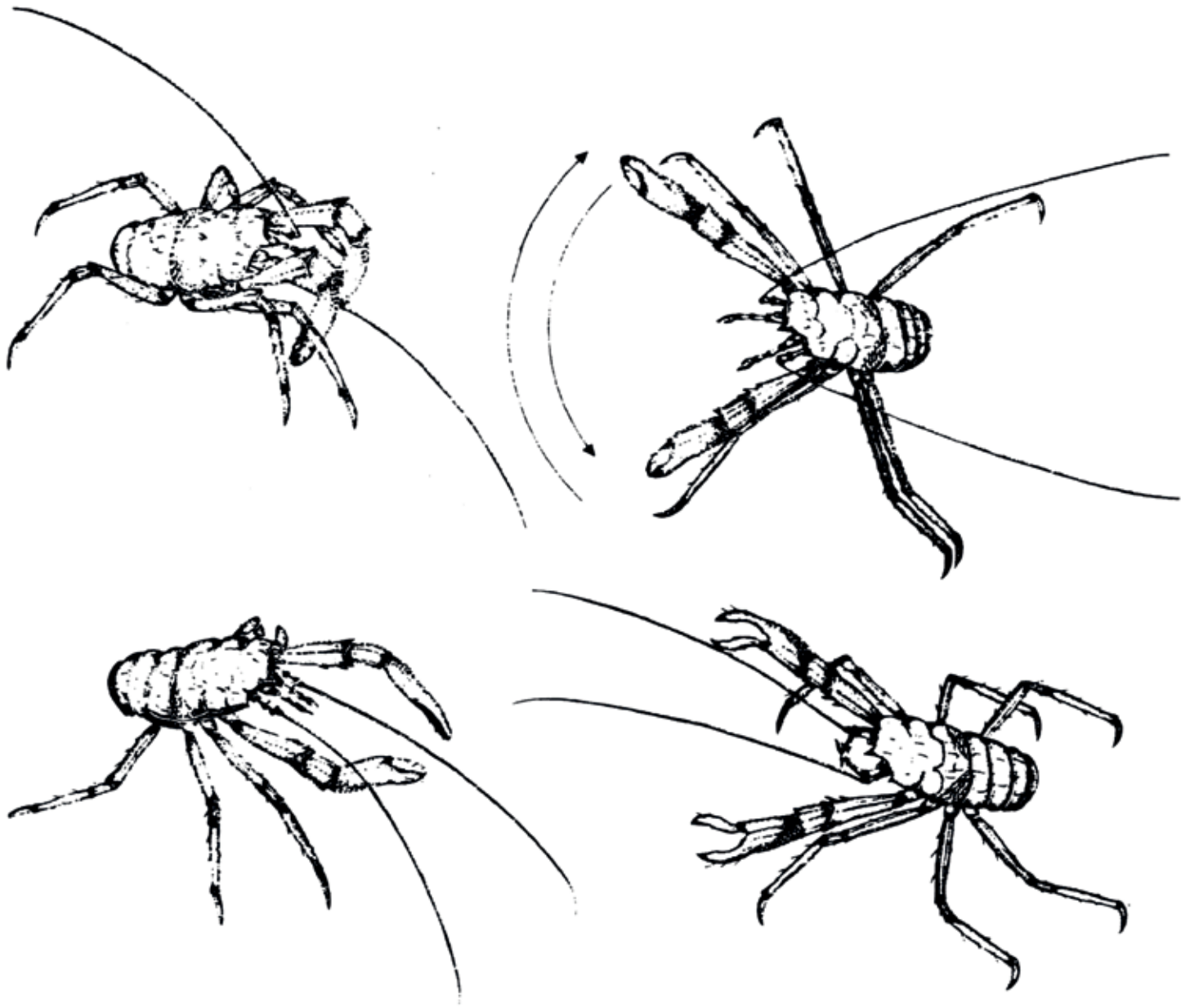


Figura 14. *Munidopsis polymorpha* es una especie territorialista que defiende una pequeña parcela cuya extensión está definida por el tamaño de su segunda antena. Cuando un individuo invade un territorio vecino, es atacado violentamente por su propietario con los quelípedos o pinzas.



Thomas M. Iliffe

Figura 15. El decápodo troglobio *Macromaxillocaris bahamensis*, exclusivo de “blue holes” de Bahamas, presenta un marcado troglomorfismo con reducción ocular, falta de pigmentación y una considerable elongación de los apéndices.

Adaptaciones morfológicas

Existe una gran variedad de adaptaciones en diferentes grupos de especies anquialinas, clasificadas a menudo en adaptaciones constructivas y regresivas, dependiendo de si implican un aumento o una reducción de ciertas estructuras en comparación con sus parientes de superficie. Es importante tener en cuenta que el uso del término "regresivo" en este contexto solo indica la reducción o pérdida de estructuras presentes en el ancestro, sin que ello implique un atraso en términos evolutivos. La mayoría de las adaptaciones constructivas descritas en estigobios suponen el desarrollo de estructuras sensoriales que favorecen la búsqueda de alimento o pareja. En crustáceos y ciertos anélidos, el aumento de estructuras sensoriales a menudo se consigue con un mayor desarrollo de determinados apéndices como antenas o cirros, que portan una mayor cantidad de mecanorreceptores o quimiorreceptores (Fig. 15); o de ciertas estructuras utilizadas en la alimentación, como los palpos de varias especies de anélidos de las familias Nerillidae y Protodrilidae.

Las adaptaciones regresivas, por el contrario, implican la pérdida secundaria de estructuras que carecen de función en el medio hipogeo, siendo los

ojos y la pigmentación los que más a menudo se reducen o pierden. Se ha propuesto que la pérdida de estos caracteres en un medio de recursos muy limitados supone un importante ahorro de energía, que de otra manera se desperdiciaría en estructuras totalmente innecesarias por la ausencia de luz. Como alternativa, otros autores explican esta pérdida por la acumulación de mutaciones neutras en los genes que codifican estas estructuras, haciéndolas degenerar progresivamente. El grado de reducción de dichas estructuras no es constante y varía entre especies, poblaciones de una misma especie o incluso individuos de una misma población. Esto se observa, por ejemplo, en el misidáceo endémico *Heteromysoides cotti* que habita en los ambientes anquialinos de Lanzarote, con poblaciones tanto en las zonas iluminadas de Los Jameos del Agua como en las zonas totalmente oscuras del Túnel de la Atlántida o de la Cueva de los Lagos. Aunque las diferencias entre estas poblaciones aún no se han investigado en detalle, *Heteromysoides cotti* exhibe polimorfismo (variación) con respecto a la pigmentación y a la presencia de ojos, con individuos ciegos y despigmentados en el interior del tubo de lava, e individuos oculados y pigmentados en Los Jameos del Agua (Fig. 198 del Capítulo 3).

Adaptaciones metabólicas

Los recursos en la mayoría de los sistemas anquialinos son escasos y se distribuyen de forma irregular, obligando a las especies cavernícolas a sobrevivir largos períodos sin alimento, y a menudo con bajas concentraciones de oxígeno. Los organismos estigobios hacen frente a estos problemas mediante de modificaciones en su metabolismo. La mayoría de estas modificaciones implican la acumulación y retención de lípidos, así como la reducción del consumo energético por una supresión de la demanda de ATP (adenosina trifosfato, la fuente principal de energía química que las células utilizan en el metabolismo).

La acumulación de lípidos se observa claramente al comparar crustáceos marinos con sus parientes de ambientes anquialinos, que para una misma masa corporal almacenan un mayor porcentaje de lípidos. Estos lípidos sirven de reservas de energía, permitiendo a estos animales sobrevivir largos períodos con pocos nutrientes, además de ayudarles a mantener la flotabilidad con un menor consumo de energía (ver arriba). La reducción de la demanda de ATP se consigue sustituyendo las rutas metabólicas que implican el uso de oxígeno por vías anaeróbicas menos eficientes pero también menos costosas. Con estos cambios también se consigue reducir la demanda de oxígeno, que ya no es necesario para producir energía. Estos cambios metabólicos se

correlacionan a menudo con una reducción de tamaño y de masa corporal.

Al contrario que en otros sistemas anquialinos, el Tubo Volcánico de La Corona presenta niveles de oxígeno disuelto relativamente altos y nunca por debajo de 2,0 mg /l. Para entender el efecto de los distintos niveles de oxígeno ambiental sobre el metabolismo de las especies anquialinas, se han realizado estudios que comparan las tasas metabólicas de varias especies de La Corona con especies del mismo género de cuevas de las Bahamas, donde los niveles de oxígeno son mucho menores. El estudio mostró que, aunque tanto las especies de las Bahamas como las de Lanzarote pueden resistir temporalmente niveles bajos de oxígeno, el metabolismo basal de las especies de las Bahamas es mucho más bajo; y que estos animales consumen menos oxígeno aun cuando este no sea un factor ambiental limitante. Además, las especies de las Bahamas presentan un menor tamaño que sus congéneres de Lanzarote, lo cual indica una correlación entre la reducción de la demanda de oxígeno y la disminución de tamaño corporal. Estos hallazgos sugieren que la reducción de las tasas metabólicas observadas comúnmente en ambientes extremos (anquialinos y de otra índole) podría haber evolucionado como una respuesta al consumo de oxígeno en lugar de a la baja disponibilidad de alimentos.

-CUADRO 1 - Adaptaciones metabólicas en especies anquialinas: casos de estudio

Es difícil observar eventos de colonización cavernícola en el presente. Sin embargo, se pueden aprender muchas cosas sobre la colonización de cuevas estudiando colonizadores recientes, como el camarón de la familia Barbouriidae *Barbouria cubensis*, que vive en cuevas anquialinas de Bahamas, Cuba y Jamaica. Esta especie es capaz de vivir tanto en charcos anquialinos iluminados como en zonas profundas de cuevas, afóticas y cercanas a la anoxia, con distintos grados de adaptación morfológica entre las formas estigobias y epigeas. Por ello, *Barbouria cubensis* se ha escogido como organismo modelo para estudiar qué preadaptaciones fisiológicas son necesarias para colonizar con éxito ambientes anquialinos subterráneos. Así, se ha observado que los individuos de *Barbouria* que habitan en zonas afóticas de cuevas presentan adaptaciones metabólicas marcadas que pasan por utilizar vías anaerobias para producir energía, con un uso predominante de la glucólisis para la producción de ATP en lugar de otras rutas aeróbicas más eficientes. Estos resultados indican que algunas especies pueden presentar adaptaciones metabólicas marcadas para poder sobrevivir en ambientes subterráneos pobres en nutrientes y oxígeno disuelto. Estos hallazgos contradicen los resultados de investigaciones anteriores sobre el metabolismo del pez ciego mexicano *Astyanax fasciatus* o ciertos anfípodos cavernícolas, que no presentan ninguna diferencia en el metabolismo entre las formas epigeas e hipogeas, sugiriendo que no se requieren preadaptaciones para la colonización de cuevas en estos grupos. Estos estudios no se refieren, sin embargo, a la disponibilidad de nutrientes en las cuevas donde habitan estas especies, ni tampoco a otros parámetros del agua como el oxígeno disuelto o la temperatura, ambos con efecto sobre la tasa metabólica. Aunque los resultados de estos estudios en camarones, peces y anfípodos parecen contradictorios, en realidad solo ilustran la gran variedad de estrategias metabólicas empleadas por los animales que habitan sistemas anquialinos.



Fauna Anquialina de Lanzarote

CAPÍTULO

3

Introducción histórica

Los ecosistemas anquialinos de Lanzarote han levantado el interés de muchos científicos que, durante los últimos 125 años, han intentado comprender su funcionamiento y describir su peculiar fauna (Fig. 1).

En general, es posible distinguir tres períodos en el estudio de la fauna anquialina de Lanzarote. El primer período (1892-1940) corresponde con las visitas aisladas de investigadores europeos, centrados en la descripción de las especies más comunes de Los Jameos del Agua. El zoólogo Karl Koelbel, del Museo de Historia Natural de Viena (Austria), fue el primero en estudiar una especie de estos ecosistemas, y en 1892 describió *Munidopsis polymorpha* como parte de su monografía sobre la fauna de crustáceos de Canarias, en base a ejemplares recogidos por Oskar Simony en 1888. En este primer trabajo el investigador ya mostró su sorpresa por las adaptaciones de *Munidopsis*, así como por su similitud con especies de aguas profundas. El zoólogo Jürgen Harms de la Universidad de Marburg (Alemania) publicó en 1921 los resultados de una minuciosa descripción anatómica sobre la reducción ocular de *Munidopsis*, junto con el primer registro de la presencia en el lago del equiúrido *Bonellia viridis* y del ctenóforo *Cestum veneris*, comúnmente conocido como “cinturón de Venus”. La descripción de *M. polymorpha* fue completada en 1932 por el zoólogo William Calman del

University College de Dundee (Escocia), quien también describió el misidáceo *Heteromysoides cotti*, previamente colectado por el explorador y zoólogo británico Hugh Cott durante uno de sus viajes a Lanzarote. Todos estos trabajos fueron resumidos en una breve monografía sobre la fauna y la ecología de Los Jameos del Agua, realizada por los zoólogos Louis Fage y Théodore Monod del Museo Nacional de Historia Natural de París, quienes también registran por primera vez en los Jameos el gasterópodo *Phorcus atratus* y el anfípodo *Parhyale fasciger*, redescrito posteriormente por el biólogo holandés Jan Stock como *P. multispinosa*.

Después de veinte años sin investigaciones, a finales de los años 1960 comenzó un período muy fructífero de descubrimientos, especialmente debido a las contribuciones de los zoólogos Horst Wilkens y Jakob Parzefall de la Universidad de Hamburgo (Alemania), centrados primero en la biología y el comportamiento de varios estigobios, con especial atención a *Munidopsis polymorpha*, y posteriormente en la ecología de Los Jameos del Agua. Estos investigadores realizaron muestreos sistemáticos que dieron como resultado el descubrimiento de varias especies endémicas descritas por especialistas europeos, que incluyen el isópodo *Curassanthura canariensis*, el ostrácodo *Humphreysella wilkensi*, el copépodo harpacticóide *Neoechinophora karayutugi* y el anélido escamoso *Gesiella jameensis*. Wilkens

y Parzefall también llevaron a cabo recolectas en pozos y charcos anquialinos a lo largo de la costa de Lanzarote, donde descubrieron varias de las especies descritas con anterioridad en Los Jameos del Agua (pág. 280). Paralelamente, Jan Stock y su equipo del Museo Zoológico de Amsterdam recolectaron crustáceos subterráneos en pozos y charcos anquialinos de Lanzarote, con el descubrimiento de los copépodos *Stephos canariensis* (Calanoida) y *Boxshallia bulbantennulata* (Cyclopoida), y los anfípodos *Parhyale multispinosa* y *Bogidiella uniramosa*. Con sus hallazgos en zonas exteriores a Los Jameos, Wilkens, Parzefall y Stock proporcionaron las primeras evidencias sobre la conexión entre los diversos hábitats anquialinos de Lanzarote, mostrando la posibilidad de dispersión entre ellos a través de los hábitats creviculares.

Sin embargo, los descubrimientos más sorprendentes llegaron con la exploración submarina del Túnel de la Atlántida, siendo uno de los más destacados el hallazgo del remípedo *Morlockia ondinae* en 1983 por el equipo internacional de espeleobuceadores dirigido por Thomas M. Iliffe y formado por Sheck Exley, Clark Pitcairn, Ken Fulghum, Rob Poder, Mary Van Soeren y Dennis Williams, y descrito posteriormente en 1984 por el zoólogo Antonio García-Valdecasas del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Otros descubrimientos relevantes de estas expediciones fueron el termosbenáceo *Halosbaena fortunata*, los ostrácodos *Humphreysella phallanx* y *Eupolycope pnyx*, los copépodos misofrioides

Expansophria dimorpha, *Palpophria aestheta* y *Dimisophria cavernicola*, y el calanoide epactéris-cido *Enantronia canariensis*.

Al mismo tiempo que se realizaban estas expediciones, el zoólogo Jorge Núñez y su equipo de la Universidad de La Laguna, Tenerife, realizaron los primeros estudios de las comunidades intersticiales del rofe de Los Jameos del Agua y la Cueva de los Lagos, con el descubrimiento de los anélidos estigobios *Fauveliopsis jameoaquensis*, *Leptonerilla diatomeophaga*, *Macrochaeta* n. sp y *Mesonerilla* n. sp.

La publicación más reciente sobre la fauna de La Corona es un volumen especial que recopila los resultados de la "2008 Atlantida Cave Diving Expedition", a partir de la cual se descubre una segunda especie de remípedo, *Morlockia atlantida*, y los dos nuevos anélidos *Meganerilla cesari* y *Sphaerosyllis iliffei*. Esta expedición, liderada por el Prof. Tom Iliffe (Texas A&M) incluyó a los científicos Stefan Koeneman (Univ. Hannover), Horst Wilkens y Ulrike Strecker (Univ. Hamburg), Alejandro Martínez (Univ. La Laguna) y Rene Bishop (Pennsylvania State Univ.), así como los espeleobuceadores Terrence Tysall, Jill Heinerth y Jim Rossi. Tras la última revisión faunística y publicada a partir de esta expedición, se registra en La Corona un total de 77 especies, 32 de las cuales son exclusivas del Tubo Volcánico. La mayoría de estos registros corresponden a crustáceos (31 especies) y anélidos (25 especies), aunque con grados de endemici-dad muy diferentes en cada grupo (70% entre los crustáceos; 40% en los anélidos). Los moluscos

forman el tercer grupo en riqueza específica, siendo las 13 especies recolectadas todas marinas. El listado de especies de la cueva lo completan dos cnidarios, un ctenóforo, dos nematodos, un priapulido y un equinodermo.

Una vez publicados estos resultados, varias expediciones organizadas por la Universidad de Copenhague han seguido investigando en La Corona. Entre ellas destaca la “Primera Expedición para el estudio de la Meiofauna marina y anquialina de Lanzarote (2011)”, durante la cual se muestreó sistemáticamente los ambientes marinos y anquialinos de la isla en busca de nuevas especies, concluyendo con el registro de más de

500 nuevos táxones para la fauna de las Islas Canarias. Esta expedición, organizada por Katri-
ne Worsaae y Alejandro Martínez, incluyó a los biólogos Maikon Di Domenico (Universidad de Campinas, Brasil), Tom Artois y Toon Janssen (Universidad de Hasselt, Bélgica), Marco Curini-Galletti (Universidad de Sassari, Italia), Antonio Todaro (Universidad de Módena, Italia), Diego Fontaneto (Instituto para el Estudio de Ecosistemas, Italia), Jon Norenburg y Francesca Leasi (Smithsonian Institution, EEUU), Kirsten Kvinderbjerg y Asrin Partavian (Universidad de Copenhague); así como los buceadores Enrique Domínguez, Carola D. Jorge, Ralf Schoernermark, Luis Cañadas, Juan Valenciano y Antonio Martín (todos de las Islas Canarias).

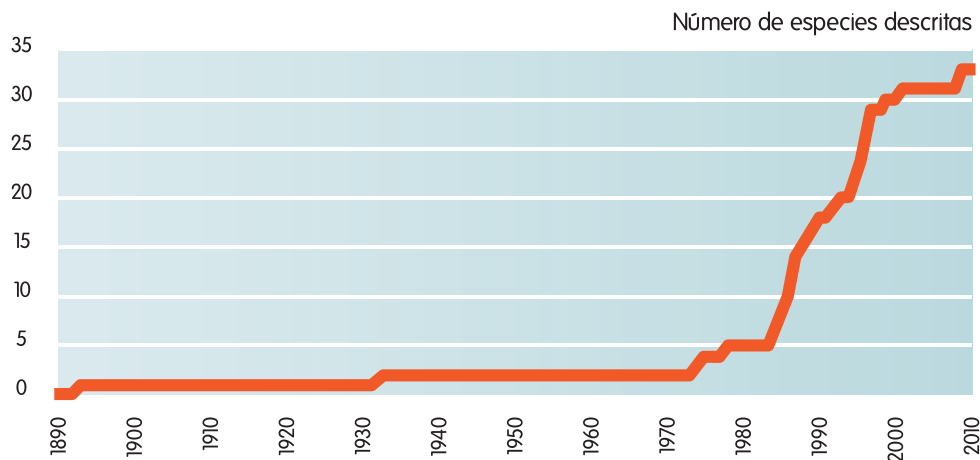


Figura 1. Número de especies endémicas descritas en La Corona desde el descubrimiento de *Munidopsis polymorpha*. El gran incremento del número de especies en los últimos 30 años corresponde con el inicio de las expediciones submarinas en la cueva.

-CUADRO 1 - Introducción a la Sistemática: ¿cómo clasificamos los organismos vivos?

Durante los últimos 300 años los zoólogos han descrito aproximadamente 1.300.000 especies de animales, agrupadas en 35-40 phyla dependiendo del sistema de clasificación utilizado. Sin embargo, se estima que este enorme número representa solamente una pequeña parte de la diversidad animal actual de la Tierra, calculada entre 10-200 millones de especies. Cuando un biólogo describe una especie nueva para la Ciencia, sigue el código de nomenclatura propuesto por el botánico sueco Carolus Linnaeus (1707-1778), de la Universidad de Uppsala. En su publicación *Systema Naturae* (1735) Linnaeus propuso asignar a cada especie un nombre compuesto de dos términos, el primero correspondiendo al género y el segundo al epíteto específico. Cada especie, además, se incluye en una serie de categorías organizadas de forma jerárquica. Así, el Reino Animal se divide en phyla, cada phylum en clases, cada clase en órdenes, cada orden en familias y cada familia en géneros, que finalmente se dividen en especies. A pesar de su antigüedad, el sistema planteado por Linnaeus aún se sigue utilizando pues no contradice los principios de la evolución darwiniana, a pesar de haber sido propuesto casi 125 años antes.

El sistema linneano se encarga de definir las reglas para nominar y agrupar especies, pero deja abierto el problema de cómo formar esos grupos. De esta tarea se encarga la Sistemática, cuyo objetivo es el establecimiento de grupos naturales basados en el criterio de ascendencia común. Estos grupos se identifican siguiendo el método cladístico, introducido por el entomólogo alemán Willi Hennig en 1950 como un método para establecer grupos naturales (clados) de organismos. El criterio para definir un clado es la presencia de caracteres compartidos en todos sus miembros, heredados de su último ancestro común, pero ausentes en otros organismos. En la práctica, los cladistas realizan análisis exhaustivos en los que definen una serie de caracteres que corresponden con características morfológicas (p. ej. "ojos") o moleculares (secuencias de ADN o proteínas) que observan en los organismos estudiados. Para cada uno de estos caracteres se define una serie de estados a partir de la variabilidad observada en las diferentes especies estudiadas (p. ej: carácter "ojos"; estados: "ausentes"/"presentes"). Una vez definidos los estados de todos los caracteres, estos se asignan a cada una de las especies estudiadas (p. ej. especie 1 - ojos: presentes). La información de los diferentes

estados de todos los caracteres para todas las especies se organiza en una matriz (Fig. 2). Esta matriz se analiza con diferentes métodos para obtener una hipótesis sobre las relaciones del grupo, que se representan en forma de un diagrama ramificado llamado "cladograma" o "árbol filogenético" (Fig. 3). Los árboles filogenéticos normalmente se obtienen utilizando diferentes algoritmos, incluidos dentro de un programa informático. Para el propósito de esta guía, lo importante es tener en cuenta que los árboles filogenéticos representan hipótesis que explican un grupo de datos, y que en ningún caso corresponden a hechos o verdades estables. Por eso, como se discutirá en diversas secciones de este libro, nuestras ideas de clasificación han cambiado con el tiempo, conforme se incorporan más observaciones (p. ej. descubrimiento de nuevas especies, reevaluación de caracteres morfológicos, obtención de nuevos datos moleculares), o se afinan los métodos de análisis disponibles (aparición de nuevos algoritmos o criterios, desarrollo de mejores ordenadores). En consecuencia, un buen sistematista debe esmerarse en conseguir más datos y producir nuevos métodos, con el objetivo de alcanzar, progresivamente, hipótesis más robustas.

Los siguientes términos acuñados por Willi Hennig se utilizan para describir los diferentes tipos de caracteres de acuerdo con la información que aporten acerca de las relaciones de un grupo (Fig. 4).

- **Plesiomorfía** (carácter ancestral) es un carácter retenido de sus ancestros por un taxón. Una plesiomorfía compartida por dos o más especies se denomina **simplesiomorfía**. La presencia de **simplesiomorfías** en varias especies no indica que estas estén relacionadas por un ancestro reciente.
- **Apomorfía** (carácter derivado) es un carácter que representa una innovación evolutiva, presente en un grupo de especies y heredado desde su último ancestro común. Si la apomorfía está presente en una única especie se conoce como **autoapomorfía** y no contiene información sobre las relaciones de esta especie con otras. Sin embargo, si la presencia de **sinapomorfías** o **apomorfías** compartidas por varias especies, indica que estas forman un clado.
- **Homoplasia** o **convergencia** se refiere a caracteres compartidos por dos o más especies, pero ausentes en su último ancestro común, habiendo evolucionado independientemente en cada una de ellas.

Finalmente, de acuerdo con las relaciones que se obtengan a partir de un árbol filogenético determinado, se pueden definir distintos tipos de grupos (Fig 5):

- **Monofilético** (monofilia) define grupos que incluyen todos los descendientes de un ancestro común, también conocidos como “grupos naturales”. Los grupos monofiléticos comparten una o más sinapomorfías, que evolucionaron en el primer miembro del clado y fueron posteriormente heredados por todos sus descendientes.
- **Parafilético** (parafilia) define grupos de especies que comparten una o más plesiomorfías. Los grupos parafiléticos pueden verse como grupos de especies que no incluyen todos los clados que, de estar incluidos, formarían un grupo monofilético.
- **Polifilético** (polifilia) define grupos de especies que comparten una o más homoplasias, o caracteres que han evolucionado convergentemente sin haber sido heredados desde el último ancestro común del grupo.

	Caracteres				
	1	2	3	4	5
a-us	0	0	0	0	0
b-us	1	1	0	0	1
c-us	1	1	1	1	2
d-us	1	1	1	1	2

Figura 2. Ejemplo de matriz de caracteres morfológicos. La fila superior etiquetada como “caracteres” representa los caracteres morfológicos observados (1-5) y seleccionados para su comparación en los diferentes taxones. La primera columna etiquetada a-us a d-us representa las diferentes especies. Los caracteres se codifican para diferentes estados dentro de la tabla (0, 1, 2). Diagrama modificado de Kirk Fitzhugh.

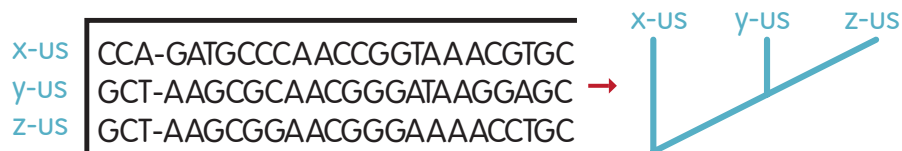


Figura 3. Comparando las secuencias de ADN (imagen de la izquierda) de las especies x-us, y-us y z-us se obtiene un árbol filogenético (imagen de la derecha) que representa una hipótesis sobre las relaciones entre esos tres taxones. Las letras en la matriz corresponden a los diferentes nucleótidos que forman el ADN (A, adenina; C, citosina, G, guanina, T, timina). Los guiones o “gaps” representan ganancias (inserciones) o pérdidas (delecciones) de nucleótidos ocurridas a lo largo de la evolución de estas especies. Imágenes modificadas de Kirk Fitzhugh.

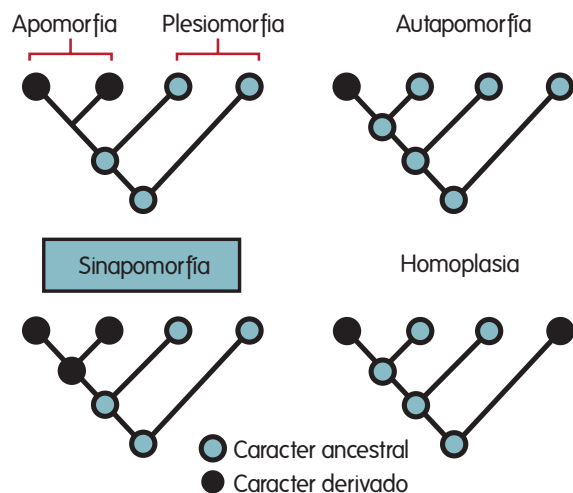


Figura 4. Resumen de los términos utilizados para cada tipo de carácter (ver texto para explicación).

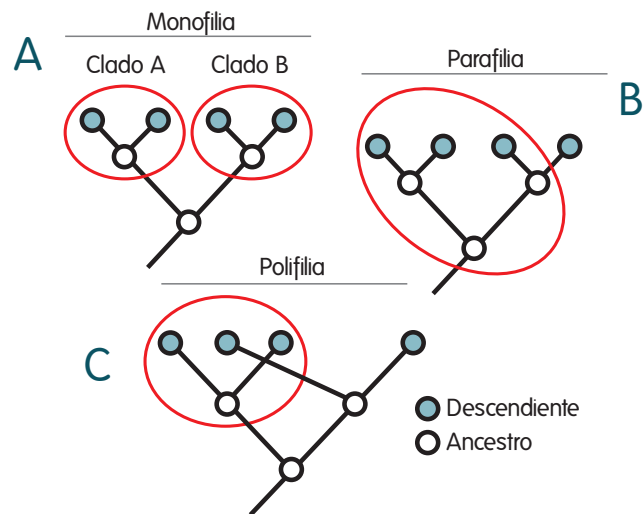


Figura 5. Los términos sobre cada clado se usan para describir los diferentes tipos de relaciones entre organismos dependiendo de sus ancestros (ver texto para explicación).

-CUADRO 2- El Árbol de la Vida Animal

El objetivo fundamental de muchos zoólogos es entender la evolución de los caracteres presentes en los diferentes grupos de animales, para esclarecer así las relaciones entre ellos. Desde el primer árbol filogenético dibujado por el zoólogo alemán Ernst Haeckel en 1866, hasta los árboles filogenéticos actuales calculados a partir de enormes conjuntos de datos analizados con la ayuda de computadoras, el objetivo principal de estos trabajos es obtener hipótesis para explicar las similitudes observadas entre diferentes grupos de animales bajo los paradigmas de la evolución darwiniana.

Aunque muchas preguntas se mantienen abiertas, estamos empezando a entender las ramas principales del Árbol de la Vida Animal, que se resumen en la Fig. 6. Todos los animales comparten un ancestro común y forman un grupo monofilético conocido como Metazoa, dividido en 36 grupos llamados phyla, que comparten la presencia de caracteres moleculares únicos (presencia de colágeno, proteína quinasa C, ciertos neurotransmisores), así como un proceso común de formación de las células gonadales (espermatozoides y óvulos).

Todos los estudios recientes encuentran un gran clado de animales, Bilateria, que agrupa a todos los animales con simetría bilateral, es decir, con una parte delantera y trasera definidas, así como una cara dorsal y otra ventral, y por lo tanto, también un lado izquierdo y otro derecho. Fuera de este clado quedan como grupos hermanos los phyla Ctenophora (como el cinturón de Venus), Porifera (esponjas), Placozoa (con el extraño *Trichoplax*) y Cnidaria (anémonas, medusas y corales).

Bilateria se divide en Acoelomorpha (Xenoturbellida, Nemertodermatida y Acoela), Deuterostomia y Protostomia. Deuterostomia incluye todos los animales en los que el blastoporo o boca del embrión se convierte en el ano del adulto, y la boca del adulto aparece de manera secundaria durante el desarrollo. Deuterostomia incluye los phyla Echinodermata, Cephalochordata, Urochordata y Craniata (que contiene a todos los vertebrados). Protostomia es más difícil de definir morfológicamente, aunque tradicionalmente incluye a los animales cuya boca embrionaria se mantiene como la boca del adulto, y además comparten un modo particular de formación del mesodermo (la tercera lámina embrionaria). Protostomia se divide en los clados Ecdysozoa, que agrupa a todos los animales que mudan su cutícula durante su vida; y Spiralia, que contiene todos los animales con segmentación espiral (un patrón de división particular de las células durante el desarrollo embrionario temprano) y se divide a su vez en Polyzoa (Briozoa, Entoprocta y Cyclophora), Trochozoa (Annelida, pág. 143; Mollusca, pág. 166; Nemertea, Brachiopoda y Phoronida) y Platyzoa (Gastrotricha, Platyhelminthes, y los llamados phyla Gnathifera que incluyen Gnathostomulida, Micrognathozoa y Rotifera).

-CUADRO 2- El Árbol de la Vida Animal

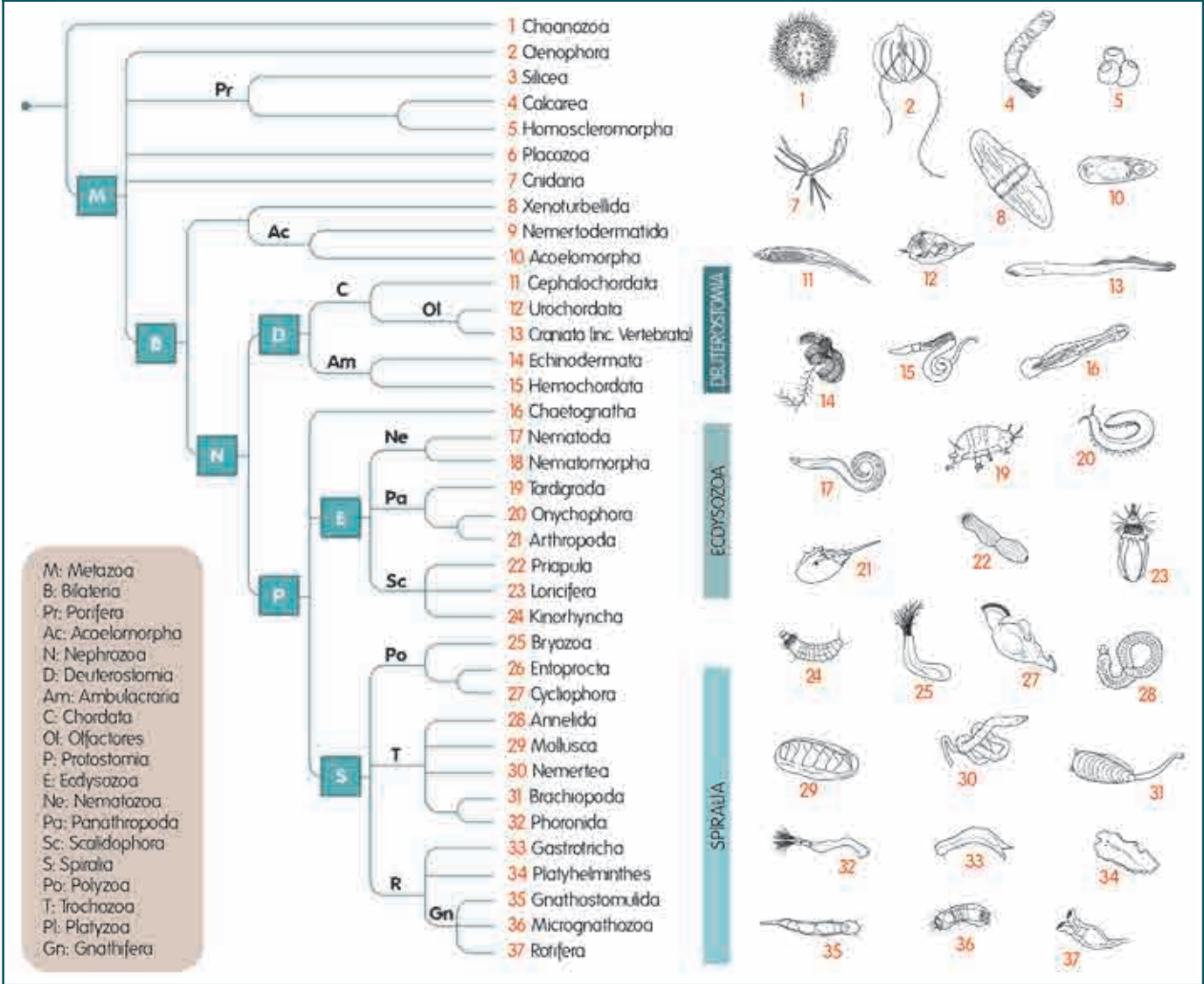


Figura 6. Resumen de las relaciones filogenéticas entre animales, compiladas a partir de todos los estudios previos (ver texto para explicación).

Estructura de las fichas

Grupo de animales

Grado de adaptación y endemidad:
Estigobio (exclusivo del ambiente subterráneo)
Endémico (exclusivo de Lanzarote)

Fotografía principal de la especie, procedente de la descripción original salvo si se indica lo contrario

Nombre científico

Rango de tamaños de la especie, familia y orden a los que pertenece

Información sobre cómo
identificar la especie,
su hábitat, biología y
afinidades filogenéticas

ANNELIDA



ESTIGOBIONTE/ENDÉMICO

***Speleobregma lanzaroteum* Berthelsen, 1986**

Tamaño: 20-30 mm **Familia:** Scolibregmatidae **Orden:** Scolecida

Identificación: Es un animal robusto, despigmentado, con el cuerpo dividido en 22 segmentos. El prostomio es triangular, carece de ojos y lleva un par de palpos laterales ciliados. Los parapodios son pequeños, y están provistos de un cirro foliado y muchas sedas capilares y geniculadas. El pigidio está provisto de dos lóbulos esféricos cubiertos de papilas adhesivas.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida, donde solo se han capturado tres ejemplares, uno en 1984 y dos en 2011.

Biología: *Speleobregma* nada remando lentamente con las sedas, al tiempo que ondula el tronco de forma característica. Además, puede adherirse a ciertas superficies con los lóbulos esféricos del pigdio (Fig. 20). Se alimenta de partículas, que colecta en la columna de agua con las corrientes producidas por los palpos ciliados (Fig. 21). La rareza de esta especie sugiere que su presencia en la columna de agua puede ser accidental, habitando normalmente en los crevices de las paredes de la cueva.

Afinidades y origen: *Scalibregmatidae* es una pequeña familia de anélidos con 57 especies. Morfológicamente, la familia ha sido colocada en el clado Scoleocia con otros anélidos excavadores y sin apéndices céfalicos. Sin embargo, análisis moleculares indican que Scoleocia es polifilético, y dejan la posición de Scalibregmatidae en debate. *Speolebregma lanzaroteum* es la especie hermana de *Axiobekuita*, un género de especies creviculares de aguas profundas y cuevas someras, todas provistas de palpos y pigdio adhesivos. Estas características contrastan con el resto de escalibregmatídeos, que presentan apéndices céfalicos reducidos y excavan en sedimentos. Análisis filogenéticos muestran que el clado *Speolebregma-Axiobekuita* es derivado dentro de Scalibregmatidae, indicando una evolución secundaria de los palpos en este grupo en relación a la colonización de ambientes creviculares. Aunque ha sido propuesto anteriormente, los análisis filogenéticos no pueden confirmar que el ancestro de *Speolebregma* colonizara los ambientes anquilinos desde aguas profundas.



DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona

Distribución del género en el mundo



Distribución de la especie en el Tubo Volcánico de La Corona. Las secciones se resaltan en rojo cuando la especie se distribuye a lo largo de todo el tubo; los puntos indican la presencia de la especie restringida a una zona particular

Distribución del género al que pertenece la especie en el mundo. *Los puntos rojos indican su presencia en cuevas; las áreas naranjas indican su área de distribución en el mar*

CNIDARIA

Conocemos más de 9.000 especies de cnidarios, incluyendo los conocidos corales, medusas y anémonas. Aunque la mayoría de las especies son marinas, también existen representantes en agua dulce. El phylum recibe su nombre por la presencia de cnidocitos, un tipo de células urticantes utilizadas para la

captura de presas. Los cnidarios presentan simetría radial, y carecen de cabeza o cerebro definidos. La organización corporal de estos animales es relativamente simple, sin verdaderos órganos, y la mayoría de las funciones vitales son realizadas por grupos de células especializadas. Muchos cnidarios presentan



Figura 7. El género *Halammohydra* consiste en especies microscópicas intersticiales. Los ejemplares encontrados en Montaña de Arena son muy similares a otros recogidos en arenas de otros lugares del mundo. La fotografía muestra un ejemplar de Bocas del Toro, Panamá.

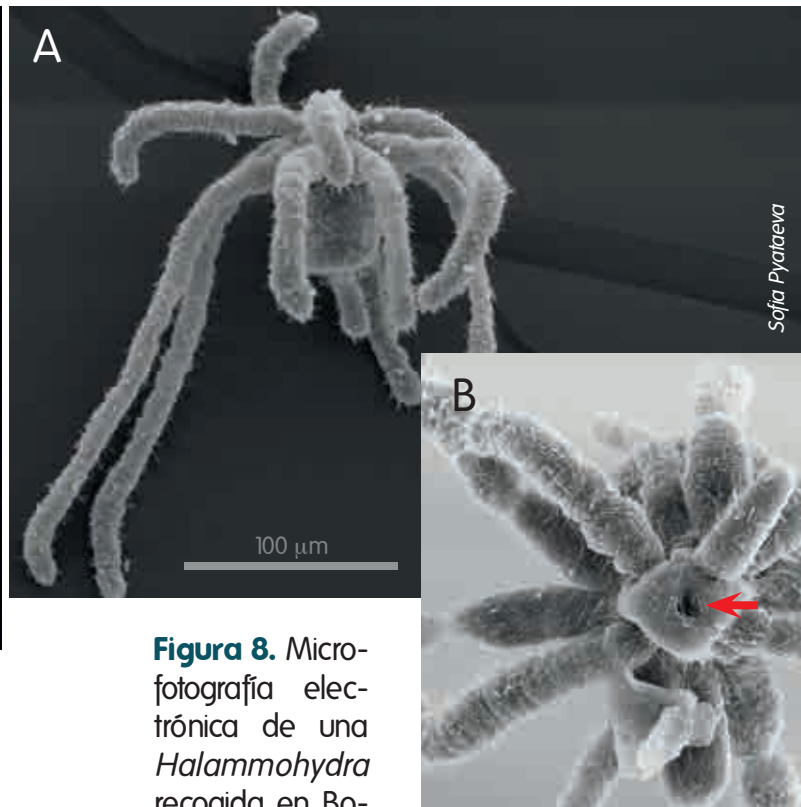


Figura 8. Microfotografía electrónica de una *Halammohydra* recogida en Bocas del Toro (Panamá), mostrando diferentes detalles anatómicos. (A) Animal completo (B) boca (flecha).



Alejandro Martínez

Figura 9. *Caryophyllia inornata* es un poblador accidental de las zonas adyacentes a Montaña de Arena. Se trata de una especie de coral solitario, común en fondos rocosos y cuevas marinas de Canarias.

un ciclo de vida complejo, con fases bentónicas sésiles (pólipos) y nadadoras (medusas).

Cnidaria es un grupo antiguo, cuyo ancestro común divergió antes del origen de los animales bilaterales con cerebro complejo. El phylum se divide en cuatro clases: Hydrozoa (hidroideos, corales de fuego y carabelas portuguesas), Scyphozoa ("verdaderas" medusas), Cubozoa (cubomesusas) y Anthozoa (anémonas de mar, corales blandos y los corales formadores de arrecifes).

Cnidarios en ambientes subterráneos y en La Corona

Los cnidarios son comunes en ambientes anquialinos, aunque principalmente están representados



Enrique Domínguez

Figura 10. *Telmatactis cricoides* fotografiada en una roca sobre Montaña de Arena, en el Túnel de la Atlántida.

por especies marinas tanto en las entradas de cuevas como en lagunas abiertas. Solo 25 especies de cnidarios se consideran estigobias, siendo una de los más interesantes *Velkovrhia enigmatica*, el único hidrozoo cavernícola de agua dulce, endémico del karst de los Balcanes.

Conocemos tres especies de cnidarios en el Tubo Volcánico de La Corona, todas marinas.

Entre los sedimentos de Montaña de Arena habita *Halammohydra* sp. (Figs. 7 y 8) una especie diminuta (0,3-1,3 mm) intersticial, clasificada en un género junto a otras diez especies presentes en sedimentos marinos de todo el mundo, incluyendo ambientes intersticiales costeros de Canarias.

En las paredes de la cueva alrededor de la Montaña de Arena aparecen pequeñas poblaciones del coral solitario *Caryophyllia inornata* (Fig. 9) así como de la anémona *Telmatactis cricoides* (Fig. 10). Am-

bas especies son comunes en cuevas marinas de Canarias, y encuentran en Montaña de Arena suficientes recursos para vivir.

NEMATODA

Se conocen más de 25.000 especies de nematodos en el mundo, aunque se estima que probablemente exista alrededor de un millón de especies por describir, incluyendo formas de vida libre, marinas o terrestres, y formas parásitas. La anatomía del grupo es relativamente simple y consiste en un cuerpo cilíndrico sin apéndices visibles, a excepción de ciertas formas parásitas e

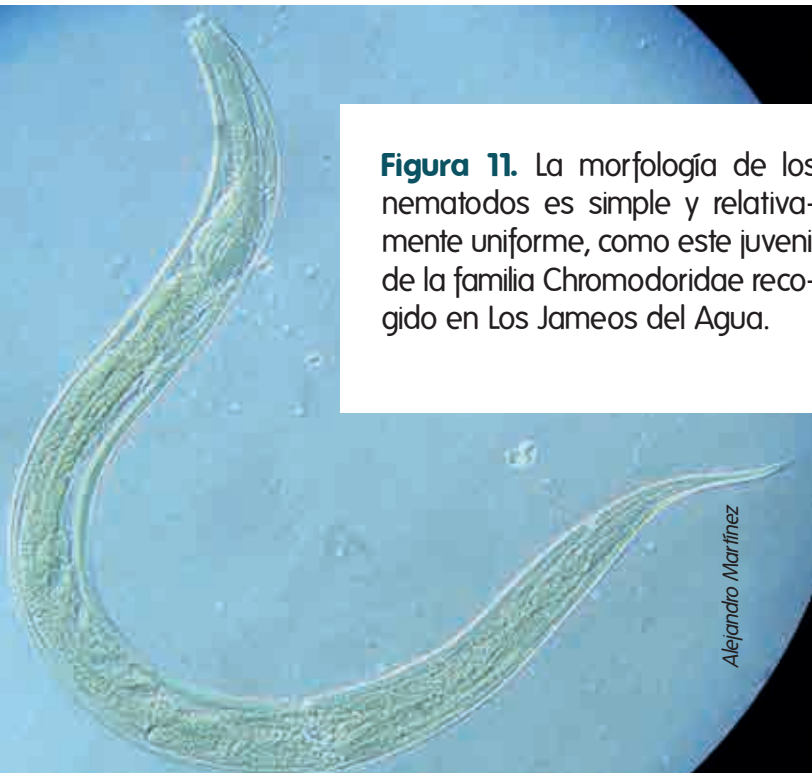


Figura 11. La morfología de los nematodos es simple y relativamente uniforme, como este juvenil de la familia Chromodoridae recogido en Los Jameos del Agua.

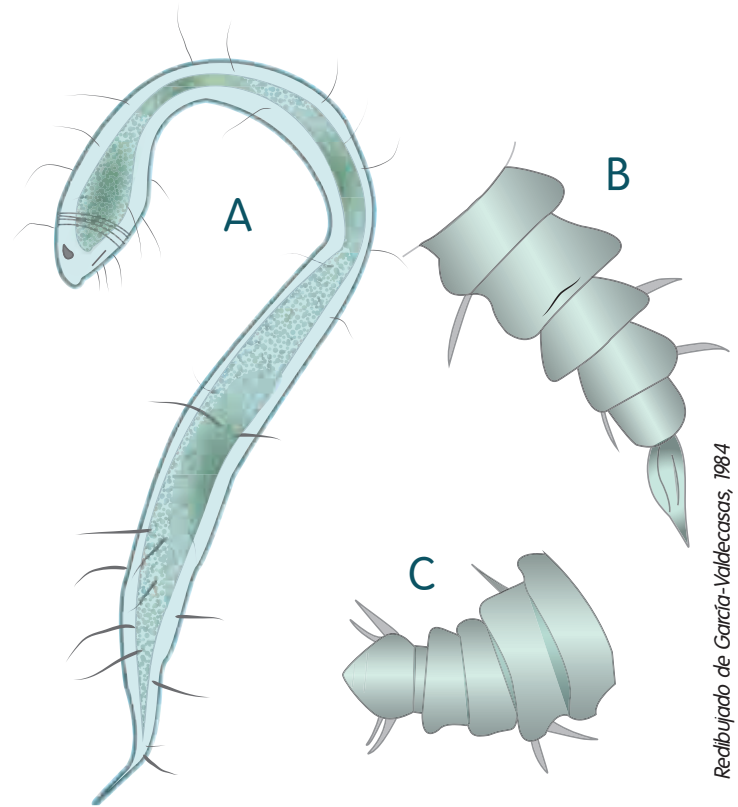


Figura 12. (A) *Draconema* y (B-C) *Quadricoma* (parte anterior y posterior) son dos géneros de nematodos marinos muy extraños en su morfología, ambos presentes en Montaña de Arena.

intersticiales, como los nematodos dragón (*Draconematidae*). Tradicionalmente los nematodos se incluían con otros animales vermiformes en el grupo de los Asquelmintos. Sin embargo, análisis moleculares indican que los nematodos son en realidad parientes de los artrópodos, junto con los nematomorfos, los priapulidos (gusanos pene), los kinorhincos (dragones de lodo) y los loricíferos, compartiendo con ellos la característica de mudar su cutícula utilizando la hormona ecdisona (Cuadro 2).

Nematodos en ambientes subterráneos y en La Corona

Aunque es común encontrarlos en cuevas anquialinas, la diversidad real de nematodos en estos ambientes se desconoce y los pocos registros existentes corresponden a especies marinas halladas cerca de entradas o en sedimentos (Fig. 11). En La Corona se han encontrado nematodos en Los Jameos del Agua y en los sedimentos de la Montaña de Arena, todos pertenecientes a géneros comunes en ambientes marinos de Canarias, como *Draconema* (Fig. 12 A), *Quadricoma* (Fig. 12 B y C), *Croconema*, *Calyptonema* y *Eurystomina*.

PRIAPULIDA

Los priapulidos, o gusanos pene, son un grupo de 18 especies exclusivas de sedimentos marinos, donde se alimentan de materia orgánica depositada. Algunas especies son relativamente grandes y excavan en el sedimento con movimientos peristálticos del cuerpo, mientras que otras son intersticiales y se arrastran a través de los espacios entre los granos de arena. El cuerpo de los priapulidos se divide en introverto y tronco. El introverto es una probóscide cubierta de dentículos y tubos adhesivos, que puede ser retraída y evertida y se utiliza para la alimentación y la locomoción. El tronco es simple y de forma cilíndrica, y a menudo termina en una cola sencilla o varios apéndices ramificados. Los priapulidos son ecdisozoos (Cuadro 2), y se agrupan con Kinorhyncha y Loricifera en Scalidophora, un

grupo caracterizado por la presencia de introverto y cerebro anular. Priapulida se divide en cinco familias: Priapulidae, Halicryptidae y Chaetostephanidae con animales grandes y excavadores; y Tubiluchidae y Meiopriapulidae, consistentes en diminutas especies meiofaunales.

Priapulidos en ambientes subterráneos y en La Corona

Los priapulidos no son comunes en cuevas anquialinas y los pocos registros conocidos corresponden a especies del género *Tubiluchus* hallados en sedimentos de cuevas en Bermuda (*T. corallicola*, en Walsingham Cave), Italia (*T. troglodytes*, Cueva del Ciolo, Salento) y las islas Canarias (ver más adelante).

En las islas Canarias, *Tubiluchus lemburgi* (Fig. 13) es una especie estigófila común en cuevas marinas, incluyendo La Corona, donde tanto adultos como juveniles habitan en los sedimentos de la Montaña

de Arena y en el picón de Los Jameos del Agua (Fig. 14). La especie se identifica por la organización de la zona genital masculina (Fig. 15).

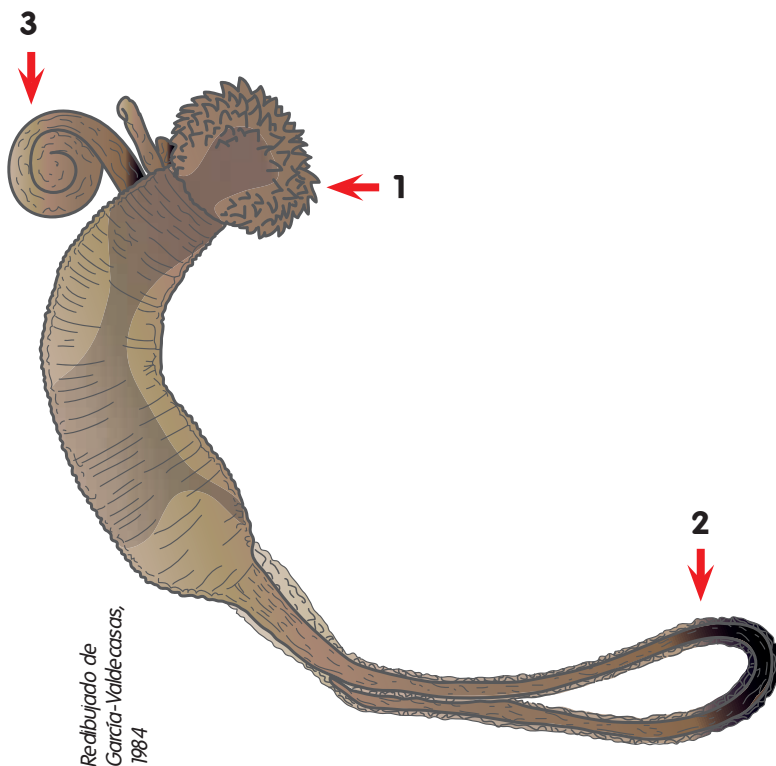


Figura 13. Representación esquemática de *Tubiluchus lemburgi* de Montaña de Arena. La estructura espinoza y redondeada de la parte anterior corresponde al introveto (1), que se utiliza para la alimentación y la locomoción; mientras que la cola de la parte posterior (2) sirve para mantener al animal adherido a los granos de arena. Parte del intestino es visible al aflorar por una rotura de la pared corporal (3). El animal completo mide aproximadamente 1 mm de longitud.

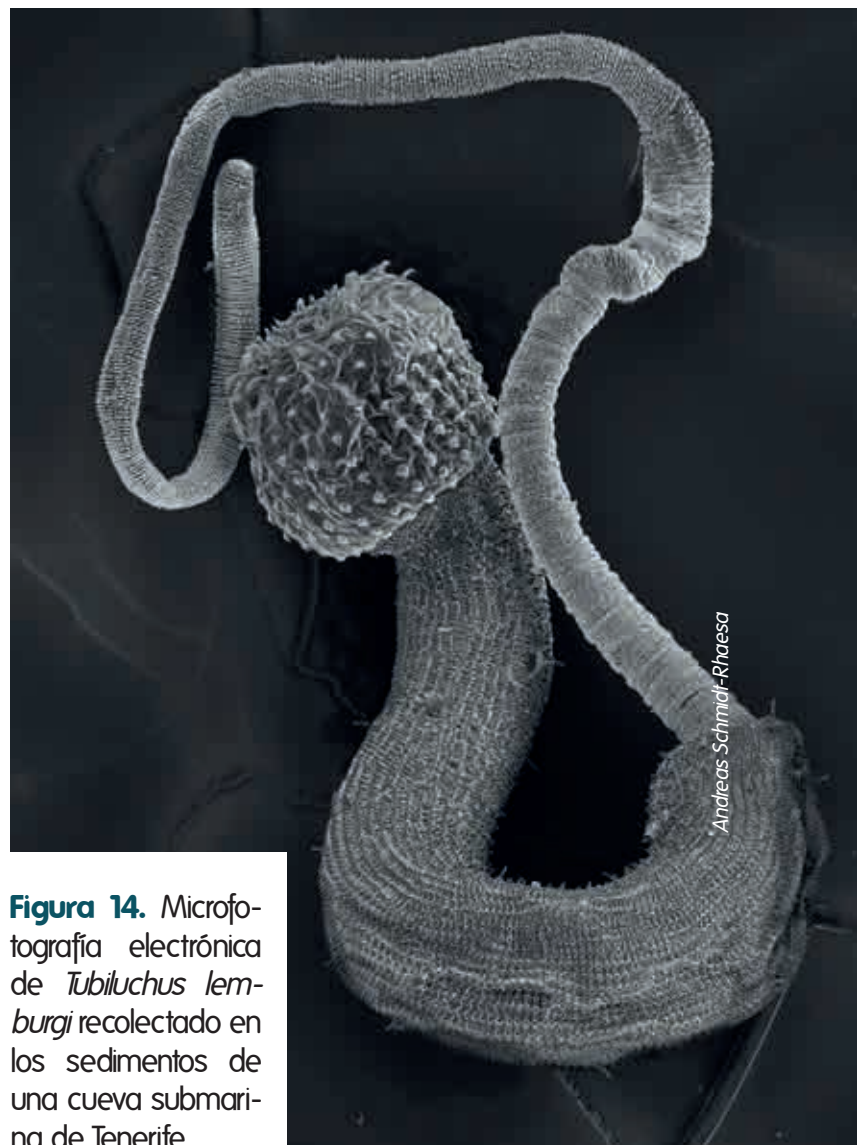


Figura 14. Microfotografía electrónica de *Tubiluchus lemburgi* recolectado en los sedimentos de una cueva submarina de Tenerife.

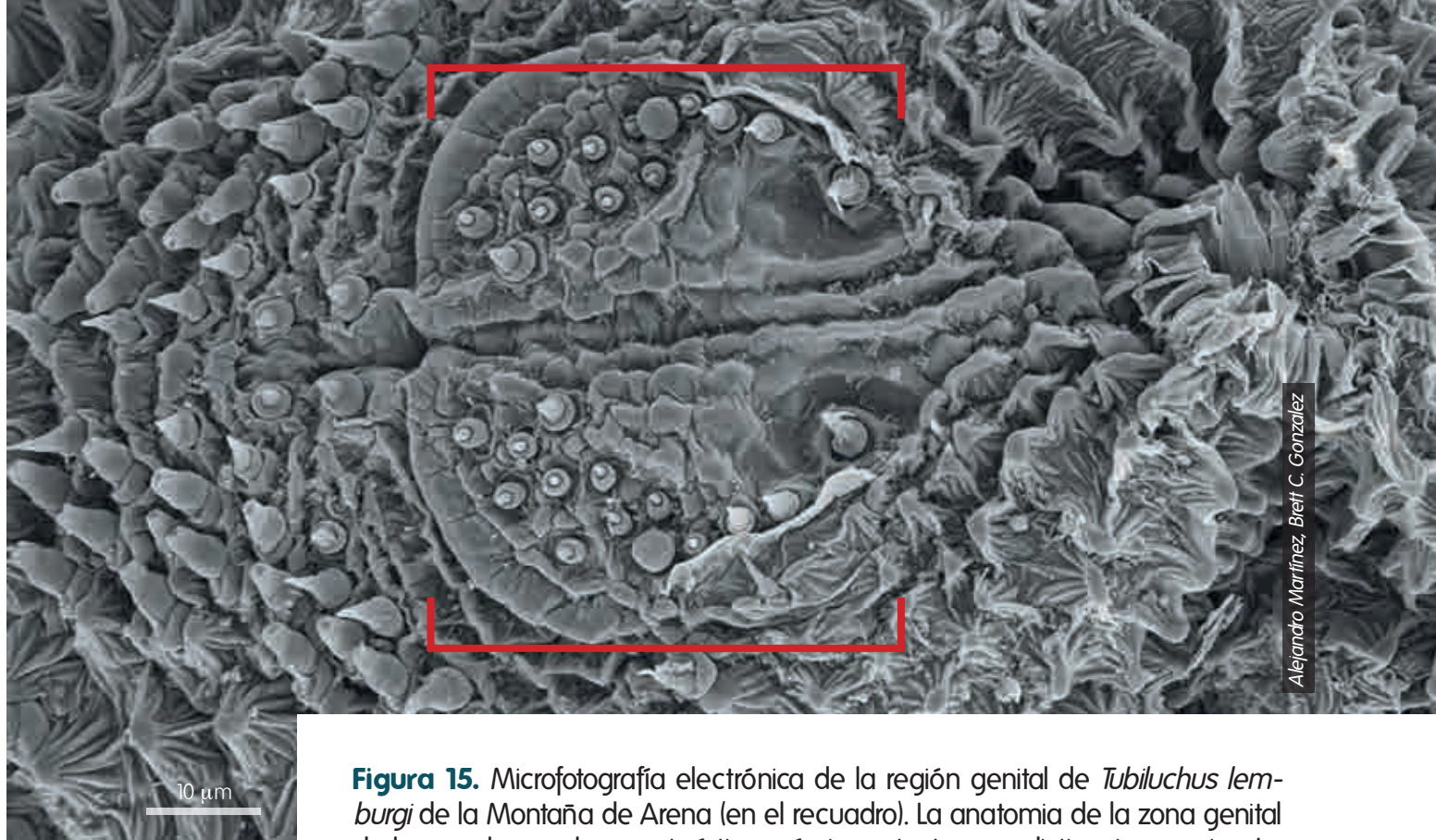


Figura 15. Microfotografía electrónica de la región genital de *Tubiluchus lem-burgi* de la Montaña de Arena (en el recuadro). La anatomía de la zona genital de los machos es la característica más importante para distinguir especies. La parte anterior del animal está orientada hacia la izquierda.

ANNELIDA

Los anélidos son un grupo muy diverso con cerca de 15.000 especies descritas. Aunque se conocen en prácticamente todos los ecosistemas de la Tierra, la mayoría de los anélidos son marinos e incluyen animales como las miñocas (Nereididae), los gusanos abanico (Sabellidae) o los gusanos de fuego (Amphinomidae). Las especies terrestres, lombrices y sanguijuelas, son menos diversas pero

también ampliamente conocidas por su uso en agricultura o medicina. En contraste, otros anélidos son muy raros y desconocidos incluso entre los especialistas, como los enigmáticos “arquianélidos”, con formas simples intersticiales no relacionadas filogenéticamente; o los mizostómidos, parásitos de equinodermos. Algunos anélidos, como los gusanos cacahuete (Sipunculida) o los gusanos cuchara

(Echiura), son tan diferentes del resto que tuvieron que emplearse análisis moleculares para poder dilucidar su posición filogenética.

Aunque la anatomía de los anélidos es muy dispar y depende del modo de vida de cada especie, la mayoría de las formas errantes tiene una cabeza bien diferenciada y definida (el prostomio) provista de palpos anteriores y un número variable de antenas. Tras la cabeza aparece el peristomio, que circunda la boca, y el tronco (metastomio) formado por una serie de segmentos repetidos provistos de un par de apéndices laterales carnosos (los parapodios o pies) equipados con varios haces de sedas quitinosas. El último segmento, o zona de proliferación, porta el ano y se conoce como pigidio, el cual suele llevar un par de cirros anales o uritos.

Tradicionalmente, los anélidos se agrupaban con los artrópodos en el clado Articulata, a partir de las similitudes morfológicas de los dos grupos. Sin embargo, análisis moleculares más recientes no apoyan la relación entre estos grupos, y sitúan a los anélidos junto a los moluscos y otros grupos en el clado Trochozoa. Las relaciones internas de Annelida están comenzando a comprenderse, aunque siguen existiendo controversias. Morfológicamente se distinguen dos clados, con Clitellata (lombrices) e Hirudinea (sanguijuelas) formando el grupo hermano de Polychaeta (poliquetos), que a su vez se dividen en varios órdenes. Sin embargo, los análisis moleculares recuperan clitelados e

hirudíneos dentro de Polychaeta, cuyas relaciones internas aun no acaban de comprenderse.

Anélidos en ambientes subterráneos

La mayoría de las 522 especies de anélidos estigobios corresponde a lombrices y sanguijuelas descritas en cuevas continentales. En ambientes anquialinos se conocen menos especies, aunque la gran cantidad de descubrimientos de los últimos años aventura una diversidad mucho mayor. La mayoría de anélidos de cuevas anquialinas vive en aguas de origen marino y se clasifica en las familias Polynoidae, Nerillidae, Spionidae, Fauveliopsidae, Nereididae, Hesionidae, Protodrilidae, Scalibregmatidae, Syllidae, Acrocciridae, Flabelligeridae, Sabellidae y Serpulidae. En aguas dulces interiores solo conocemos cinco especies: el nerílido *Troglochaetus beranecki*, de distribución cosmopolita; el serpúlido *Marifugia cavatica*, de los Balcanes; y tres especies del género *Namanereis*, de cuevas de Canarias (Fuerteventura y Gran Canaria) y el Caribe.

Anélidos en La Corona

Se conocen 25 especies de anélidos en La Corona. La mayoría de estas especies es marina y habita Los Jameos del Agua o Montaña de Arena, donde aprovecha los abundantes recursos tróficos. Las 11 especies de anélidos estigobios se encuentran en las zonas afóticas de la cueva, mayoritariamente en la columna de agua, con algunas especies que colonizan el picón.

Gesiella jameensis* (Hartmann-Schröder, 1974)*Tamaño:** 10-40 mm **Familia:** Polynoidae **Orden:** Aphroditiformia

Identificación: *Gesiella* es el único anélido escamoso despigmentado y sin ojos de La Corona. Se identifica por la presencia de nueve pares de escamas transparentes (élitros) sobre el dorso, que alternan con largos cirros sensoriales. La cabeza lleva tres pares de antenas y dos largos palpos (Figs. 16 y 18). Los parapodios llevan, a partir del octavo segmento, un órgano en maza ciliado exclusivo de la especie.

Hábitat: Exclusivo de la columna de agua y crevículas de todo el tubo de La Corona. Ejemplares juveniles pueden encontrarse en el picón o cerca de Montaña de Arena.

Biología: *Gesiella jameensis* es una de las especies más comunes de La Corona, y es fácil ver varios ejemplares en una sola inmersión. Aunque no hay estudios detallados, parece que *G. jameensis* es una especie carroñera y predadora de pequeños crustáceos y anélidos. La mayoría de los individuos se observa flotando en la columna de agua de la cueva (Fig. 17), donde mantienen la posición con los parapodios y cirros extendidos, probablemente con la ayuda del órgano en maza, que además puede tener funciones en la respiración y la reproducción. Para desplazarse distancias más largas o escapar de los predadores, *Gesiella* es capaz de nadar remando con los parapodios mientras ondula el tronco. Tampoco es raro encontrar ejemplares sobre las rocas del fondo, o parcialmente ocultos en los crevículos de las rocas (Fig. 16).

Afinidades y origen: Polynoidae es una familia muy diversa de anélidos con 1.200 especies, clasificadas en varias subfamilias y géneros, y ampliamente distribuida en todos los hábitats oceánicos, desde zonas intermareales a profundidades batiales. *Gesiella* es el grupo hermano de *Pelagomacellicephala*, que consiste enteramente en estigobios de cuevas anquialinas de Bahamas. Ambos géneros están relacionados con grupos de aguas profundas, sugiriendo que el ancestro común de *Gesiella* y *Pelagomacellicephala* colonizó sistemas anquialinos desde aguas profundas, posiblemente a través de hábitats creviculares en el fondo marino. La diversificación posterior del linaje pudo ocurrir por vicarianza relacionada con la apertura del Océano Atlántico, o por dispersión a través de hábitats creviculares en aguas profundas.

DISTRIBUCIÓN**Distribución de la especie en La Corona****Distribución del género en el mundo**

Juan Valenciano

Figura 16. *Gesiella jameensis* reposando sobre una roca cerca de la entrada al Túnel de la Atlántida. Los parápodos y las sedas ayudan al animal a desplazarse. Las escamas transparentes cubren el frágil cuerpo del animal y son visibles sobre el dorso.





Figura 17. *Gesiella jameensis* fotografiada en la columna de agua del Túnel de la Atlántida. Los largos cirros proyectados a los lados del cuerpo son sensoriales y ayudan a mantener la flotabilidad del animal en la columna de agua.

Juan Valenciano



Figura 18. Región anterior de *Gesiella jameensis*.

Brett C. González



Fauveliopsis jameoaquensis Núñez, 1997

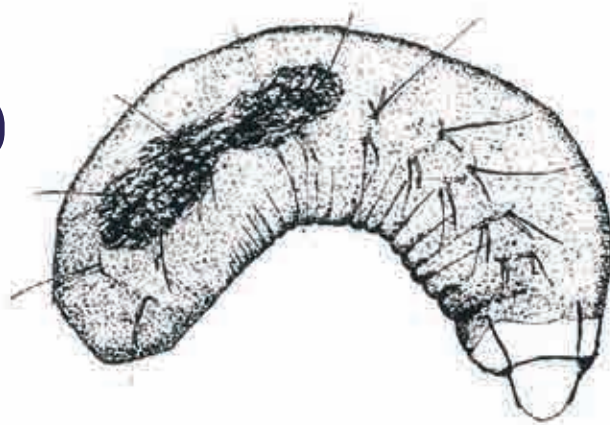
Tamaño: 0,5-1 mm **Familia:** Fauveliopsidae **Orden:** Terebellida

Identificación: *Fauveliopsis jameoaquensis* es un pequeño anélido de cuerpo cilíndrico y pardo, dividido en 10 segmentos. Cada segmento está equipado con un par de parapodios reducidos con una seda capilar fina y una acicular gruesa en cada rama. La cabeza está apenas diferenciada y puede ser retraída en los primeros segmentos (Fig. 19).

Hábitat: Parches de picón y depósitos fecales de *Bonellia viridis* en Los Jameos del Agua, así como los sedimentos de Montaña de Arena en el Túnel de la Atlántida.

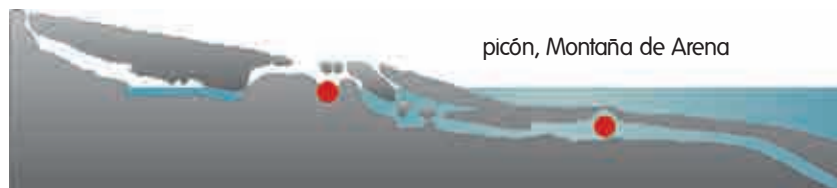
Biología: *Fauveliopsis jameoaquensis* es sedentario y se mueve lentamente en el sedimento con movimientos musculares del tronco y de la probóscide, con la que además recoge materia orgánica depositada. Se desconocen los detalles sobre la reproducción de esta especie, aunque presenta sexos separados y las hembras solo portan 1-2 oocitos en los segmentos posteriores del cuerpo.

Afinidades y origen: Fauveliopsidae es una familia de anélidos poco conocida, con dos géneros y 12 especies descritas. La mayoría de las especies habita en lodo o conchas de moluscos en aguas frías o a grandes profundidades. Fauveliopsidae se relaciona con el clado Cirratuliformia, junto a Acrocirridae (pag. 159), Flabelligeridae y Cirratulidae, aunque esta posición no ha sido aún confirmada con análisis moleculares. *Fauveliopsis jameoaquensis* es el único fauveliopsido estigobio descrito, además de la especie más pequeña de la familia. Sin embargo, se conocen dos especies similares no descritas en sedimentos finos de cuevas anquialinas de Yucatán (México) y Mallorca (España). Aunque aún no ha sido comprobada filogenéticamente, la abundancia de fauveliopsidos en aguas profundas sugiere que el ancestro de este grupo pudo haber colonizado cuevas anquialinas desde aguas profundas.



DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Alejandro Martínez

Figura 19. Microfotografía electrónica de *Fauveliopsis jameoaquensis*, un anélido intersticial típico del picón de Los Jameos del Agua. El animal de la fotografía mide cerca de 1 mm.



Speleobregma lanzaroteum Berthelsen, 1986

Tamaño: 20-30 mm **Familia:** Scalibregmatidae **Orden:** Scolecida

Identificación: *Speleobregma lanzaroteum* es un animal robusto, despigmentado y con el cuerpo dividido en 22 segmentos. El prostomio es triangular, carece de ojos y lleva un par de palpos laterales ciliados. Los parapodios son pequeños, y están provistos de un cirro foliado y muchas sedas capilares y geniculadas. El pigidio está provisto de dos lóbulos esféricos cubiertos de papilas adhesivas.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida, donde solo se han capturado tres ejemplares, uno en 1984 y dos en 2011.

Biología: *Speleobregma* nada remando lentamente con las sedas, al tiempo que ondula el tronco de forma característica. Además, puede adherirse a ciertas superficies con los lóbulos esféricos del pigidio (Fig. 20). Se alimenta de partículas, que colecta en la columna de agua con las corrientes producidas por los palpos ciliados (Fig. 21). La rareza de esta especie sugiere que su presencia en la columna de agua puede ser accidental, habitando normalmente en los crevículos de las paredes de la cueva.

Afinidades y origen: Scalibregmatidae es una pequeña familia de anélidos con 57 especies. Morfológicamente, la familia ha sido colocada en el clado Scolecida con otros anélidos excavadores y sin apéndices cefálicos. Sin embargo, análisis moleculares indican que Scolecida es polifilético, y dejan la posición de Scalibregmatidae en debate. *Speleobregma lanzaroteum* es la especie hermana de *Axiokebuita*, un género de especies creviculares de aguas profundas y cuevas someras, todas provistas de palpos y pigidio adhesivos. Estas características contrastan con el resto de escalibregmátidos, que presentan apéndices cefálicos reducidos y excavan en sedimentos. Análisis filogenéticos muestran que el clado *Speleobregma-Axiokebuita* es derivado dentro de Scalibregmatidae, indicando una evolución secundaria de los palpos en este grupo en relación a la colonización de ambientes creviculares. Aunque ha sido propuesto anteriormente, los análisis filogenéticos no pueden confirmar que el ancestro de *Speleobregma* colonizara los ambientes anquialinos desde aguas profundas.



Alejandro Martínez

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo

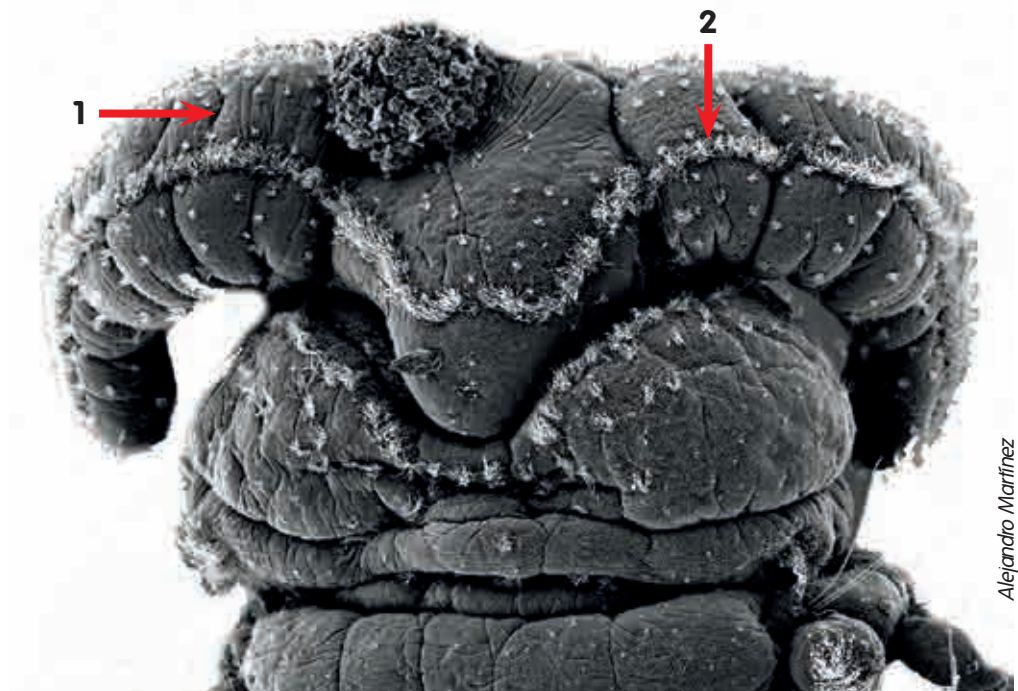




Alejandro Martínez

Figura 20. Pigidio (extremo posterior) de *Speleobregma lanzaroteum*. Las estructuras redondeadas cubiertas de papilas adhesivas probablemente ayuden al animal a sujetarse a las rocas en los hábitats creviculares en que vive.

Figura 21. Microfotografía electrónica de la cabeza de *Speleobregma lanzaroteum* del Túnel de la Atlántida, mostrando los gruesos palpos (1). Las bandas brillantes a lo largo de los palpos (2) están formadas por cilios y son utilizadas para producir corrientes de agua con el fin de atraer partículas hacia la boca.



Alejandro Martínez



Bonellia viridis (Rolando, 1921)

Tamaño: hembras 50 mm; machos 1-3 mm **Familia:** Bonellidae **Orden:** Echiura

Identificación: Las hembras de *Bonellia viridis* se reconocen por su tronco con forma de cuchara, relativamente grande, de color verde brillante y provisto de una probóscide bilobulada, varias veces más larga que el resto del cuerpo. Los machos son minúsculos, totalmente ciliados y viven dentro de las hembras.

Hábitat: Crevículos de las zonas iluminadas de Los Jameos del Agua y el Túnel de la Atlántida. *Bonellia viridis* es común en Islas Canarias, especialmente en cuevas marinas.

Biología: *Bonellia viridis* es uno de los equiúridos mejor conocidos. Se alimenta de materia orgánica que recoge con la probóscide mientras mantiene el cuerpo oculto entre crevículos. Las bandas ciliadas y las glándulas mucosas de la probóscide colaboran en la captura del alimento, que es transportado a la boca con movimientos ciliares. *Bonellia* puede ingerir grandes cantidades de materia orgánica al día y producir grandes cantidades de excrementos (Fig. 22). En Los Jameos, estos excrementos se acumulan en el lago con importantes consecuencias ecológicas (pág. 252, Capítulo 4). *Bonellia* presenta un dimorfismo sexual extremo, con hembras grandes y machos reducidos a diminutos paquetes de esperma, que viven en grupos de un máximo de 20 individuos dentro de las hembras. El sexo de cada individuo depende del lugar de asentamiento de la larva: si ésta se asienta sobre una hembra, se desarrolla como un macho; mientras que si se asienta directamente sobre el sustrato, da lugar a una hembra.

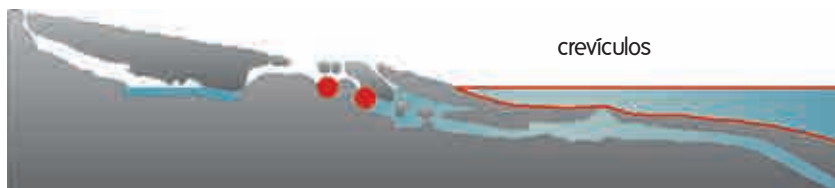
Afinidades y origen: *Bonellia* pertenece a Echiura, un grupo de anélidos con aproximadamente 140 especies en todos los océanos del mundo, siendo más comunes en zonas tropicales y subtropicales. La posición de Echiura en Annelida ha sido debatida debido a la particular anatomía del grupo, muy diferente de otros anélidos. Sin embargo, análisis moleculares indican inequívocamente que los equiúridos son anélidos, probablemente emparentados con las lombrices de tierra.



Juan Valenciano

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución de la especie en el mundo





Jorge Núñez

Figura 22. *Bonellia viridis* reposando entre sus excrementos (material pulverulento blanquecino), acumulados en el fondo de Los Jameos del Agua. Este animal mide aproximadamente 50 mm.



Prionospio n. sp. en Martínez *et al.* sin publicar

Tamaño: 50-60 mm **Familia:** Spionidae **Orden:** Spionida

Identificación: Esta especie, aún no descrita, se caracteriza por su cuerpo largo, amarillento y cilíndrico, con parapodios cortos provistos de lóbulos foliados. La cabeza carece de ojos, y porta un par de largos palpos (Figs. 23 A y B). El pigidio tiene tres lóbulos, dos laterales foliados y uno medio triangular (Fig. 24).

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida, de donde se conoce por solo cuatro ejemplares.

Biología: *Prionospio* n. sp. es una especie descubierta recientemente y relativamente rara, por lo que desconocemos la mayoría de detalles de su biología. Probablemente se trate de un animal suspensívoro que colecta materia orgánica y bacterias con sus palpos ciliados. En la columna de agua *Prionospio* n. sp. nada de una forma muy característica, formando bucles con la mitad anterior del cuerpo mientras arrastra la cola tras de sí (Fig. 25). El hecho de que sea raro en la columna de agua y que este comportamiento se asemeje a la maniobra de escape de otros espionidos, sugiere que esta especie podría habitar en los crevículos de las paredes de la cueva, y salir a la columna de agua debido a las perturbaciones producidas por los buceadores.

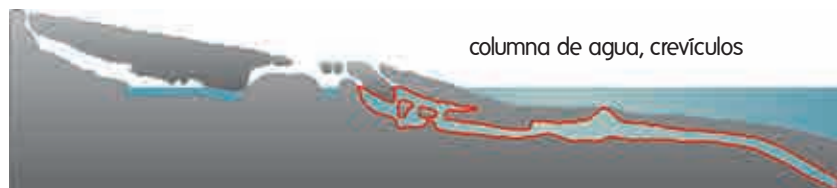
Afinidades y origen: *Prionospio* n. sp. pertenece a la familia Spionidae, con más de 1.000 especies descritas en todos los ambientes marinos del mundo. Se conocen otras cuatro especies de *Prionospio* estigobias en cuevas anquialinas de Australia Occidental, Christmas, Bahamas y Yucatán (México), con sinapomorfías claras (características únicas del grupo, heredadas de su último ancestro común), muy diferentes a los caracteres presentes en sus parientes marinos.



Alejandro Martínez

DISTRIBUCIÓN

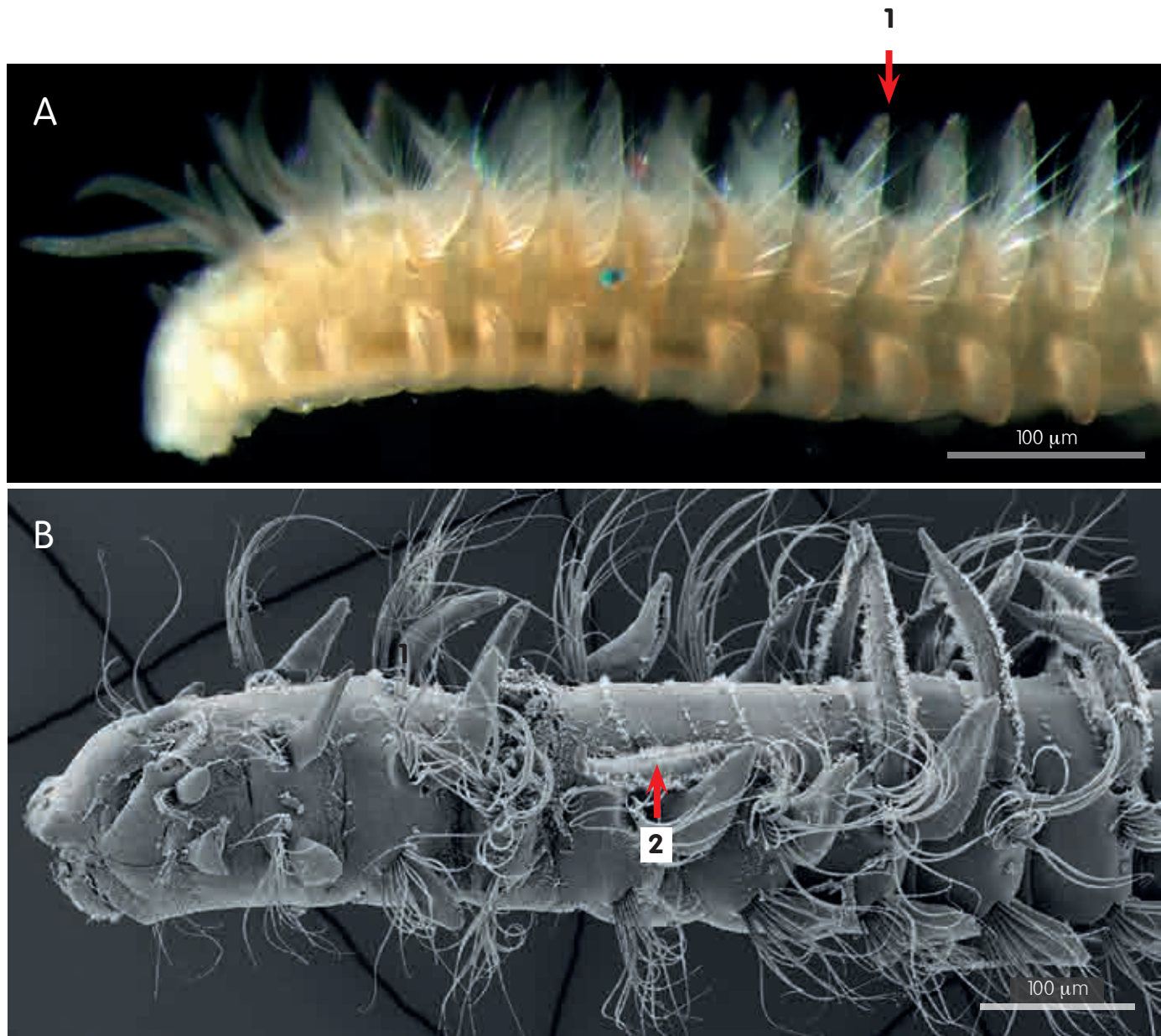
Distribución de la especie en La Corona



columna de agua, crevículos

Distribución del género en el mundo





Alejandro Martínez

Figura 23. *Prionospio* n. sp. del Túnel de la Atlántida; detalles de la cabeza bajo (A) microscopía óptica y (B) electrónica de barrido. Los palpos no aparecen en la fotografía. Los lóbulos foliados de los parapodios (1) y las branquias ciliadas (2) son visibles sobre el dorso del animal.



Figura 24. Detalle de extremo posterior del cuerpo de *Prionospio* n. sp. bajo microscopía óptica.

Figura 25. *Prionospio* n. sp. nada produciendo bucles con el cuerpo, como muestran estas imágenes tomadas en un acuario.



Megadrilus pelagicus* Martínez, Kvindebjerg, Iiffe y Worsaae, 2016*Tamaño:** 1-2 mm **Familia:** Protodrilidae **Orden:** Protodrilida

Identificación: *Megadrilus pelagicus* es fácil de identificar por su cuerpo largo, despigmentado y sin apéndices, a excepción de un par de largos palpos cefálicos. Los primeros segmentos son cilíndricos, comprimiéndose progresivamente hacia el pigidio. El cuerpo además porta una estructura ciliada dorsal similar a una aleta, única de esta especie. El pigidio presenta tres lóbulos, dos laterales foliados provistos con glándulas adhesivos, y uno dorsal triangular.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida y la Cueva de los Lagos.

Biología: *Megadrilus pelagicus* es el único protodrílido suspensívoro pelágico descrito, que recolecta partículas en la columna de agua de la cueva mientras flota con la cabeza hacia abajo (Fig. 26 A). Las partículas son interceptadas por los palpos, después de ser atraídas por corrientes de agua generadas por la acción de varias bandas ciliares (Fig. 26 B) que también actúan estabilizando al animal. En situaciones de estrés o cuando es molestado por los buceadores, *Megadrilus pelagicus* nada con movimientos ondulatorios del cuerpo durante cortos periodos de tiempo como maniobra de escape. Los sexos están separados, y la fertilización ocurre probablemente dentro del cuerpo de la hembra tras recoger un espermátóforo (paquete de espermia) producido por el macho.

Afinidades y origen: Protodrilidae es una de las familias más diversas de anélidos intersticiales con 34 especies descritas de sedimentos marinos de todo el mundo. El género *Megadrilus* consiste en seis especies marinas, conocidas de fondos someros de grava y arena gruesa de Australia, el Caribe, Canarias, Mediterráneo, Norte de Europa y Brasil. Análisis filogenéticos muestran que *M. pelagicus* de Lanzarote es derivado dentro del género, indicando que los ancestros de esta especie probablemente colonizaron La Corona a partir de ambientes someros intersticiales.

DISTRIBUCIÓN**Distribución de la especie en La Corona****Distribución del género en el mundo**



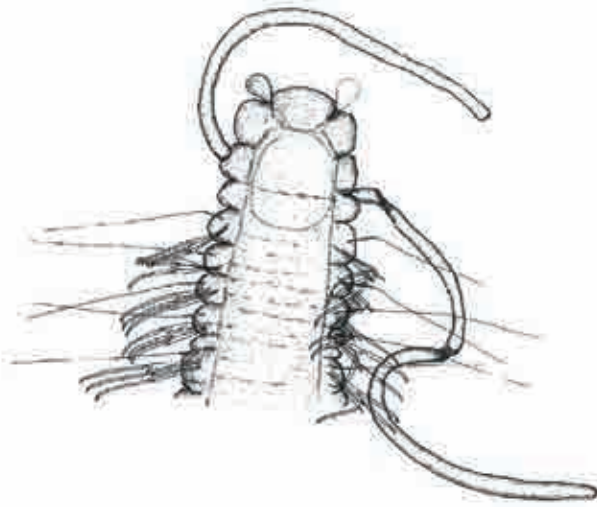
Alejandro Martínez

Figura 26. (A) *Megadrilus pelagicus* alimentándose en la columna de agua (B) Micrografía electrónica de la cabeza mostrando los largos palpos ciliados.



Macrochaeta n. sp. en Núñez *et al.* 1997

Tamaño: 1,5-2 mm **Familia:** Acrocirridae **Orden:** Terebellida



Identificación: *Macrochaeta* n. sp. es un pequeño anélido de cuerpo estilizado y cubierto de pequeñas papilas. La cabeza lleva un par de palpos cortos y cuatro pares de branquias cirriformes. El tronco tiene parapodios pequeños con varias sedas capilares dorsales y tres sedas ventrales compuestas falciformes de gran tamaño.

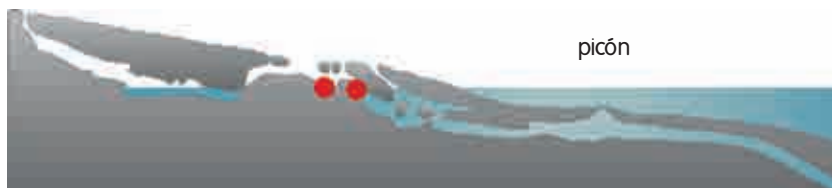
Hábitat: Picón de Los Jameos del Agua y la entrada del Túnel de la Atlántida.

Biología: Los detalles de la biología de *Macrochaeta* n. sp. son desconocidos, pues esta especie solo ha sido descrita parcialmente a partir de pocos individuos. Se desplaza entre los granos de picón con movimientos musculares del tronco y los parapodios, mientras se alimenta de detritus, diatomeas y bacterias depositadas en el picón.

Afinidades y origen: *Macrochaeta* consta de 13 especies descritas, principalmente intersticiales en sedimentos marinos, con varios registros en cuevas marinas de Tenerife. Solo se conoce otra especie estigobia, actualmente en descripción, endémica de los cenotes de Yucatán, México.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





NERILLIDAE

Tamaño: 1-1,5 mm **Familia:** Nerillidae **Orden:** Orbiniida.

Identificación: Todos los nerílidos de La Corona son de pequeño tamaño y tienen el cuerpo dividido en 8-9 segmentos. La cabeza es redondeada y lleva un par de palpos (en forma de maza en *Leptonerilla* y *Mesonerilla*, largos y cilíndricos en *Megamerilla*, o filiformes en *Longipalpa*) y tres antenas (excepto *Megamerilla* que carece de ellas). Cada segmento del tronco lleva dos haces de sedas, con un cirro simple entre ellas, excepto *Leptonerilla* que lleva dos cirros. Las sedas son compuestas en todas las especies excepto en *Megamerilla*. El pigidio lleva un par de cirros excepto en *Longipalpa*, que posee dos lóbulos ciliados usados para nadar.

Biología: Casi todos los nerílidos son intersticiales de sedimentos marinos, alimentándose de materia orgánica, bacterias y microalgas depositadas entre los granos de arena mientras se desplazan con movimientos de los cilios situados a lo largo del eje longitudinal del cuerpo. Además pueden nadar con contracciones musculares durante corto tiempo, generalmente como maniobra de escape. Respecto a la reproducción, *Mesonerilla* tiene desarrollo directo y las hembras de muchas especies incuban las crías sobre los segmentos posteriores del cuerpo. *Megamerilla cesari* probablemente produce larvas de vida corta, mientras que el desarrollo de *Leptonerilla* y *Longipalpa* se desconoce. Excepto *Mesonerilla armoricana* y las especies de *Longipalpa*, todos los nerílidos presentan sexos separados. *Longipalpa* es el único género pelágico que nada en la columna de agua con bandas ciliadas especiales y lóbulos en el pigidio, mientras recoge partículas de alimento con sus largos palpos ciliados.

ESTIGÓFILO / NO ENDÉMICO

Mesonerilla armoricana Swedmark, 1959

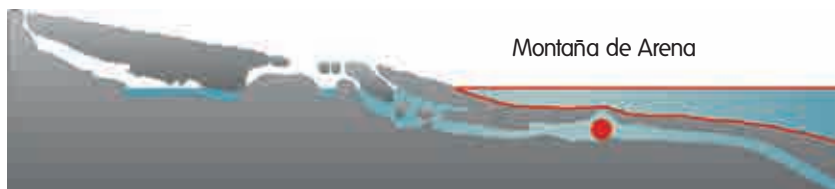
Comentarios: Conocida de sedimentos de Montaña de Arena, la especie es común en sedimentos costeros de Europa y Canarias.



Alejandro Martínez

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Alejandro Martínez

Mesonerilla n. sp. 1 in Worsaae, Martínez y Núñez, 2009

Comentarios: Endémica de La Corona, donde coloniza los parches de picón y los sedimentos de Montaña de Arena. Los ancestros de la especie probablemente colonizaron la cueva desde ambientes intersticiales someros.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



Mesonerilla n. sp. 2 in Worsaae, Martínez y Núñez, 2009

Comentarios: Solo conocida de los sedimentos de Montaña de Arena.



Alejandro Martínez

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Mesonerilla n. sp. 3 in Worsaae, Martínez y Núñez, 2009

Comentarios: Solo conocida de los sedimentos de Montaña de Arena.



Alejandro Martínez

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Montaña de Arena

Distribución del género en el mundo



Meganerilla cesari Worsaae, Martínez y Núñez, 2009

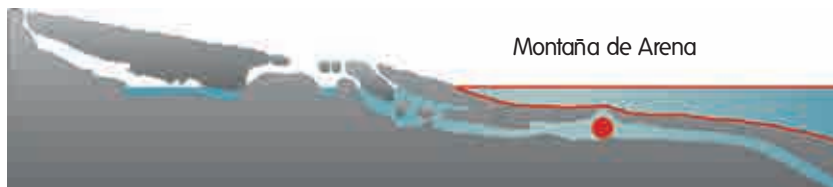
Comentarios: Descrita de los sedimentos de Montaña de Arena, ha sido recogida posteriormente en ambientes intertidales marinos de Gran Canaria. Recibió su nombre en honor al artista lanzaroteño César Manrique.



Alejandro Martínez

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Montaña de Arena

Distribución del género en el mundo

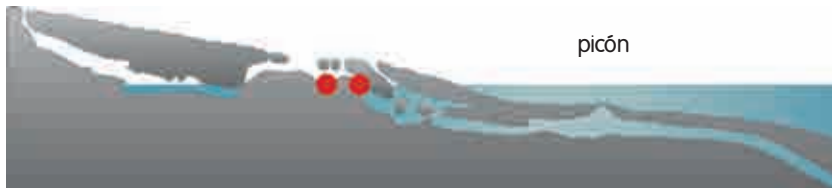




Alejandro Martínez

***Leptonerilla diatomeophaga* (Núñez, 1997)**

Comentarios: Especie estigófila, presente en los parches de picón y diatomeas de Los Jameos del Agua y el Túnel de la Atlántida, así como en grava de cuevas en Tenerife. El género cuenta con varias especies, muchas de ellas conocidas de cuevas de Cerdeña, Mallorca, Bermuda y Bahamas. El género es el grupo hermano de *Mesonerilla neridae*, de fumarolas hidrotermales del Pacífico.

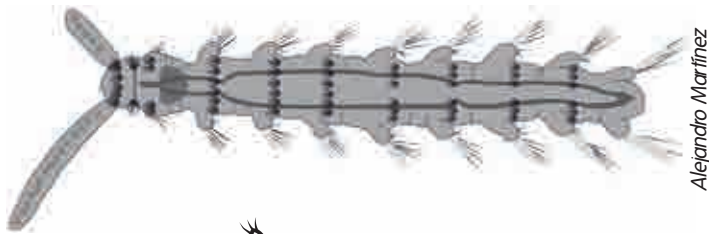
DISTRIBUCIÓN**Distribución de la especie en La Corona****Distribución del género en el mundo****ESTIGOBIO / ENDÉMICO*****Longipalpa* n. sp.**

Comentarios: Especie exclusiva de la columna de agua de la cueva. *Longipalpa* consta exclusivamente de especies estigobias con representantes en Bermuda, Bahamas, Cuba y Yucatán. El origen del grupo se desconoce, así como los mecanismos por los cuales estos microscópicos animales presentan estos patrones de distribución disjunta. Mientras que algunos autores proponen un evento de colonización antiguo, relacionado con procesos vicariantes posteriores a la apertura del Atlántico, otros sugieren una colonización más moderna seguida de dispersión, tal vez a través de medios creviculares.



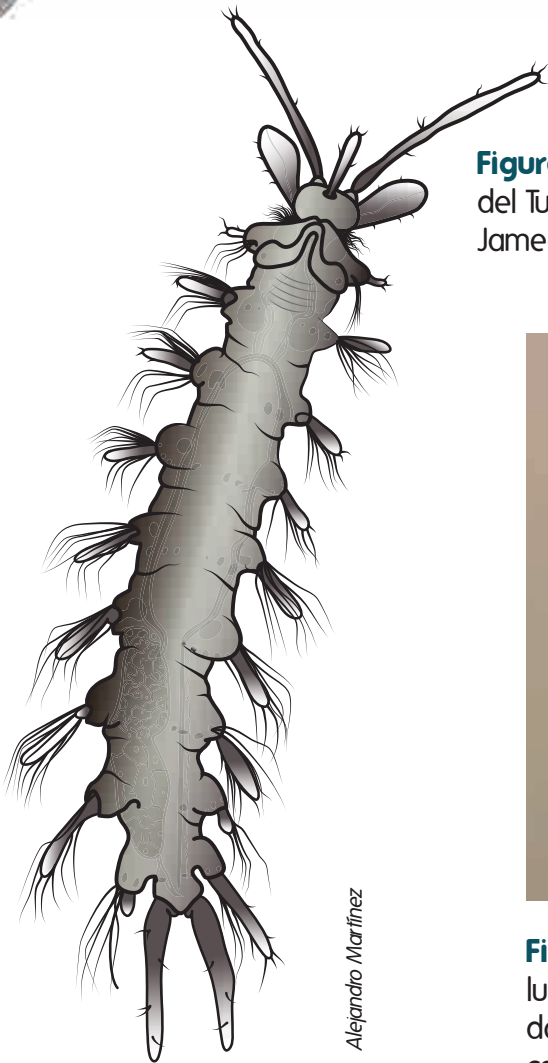
Alejandro Martínez

DISTRIBUCIÓN**Distribución de la especie en La Corona****Distribución del género en el mundo**



Alejandro Martínez

Figura 27. *Meganerilla cesari* (1-1,5 mm de longitud) se encuentra en Montaña de Arena y en sedimentos marinos someros de Canarias. La especie ha sido nombrada en honor al artista César Manrique.



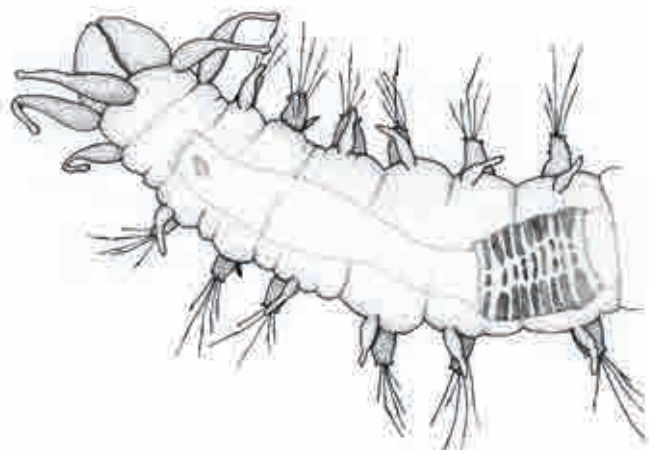
Alejandro Martínez

Figura 28. *Mesonerilla* n. sp. se encuentra en zonas de picón a lo largo del Tubo Volcánico de La Corona, aunque es más abundante en Los Jameos del Agua. El animal mide aproximadamente 0,7 mm.



Alejandro Martínez

Figura 29. *Longipalpa* n. sp. es un pequeño nerílido que habita la columna de agua de La Corona, donde nada con un par de lóbulos ciliados posteriores y recoge partículas de materia orgánica en suspensión con sus larguísimos palpos ciliados.



Todos ESTIGÓFILOS/NO ENDÉMICOS salvo
Sphaerosyllis: ESTIGÓFILO / ENDÉMICO



ANNELIDA

Exogone gambiae Lanera, Sordino y San Martín, 1996
Miscellania dentata Marín, Alós y Sardá, 1990
Sphaerosyllis iliffei Núñez, Martínez y Brito, 2009
Syllis beneliahuae (Campoy y Alquézar, 1982)
Syllis garciai (Campoy, 1982)
Syllis gerlachi (Hartmann-Schröder, 1960)
Syllis parapari San Martín y López, 2000

Tamaño: 1-10 mm **Familia:** Syllidae **Orden:** Phyllodocida

Identificación: Todos los sílidos de La Corona tienen el cuerpo claramente segmentado. La cabeza, bien definida, porta tres antenas y un par de palpos normalmente inarticulados, y a veces parcialmente fusionados en la base. Todos presentan ojos a excepción de *Sphaerosyllis iliffei*. Los parapodios son birrámeos, con sedas compuestas y simples. La característica más distintiva de la familia es la presencia de proventrículo, una especialización que aparece después de la faringe, visible como una estructura cilíndrica situada en el tercio anterior del tubo digestivo. La identificación de las especies es complicada debido a la diversidad de las mismas.

Hábitat: Diatomeas y picón de Los Jameos del Agua y sedimentos arenosos de Montaña de Arena. Todas las especies son marinas excepto *Sphaerosyllis iliffei* que es estigobia.

Biología: Los sílidos son ubicuos en ambientes marinos, tanto en sustratos blandos como duros, existiendo formas excavadoras o intersticiales en fondos arenosos, o asociados a esponjas, algas, cnidarios, equinodermos o crustáceos.

Afinidades y origen: La familia Syllidae, con unas 700 especies descritas, pertenece a Phyllodocida junto a familias como Polynoidae, Phyllodocidae, Nereididae, Hesionidae y Nephtyidae. *Sphaerosyllis iliffei* es el único sílido considerado estigobia, y solo se conoce de los sedimentos de Montaña de Arena, en el Túnel de la Atlántida. El género *Sphaerosyllis* está ampliamente distribuido en el mundo, con especies tanto de fondos duros como sedimentos. *Sphaerosyllis iliffei* carece de ojos y pigmentación, aunque estas características están presentes también en otras especies del género. *Sphaerosyllis iliffei* se puede reconocer, además, por la presencia de un largo cirro elongado en el segmento 13 de los machos, que parece tener un papel en la reproducción. La única hembra descrita de la especie llevaba solo un embrión, en contraposición a otras especies que suelen llevar varios.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de *Sphaerosyllis iliffei* en La Corona



Distribución del género *Sphaerosyllis* en el mundo



MOLLUSCA

Los moluscos son el segundo grupo de animales más diverso de la Tierra después de los artrópodos, con más de 90.000 especies vivientes descritas y un número casi equivalente de fósiles (70.000). Los moluscos son bien conocidos y no solo por los zoólogos, ya que son muy apreciados por motivos tan variados como su valor culinario, la belleza de sus conchas o como fuente de compuestos químicos naturales. Algunos moluscos, como el pulpo o la sepia, se consideran los invertebrados más inteligentes. La fascinante anatomía de estos animales ha inspirado leyendas, como el mito del temible krakken, probablemente derivado de encuentros fortuitos de marineros con el calamar gigante *Architheuthis*.

Aunque son muy dispares en su organización corporal, los moluscos se caracterizan por la presencia de concha y de rádula. La concha puede ser externa y consistir en una, dos u ocho placas, o bien en numerosas espículas dérmicas; o ser interna y formar estructuras calcáreas o cartilaginosas. La concha está incluso ausente en algunas especies. La rádula consiste en una cinta cubierta de numerosas filas de pequeños dientes, que normalmente se utiliza para raspar el alimento de superficies duras. Sin embargo, como la concha, la rádula es muy variable en el número y forma de los dientes, e incluso puede estar muy modificada, formando arpones conectados a glándulas venenosas u otro tipo de estructuras especializadas. La rádula está

ausente en los bivalvos debido a su estrategia microfiltradora.

Los moluscos son prostóstomos del clado Lophotrochozoa (Cuadro 2), probablemente relacionado con los anélidos dentro del clado Trochozoa, que reúne a los animales que poseen larva trocófora. Los moluscos se dividen en diez clases que incluyen Caudofoveata y Solenogastres (dos grupos de moluscos vermiformes con el cuerpo cubierto de espículas), Polyplacophora (quitones), Monoplacophora (animales con forma de lapa, con ciertas estructuras repetidas serialmente y típicos del océano profundo), Gastropoda (caracolas y babosas), Bivalvia (almejas y mejillones), Scaphopoda (dientes de elefante) y Cephalopoda (pulpos, calamares y sepias).

Moluscos en ambientes subterráneos

Los moluscos son comunes en el medio hipogeo acuático con 450 especies estigobias. La mayor parte de las especies corresponde al grupo de los gasterópodos, entre los cuales Hydrobiidae es la familia más diversa, con cientos de especies de agua dulce subterráneas en todo el mundo. En cuevas anquialinas y marinas, la familia más diversa es Neritiliidae, mayoritariamente indopacífica, aunque con una especie endémica de Tenerife, *Neritilia margaritae*. Otros gasterópodos estigobios representan probablemente

Figura 30. *Phorcus atratus* es una especie accidental que aparece ocasionalmente en Los Jameos del Agua, aunque sin llegar a formar poblaciones estables.

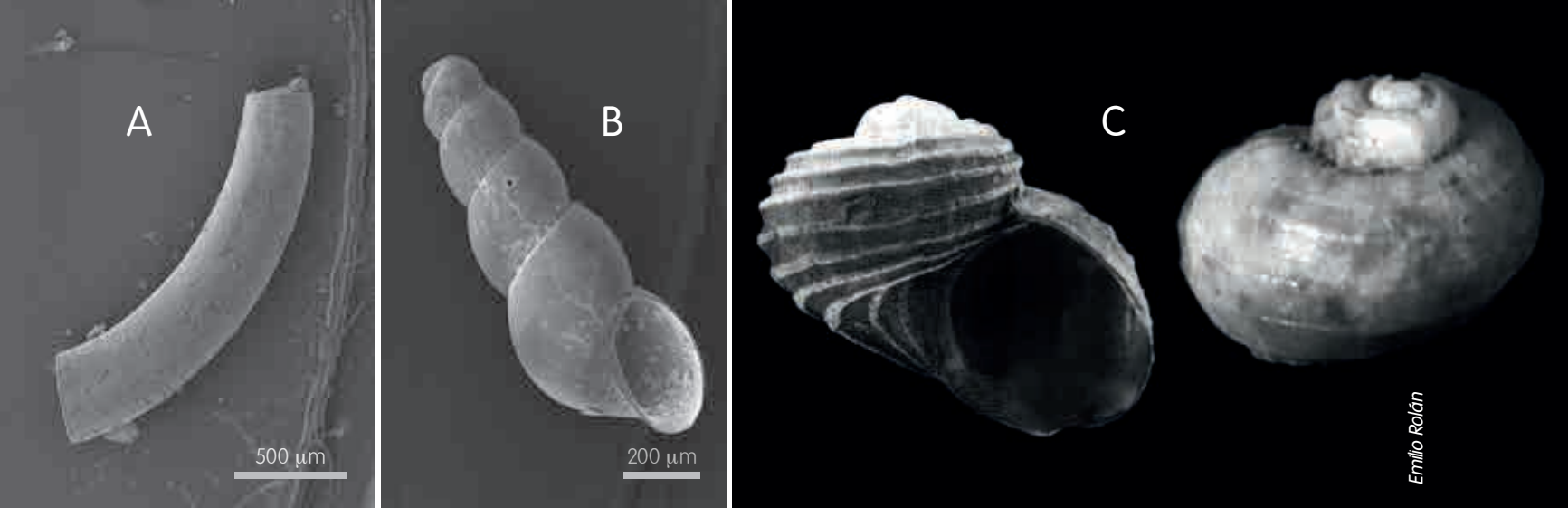


Juan Valenciano

eventos de colonización reciente y están incluidos en géneros típicamente marinos, como *Teinostoma brankovitsi* de cenotes de Yucatán; o los Caecidae *Caecum caverna* y *C. troglodyta* de sedimentos de cuevas de Bermuda. Los bivalvos cuentan con muchas menos especies estigobias, destacando entre ellas las tres especies del género *Congerina*, relictas de cuevas de agua dulce de los Balcanes y consideradas fósiles vivientes.

Moluscos en La Corona

Conocemos diez especies de gasterópodos y tres de bivalvos en La Corona, casi todas ellas son especies comunes en zonas litorales e infralitorales de Canarias y presentes de forma accidental en Los Jameos del Agua, sin llegar a formar poblaciones. Algunas de estas especies son *Jujubinus exasperatus* (registrado en Los Jameos del Agua



Emilio Rolán

Figura 31. Fotografías de microscopía electrónica de varios gasterópodos intersticiales típicos de los sedimentos de Montaña de Arena, a 30 m de profundidad y 750 m de distancia de la entrada del Túnel de la Atlántida: **(A)** *Caecum clarkii*, **(B)** *Pseudobis jameoensis*, **(C)** *Cima minima*.

en 1969 y 2006), *Phorcus atratus* (Fig. 30) (registrado en Los Jameos del Agua en 1936, 1969 y 2014), *Littorina striata* (registrado en una ocasión en Los Jameos del Agua y otra en la Cueva de los Lagos), y *Bolma rugosa*, *Patella ulyssiponensis*, *Columbella adansoni*, *Stramonita haesmatoma*, *Pinna rudis* y *Spondylus senegalensis* (todos registrados en 1969). Otras especies accidentales corresponden a micromoluscos hallados en Los Jameos del Agua, como el cerítido *Bittium reticulatum*, y los rissoideos *Manzonina unifasciata* y *Botryphallus epidauricus*, este último también hallado en la Cueva de los Lagos.

Hay además tres especies intersticiales estigófilas que forman poblaciones en los sedimentos de Montaña de Arena: *Caecum clarkii* (Fig. 31 A) típica de fondos litorales de Canarias y perteneciente a la familia Caecidae, exclusivamente intersticial, con conchas tubulares adaptadas a moverse entre los granos de arena; el diminuto skeneido *Pseudorbis jameoensis* (Fig. 31 C) descrito como endémico de Montaña de Arena, pero hallado posteriormente en sedimentos marinos no cavernícolas de Gran Canaria; y *Cima minima* (Fig. 31 B), especie cosmopolita de la familia Cimidae, habitual en sedimentos marinos de Canarias.

ECHINODERMATA

Los equinodermos son animales exclusivamente marinos, con unas 600 especies descritas, incluyendo estrellas de mar, ofiuras, erizos, holoturias y lirios de mar. Todos los equinodermos son bentónicos, y se mueven lentamente sobre el fondo o se entierran en el sedimento, con algunas especies intersticiales. El grupo incluye especies suspensívoras, como los lirios de mar y algunas ofiuras; ramoneadoras como los erizos de mar; o predatoras como las estrellas. Algunos equinodermos son clave en el funcionamiento de ciertos ecosistemas marinos, regulando el crecimiento algal, como el erizo *Diadema africanum* cuyas densas poblaciones debido a la sobrepesca de sus predadores naturales han mermado dramáticamente las poblaciones de algas de Canarias.

La característica más distintiva de los equinodermos es la pérdida de la simetría bilateral durante el desarrollo larvario, con la adquisición de simetría pentarradial en los adultos. Además, presentan un endosqueleto de placas calcáreas o espículas justo bajo la epidermis, y un sistema vascular complejo conectado a una serie de pequeños tentáculos que conforman el sistema am-

bulacral, con funciones locomotoras, respiratorias y sensoriales.

Los equinodermos pertenecen a Deuterostomia (Cuadro 2), probablemente como grupo hermano de los hemicordados. El phylum se divide en cinco clases: Crinoidea (lirios de mar), Asteroidea (estrellas de mar), Ophiuroidea (ofiuras), Echinoidea (erizos de mar) y Holothuroidea (holoturias o pingaburros).

Equinodermos en ambientes subterráneos y en La Corona

La mayoría de equinodermos presentes en sistemas anquialinos corresponde a especies marinas. Se conocen solo dos especies estigobias: una estrella de mar de cuevas anquialinas de Cozumel (México) y una ofiura de la isla de San Salvador (Bahamas). Todos los registros en La Corona corresponden a especies marinas, e incluyen al erizo de lima *Diadema africanum* (Fig. 32 A) y la ofiura *Ophioderma longicauda* (Fig. 32 B), ambos hallados sobre el sedimento de Montaña de Arena, en el Túnel de la Atlántida.

A



Antonio Martín

B



L. Moro

Leopoldo Moro

Figura 32. Alrededor de Montaña de Arena pueden encontrarse algunos ejemplares del erizo *Diadema africanum* (A) y la ofiura *Ophioderma longicauda* (B)

ARTHROPODA

Los artrópodos son el grupo de animales más diverso, incluyendo aproximadamente el 85% de todas las especies de animales descritas, con miembros en todos los ecosistemas de La Tierra, desde las profundidades del mar a las montañas más altas, o como parásitos de todos los grupos de animales y plantas. Los artrópodos colonizaron el medio terrestre durante el Silúrico (443-419 Ma) y radiaron para convertirse en el grupo de animales más abundante fuera del océano. Los insectos representan la mayor diversidad de todos los grupos terrestres, actuando a veces como constructores de ecosistemas, o ejerciendo una importante influencia en la evolución de otros organismos, con fascinantes ejemplos de coevolución entre plantas terrestres e insectos polinizadores desde el Cretácico (110-105 Ma). Los artrópodos terrestres fueron además los primeros animales capaces de volar, conquistando el medio aéreo en el Carbonífero (320 Ma), mucho antes que los vertebrados. En el océano, los copépodos y el krill son de los componentes más importantes de las cadenas tróficas, donde representan la presa principal de muchos peces y mamíferos marinos. Los artrópodos han tenido una influencia indudable en la historia del ser humano desde los albores de nuestra especie, como fuente de alimento, elementos polinizadores o productores de miel, cera o seda, y al mismo tiempo representando plagas, vectores de enfermedades y una fuente inagotable de picaduras

y mordiscos. La influencia de los artrópodos en nuestra cultura se refleja tanto en viejas leyendas y tradiciones, como en películas o novelas actuales que han convertido insectos o crustáceos en héroes y villanos.

Aunque muy diferentes entre sí, todos los artrópodos tienen el cuerpo dividido en segmentos que se agrupan en unidades funcionales, denominadas tagmas. Los segmentos de cada tagma llevan normalmente un par de apéndices con una o dos ramas, endopodio y exopodio, modificados para diferentes funciones. El primer tagma representa la cabeza y lleva apéndices modificados en piezas bucales u órganos sensoriales; los dos tagmas posteriores forman el tronco, dividido en tórax y abdomen, con apéndices locomotores o modificados para la reproducción.

Los artrópodos tradicionalmente se agrupaban con los anélidos en el clado Articulata, introducido por el zoólogo francés Georges Cuvier en el siglo XIX en base a la presencia de cuerpos segmentados superficialmente similares en ambos grupos. Sin embargo, análisis filogenéticos modernos rechazan la relación entre estos dos grupos, recuperando a los artrópodos dentro del grupo Ecdysozoa, con otros animales que mudan su cutícula al crecer (Cuadro 2). Las relaciones internas de los artrópodos son complejas y aún están en debate. (Cuadro 3).

-CUADRO 3- El Árbol de la Vida de los Artrópodos

Las relaciones entre los artrópodos han sido debatidas durante más de 200 años, con el foco principal en las relaciones entre cinco grupos clave: Pycnogonida (arañas de mar), Euchelicerata (arañas, escorpiones y ácaros), Myriapoda (milpiés y ciempiés), Hexapoda (insectos) y Crustacea (camarones y cangrejos, entre otros) (Fig. 33B), por tratarse de los grupos mejor definidos morfológicamente. En casi todos los análisis estos cinco grupos se mantienen como monofiléticos, excepto Crustacea, que es parafilético e incluye a Hexapoda. Aunque aún se desconocen muchos detalles, las últimas dos décadas de investigación han mejorado mucho nuestro conocimiento de las relaciones entre estos grupos, permitiéndonos tener una visión general de su parentesco.

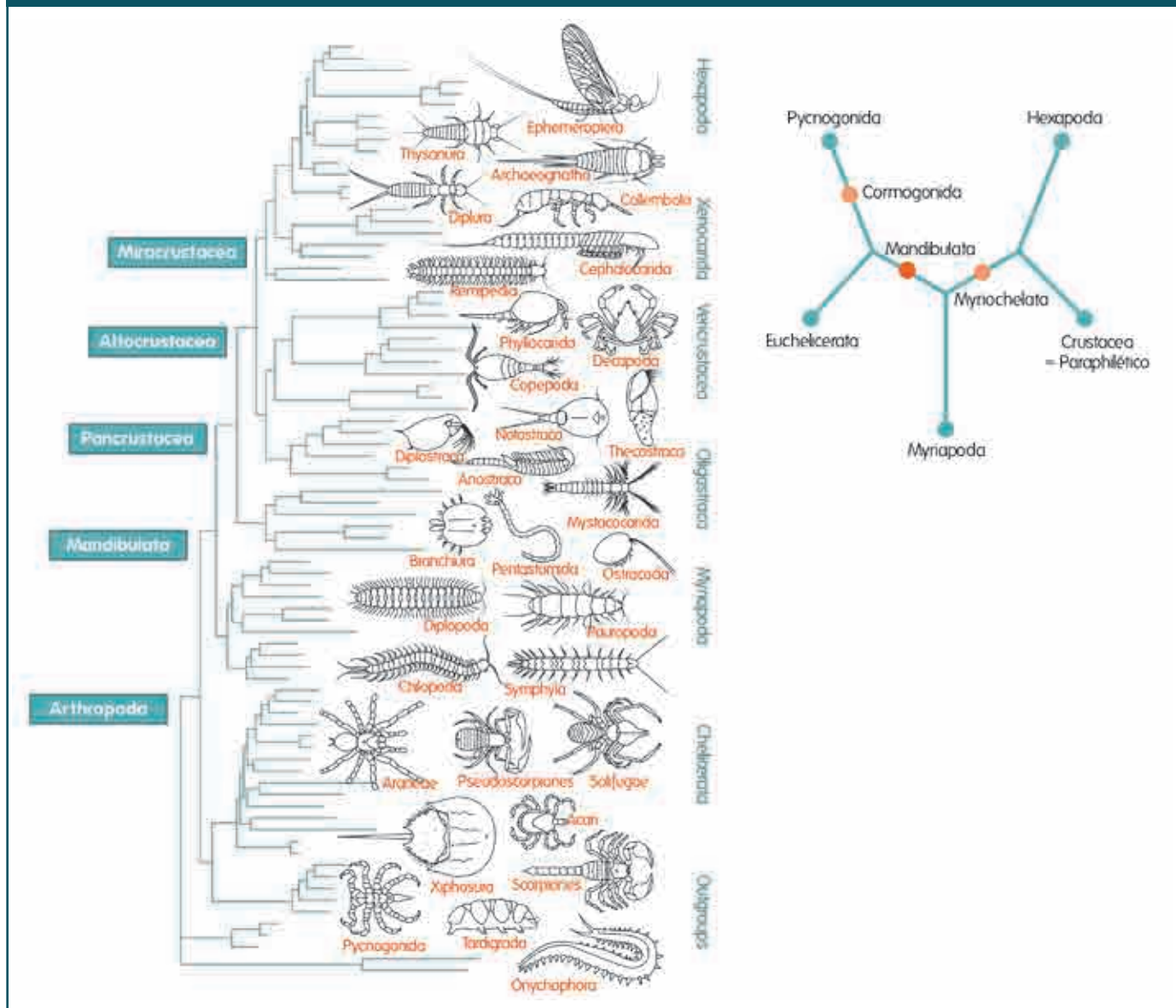
Los artrópodos se dividen en dos linajes: Chelicerata, que agrupa Pycnogonida y Euchelicerata, y Mandibulata que incluye a Hexapoda, Myriapoda y Crustacea. **Chelicerata** se caracteriza por la presencia de quelíceros, un par de piezas bucales exclusivo del clado. Chelicerata se divide en Pycnogonida (arañas de mar) y Euchelicerata, este último con Arachnida (arañas, escorpiones, opiliones) y Merostomata, que incluye los cangrejos cacerola (Xiphosura) y los extintos escorpiones de mar (Euriptéridos o gigantostráceos).

Mandibulata se caracteriza por la presencia de mandíbulas y se divide en dos clados, **Myriapoda** (milpiés y ciempiés) y Tetraconata (crustáceos e insectos). **Tetraconata**, que recibe su nombre por el tipo de ommatidios (ojos compuestos) del grupo, es muy diverso y sus relaciones internas aún no están claras. Sin embargo, los últimos análisis dividen al grupo en cuatro clados: Oligostraca, Vericrustacea, Xenocarida y Hexapoda, los tres primeros con representantes estigobios en ambientes anquialinos.

- **Oligostraca** incluye cuatro linajes de extraños crustáceos, siendo Ostracoda el grupo más diverso y el único presente en cuevas anquialinas (pág. 175). Los otros tres linajes tienen relativamente pocas especies y son Mystacocarida (exclusivamente intersticiales) y los parásitos Pentastomida y Branchiura.

- **Vericrustacea** incluye a los crustáceos mejor conocidos, y se divide en los clados Branchiopoda y Multicrustacea.
 - **Branchiopoda** consta de varios grupos de pequeños crustáceos de agua dulce, incluyendo los triops (Notostraca), pulgas de agua dulce (Diplostraca) y las artemias y sus parientes (Anostraca). Aunque algunas especies de estos grupos se conocen de hábitats subterráneos, son escasas en ambientes anquialinos y están ausentes en La Corona.
 - **Multicrustacea** incluye la mayoría de crustáceos conocidos de cuevas anquialinas. El clado se divide en tres grupos, **Copepoda** (pág. 182) grupo hermano de **Thecostraca** (percebes y balanos), y **Malacostraca** (gambas, cangrejos, anfípodos). Malacostraca es el grupo más diverso y se divide en **Phyllocarida**, que incluye algunas especies de *Nebalia* en cuevas anquialinas caribeñas; **Hoplocarida**, con las galeras (Stomatopoda); y **Eumalacostraca**. Este último se divide a su vez en Syncarida (Bathynellacea y Anaspidacea), muy comunes en cuevas de agua dulce; Eucarida (Decapoda -pág. 226-, Euphasiacea y Amphionidae) y Peracarida. Este último incluye Amphipoda (pág. 204), Cumacea (pág. 202), Isopoda (pág. 221), Lophogastrida (animales parecidos a camarones de aguas profundas), Mictacea, Speleogriphacea, Mysida y Stygiomysida (pág. 194), Tanaidacea y Thermosbaenacea (pág. 201), todos con especies estigobias excepto Lophogastrida.
- **Xenocarida** es un pequeño grupo que incluye Cephalocarida y Remipedia. Cephalocarida consiste en extraños y diminutos crustáceos exclusivamente intersticiales, mientras que Remipedia consta de especies exclusivamente anquialinas (pág. 234). Xenocarida es el grupo hermano de **Hexapoda**, que incluye a todos los insectos.

-CUADRO 3- El Árbol de la Vida de los Artrópodos



Regier et al, 2010.

Figura 33. Resumen de las relaciones filogenéticas entre los Artrópodos (ver texto para detalles).

OSTRACODA

Los ostrácodos son un grupo peculiar de crustáceos con 5.650 especies descritas, todas ellas con un caparazón bivalvo impregnado de carbonato cálcico, muy parecido al de los moluscos bivalvos. Los ostrácodos son mayoritariamente marinos y apenas alcanzan unos pocos milímetros de longitud, aunque también existen numerosas especies de agua dulce. Gracias a la presencia del caparazón mineralizado, el registro fósil del grupo es muy extenso, con más de 10.000 especies descritas desde el Cámbrico (650 Ma).

El caparazón de los ostrácodos se compone de dos valvas unidas por una articulación formada de una tira no calcificada de cutícula. Las valvas se cierran gracias a la contracción de varios músculos aductores que se insertan cerca del centro de cada valva. La morfología del caparazón es muy variable y se usa para identificar las diferentes especies. Así, puede ser liso o estar decorado con pequeños poros, procesos (salientes del margen), turbérculos, proyecciones irregulares o sedas quitinosas. Dentro del caparazón, la cabeza constituye la mayor parte del cuerpo, mientras que el tronco se encuentra muy reducido y carece de segmentación. Los apéndices más desarrollados son las antenas y las maxilas, mientras que solo existen uno o dos pares de apéndices muy reducidos en el tronco. La forma de los apéndices es muy variable, a veces similares a patas y otras

veces formando estructuras muy modificadas para nadar, reptar en el sustrato, alimentarse, o limpiar el caparazón.

Ostracoda aparece dentro de Oligostraca (Cuadro 4) en los últimos análisis moleculares, aunque su posición todavía se discute. Dentro del grupo se distinguen dos subclases principales: Myodocopa y Podocopa. Myodocopa se caracteriza por la presencia de un caparazón pobremente calcificado con el margen ventral recto o convexo, y con una muesca en el margen anterior que permite a los animales mantener las antenas fuera del caparazón, incluso cuando las valvas están cerradas. Todas estas características están ausentes en Podocopa. Además, mientras que en los miocópodos el exópodo de la segunda antena es más largo que el endópodo, en los podocópodos es el endópodo la rama de mayor longitud.

Diversidad de ostrácodos en el medio hipogeo

Los ostrácodos son muy comunes en cuevas, con alrededor de 310 especies estigobias. Los podocópodos han sido bien estudiados en hábitats anquialinos de Galápagos, Bermuda y Australia, aunque mayoritariamente son especies marinas o de agua dulce que ocupan hábitats semi-subterráneos, como lagunas o zonas de entrada a cuevas.

Los miodocópodos son más interesantes desde un punto de vista evolutivo y biogeográfico, al estar representados por al menos tres linajes exclusivamente anquialinos con distribución disjunta en cuevas del Caribe, Canarias, Australia Occidental y Christmas, reflejo de una colonización única y antigua seguida de una radiación en estos ambientes subterráneos. Estos linajes incluyen las familias Deeveyidae, con los géneros *Deeveya* (siete especies en Bahamas y las adyacentes Turks y Caicos) y *Spelaeoecia* (12 especies en Bahamas, Bermuda, Cuba, Jamaica y Yucatán); y Thaumatocyprididae, con los géneros de aguas profundas *Thaumato-cypris*, *Danielopolina* y *Thaumatoconcha*, herma-

nos de los géneros estigobios *Humphreysella* y *Welesina* (ver más abajo). Se conocen otras especies de miodocópodos cavernícolas, pero siempre dentro de familias marinas, probablemente representando eventos de colonización independientes para cada una de ellas, ocurridos en tiempos geológicos relativamente recientes.

Ostrácodos en La Corona

Los cuatro ostrácodos de La Corona incluyen las especies estigobias *Humphreysella phalanx* y *H. wilkensi*, y los estigófilos *Eusarsiella bedoyai* y *Eupolycope pnyx*.



Eusarsiella bedoyai Baltanás, 1992

Tamaño: 1-1,5 mm **Familia:** Sarsiellidae **Orden:** Myodocopida

Identificación: *Eusarsiella bedoyai* se reconoce por la presencia de dos procesos o salientes posteriores bien desarrollados en el caparazón, que además está decorado por un cordón en forma de "u", con ramificaciones hacia cada uno de los procesos posteriores y el margen anterior.

Hábitat: Sedimentos de Montaña de Arena.

Biología: *Eusarsiella bedoyai* probablemente sea incapaz de nadar, y se desplace entre los intersticios de los granos de arena, alimentándose de detritus depositados entre los mismos.

Afinidades y origen: *Eusarsiella* incluye más de 50 especies marinas en todo el mundo, la mayoría de aguas someras, con pocos representantes a mayor profundidad. Hay otra especie estigobia en el género, *Eusarsiella styx*, en cuevas anquialinas de Bermudas. *Eusarsiella styx*, como *E. bedoyai*, forma poblaciones solo en hábitats cavernícolas similares a hábitats marinos.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Eupolycope pnyx Kornicker y Iliffe, 1995

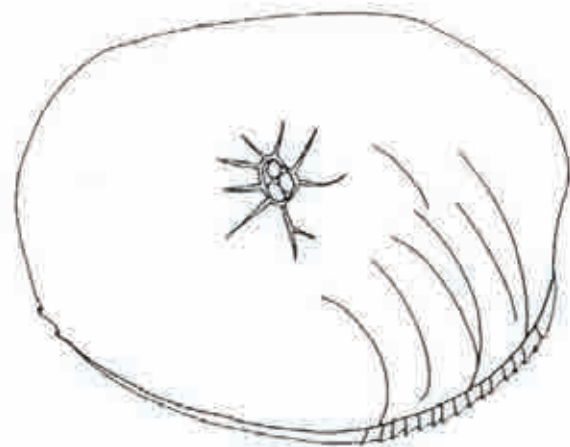
Tamaño: 0,1 - 0,2 mm **Familia:** Polycopidae **Orden:** Halocyprida

Identificación: Se reconoce por su pequeño tamaño y su caparazón redondeado, sin ornamentación ni procesos aparentes.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida.

Biología: *Eupolycope pnyx* es una especie común, muy frecuente en las muestras de plancton. Probablemente se alimenta de materia orgánica en suspensión en la columna de agua de la cueva.

Afinidades y origen: *Eupolycope pnyx* es el único estigobio del género, que consta de otras siete especies de ambientes someros marinos en el hemisferio Norte. La especie de Lanzarote probablemente colonizó la cueva a partir de ancestros de aguas poco profundas.



DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



Humphreysella wilkensi (Hartmann, 1985) *Humphreysella phalanx* (Kornicker y Iliffe, 1995)

Tamaño: 1-1,5 mm **Familia:** Thaumatoctyrididae **Orden:** Halocyprida

Identificación: Ambas especies son pequeñas, sin ojos ni pigmentación, y con un caparazón ovalado con dos procesos o salientes anteriores, discernibles por la presencia de un proceso posterodorsal adicional y ornamentación reticulada en *H. wilkensi* (Fig. 34 A), ambos ausentes en *H. phalanx*

AM&BCG

(Fig. 34 B).

Hábitat: Columna de agua de La Corona. *Humphreysella wilkensi* además ha sido encontrada en varios pozos anquialinos.

Biología: Las especies de *Humphreysella* son comunes en La Corona, aunque difíciles de observar a simple vista debido a su pequeño tamaño. Ambas especies nadan en la columna de agua gracias al batido del segundo par de antenas (Fig. 35), los únicos apéndices prominentes (Fig. 36). *Humphreysella* nunca se encuentra dentro del sedimento y es incapaz de colonizar ambientes intersticiales. El contenido del estómago de los ejemplares capturados, consistente en partículas pardas y sin fragmentos aparentes de animales, sugiere que ambas especies se alimentan de bacterias y detritus. Además, la captura de varios ejemplares con trampas cebadas apoya la idea de que puedan alimentarse de carroña. La presencia de *Humphreysella* en varios pozos anquialinos de la isla indica que la especie puede dispersarse a través de crevículas.

Afinidades y origen: *Humphreysella* pertenece a Thaumatoctyrididae, que consta de ocho géneros: *Pokornyopsis* y *Thaumatomma* (exclusivamente fósiles), *Thaumatoctypris*, *Danielopolina* y *Thaumatocncha* de aguas profundas, y *Welesina* y *Humphreysella*, anquialinos. Los miembros de *Welesina* y *Humphreysella* se incluían hasta hace poco dentro del género *Danielopolina*. Sin embargo, estudios cladísticos mostraron la falta de sinapomorfias en el género (Cuadro 1), obligando a una revisión del mismo. Actualmente, *Welesina* consta de una sola especie de cuevas anquialinas de Australia Occidental, mientras que *Humphreysella* incluye a los otros diez thaumatocípridos estigobios, distribuidos por el Caribe, Canarias, Christmas y Galápagos. Aunque los análisis evolutivos sugieren que el ancestro común de *Welesina* y *Humphreysella* probablemente colonizó ambientes anquialinos desde el océano profundo, existen argumentos paleogeográficos que contradicen esta hipótesis y sugieren que ambos grupos se originaron a partir de un ancestro de aguas someras en el antiguo Tethys, diversificándose posteriormente, tal vez en relación a eventos vicariantes relacionados con movimientos tectónicos de placas.

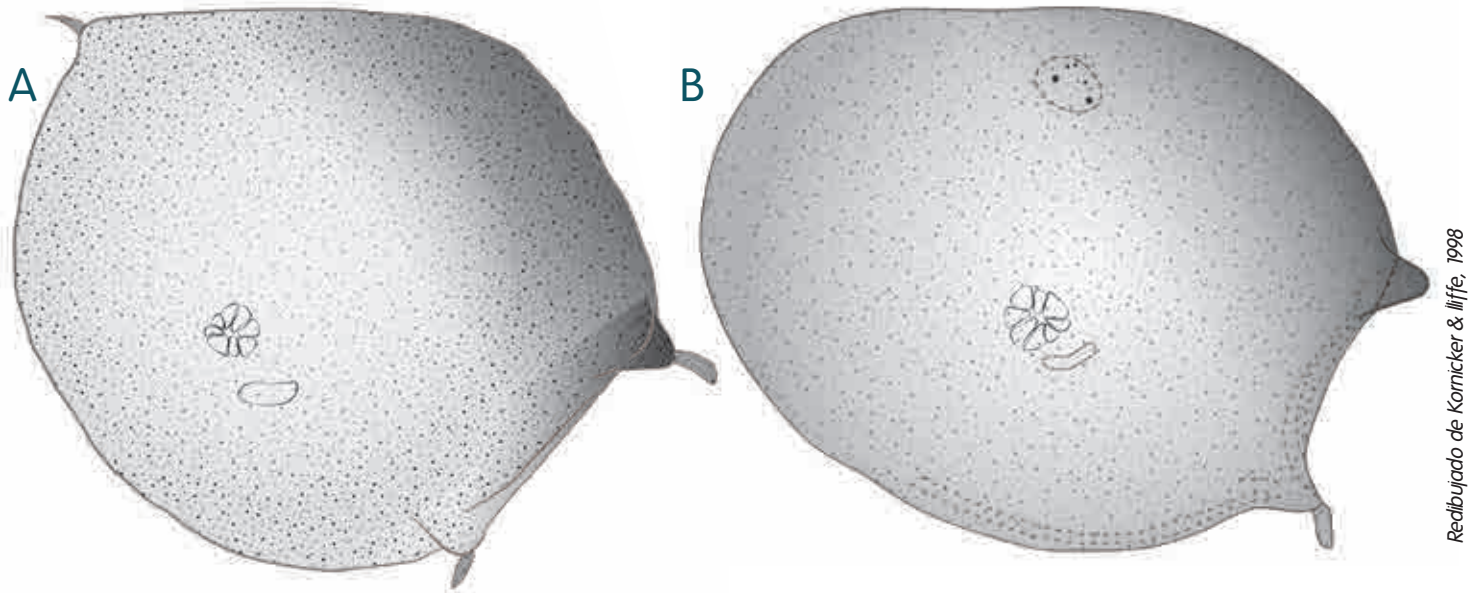
DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Redibujado de Kornicker & Iffe, 1998

Figura 34. (A) *Humphreysella wilkensi* se caracteriza por la presencia de tres procesos proyectados desde el caparazón, mientras que (B) *Humphreysella phalanx* presenta solo dos.

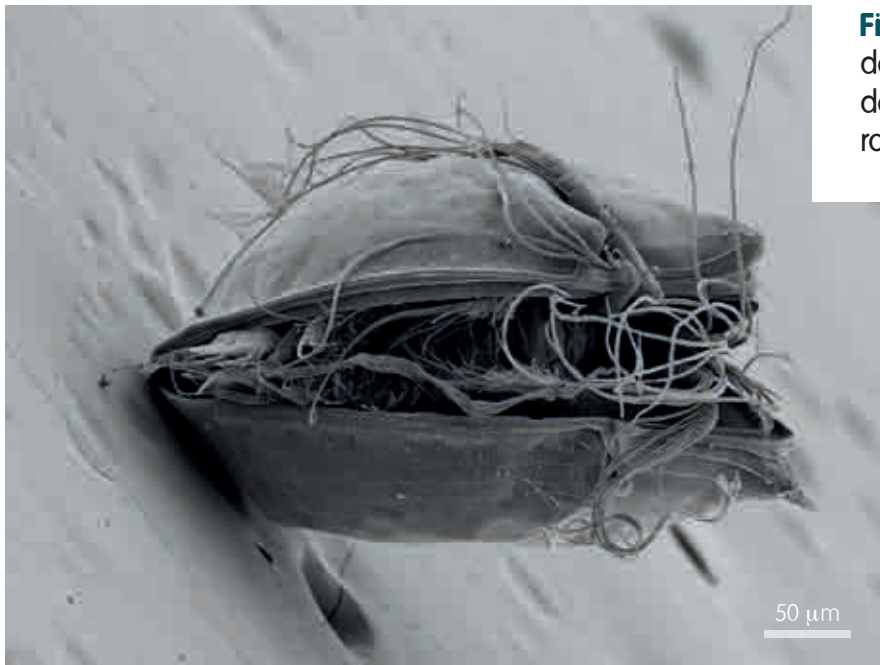


Figura 35 Microfotografía electrónica de *Humphreysella phalanx*. El cuerpo de los ostrácodos está muy reducido y rodeado por un caparazón bivalvo.

Alejandro Martínez, Brett C. Gonzalez



Figura 36. *Humphreysella wilkensi* (de aproximadamente 1 mm) nada en la columna de agua del tubo volcánico, utilizando el segundo par de antenas. Fotografía obtenida con estereomicroscopio.

COPEPODA

Copepoda es el grupo de crustáceos más diverso, con más de 24.000 especies descritas, clasificadas en 2.400 géneros y 210 familias. Aunque la mayoría es marina, también existen numerosas especies de agua dulce y ambientes semiterrestres como musgos, agua edáfica u hojarasca. Hay, además, numerosas especies simbioses y parásitas, siendo algunas de estas últimas plagas importantes para el sector de la acuicultura. Algunos copépodos son beneficiosos para el ser humano al depredar sobre ciertos vectores de enfermedades, como los mosquitos responsables de la malaria o el dengue. En el océano, los copépodos representan uno de los componentes más importantes de la biomasa del plancton, así como el vínculo entre productores primarios y niveles tróficos superiores.

Los copépodos son pequeños, y tienen el cuerpo generalmente cilíndrico, con el margen anterior redondeado o puntiagudo, estrechándose hacia el extremo posterior. El cuerpo se divide en una región anterior o prosoma, y una región posterior o urosoma. El prosoma incluye a la cabeza (que fusionada a los primeros 1-2 segmentos torácicos forma un cefalotórax) y al resto de segmentos torácicos libres. La cabeza porta un único ojo naupliar retenido de la fase larvaria (aunque se pierde en las especies estigobias), dos pares de antenas y varias piezas bucales. Las antenas están formadas por un número variable de segmentos, a menudo

característico de cada especie, y llevan setas ("pelos" sensoriales largos) y estructuras quimiosensoriales gruesas llamadas aestetascos. La primera antena normalmente es unirrámea y más larga que la segunda antena, birrámea. Las antenas se usan para la natación en muchas especies y están modificadas en los machos para sostener a las hembras durante la cópula. Además, el prosoma lleva un par de maxilípedos utilizados en la alimentación, y cinco pares de patas con función locomotora. El urosoma consiste en cinco segmentos (en algunas especies fusionados) normalmente más estrechos que los del prosoma y sin apéndices, excepto el último de ellos, que porta un par de ramas caudales.

Copepoda es el grupo hermano de Cirripedia (balanos y percebes), ambos en el clado Vericrustacea (Cuadro 3). La sistemática de Copepoda ha sido revisada varias veces recientemente, y actualmente el grupo se divide en nueve órdenes: Monstrilloida y Siphonostomatida sobre todo con especies parásitas; y Calanoida, Cyclopoida, Gelyelloida, Harpacticoida, Misophrioida, Mormonilloida, Platycopioidea y Poecilostomatoida con formas de vida libre. Hay especies estigobias en los órdenes Harpacticoida, Calanoida, Cyclopoida, Misophrioida, Gelyelloida y Platycopioidea, aunque solo los cuatro primeros serán considerados aquí. Harpacticoida consta mayoritariamente de especies bentónicas e intersticiales, Calanoida de especies planctónicas, y Cyclopoida incluye tanto planctónicas

como epibénticas. Misophrioida es menos diverso, e incluye mayoritariamente especies hiperbénticas, con varios géneros de estigobios con distribución disjunta.

Diversidad de Copepoda en ambientes subterráneos

Copepoda es el grupo más diverso de crustáceos en cuevas, con al menos 1.000 especies descritas, muchas de cuevas anquialinas. **Misophrioida** incluye aproximadamente 25 especies estigobias, algunas pertenecientes a linajes con distribución disjunta, a veces relacionadas con especies de aguas profundas (ver abajo). **Calanoida** también es muy rico en estigobios, e incluye clados formados exclusivamente por especies estigobias dentro de familias como Epacteriscidae, Ridgewayiidae y Arietellidae, así como numerosas especies estigobias incluidas en géneros marinos pertenecientes

a Boholinidae, Diaptomidae, Fosshagenidae, Pseudocyclopidae y Stephidae. Las especies estigobias de **Cyclopoida** se clasifican mayoritariamente en géneros marinos, a excepción de la familia Speleoithonidae que incluye exclusivamente tres especies endémicas de cuevas de Bermuda y Bahamas. Finalmente, **Harpacticoida** es el orden con mayor número de especies en el medio hipogeo, aunque solo se conocen dos familias exclusivas de cuevas anquialinas, Superornatiremidae y Rotundiclipeidae.

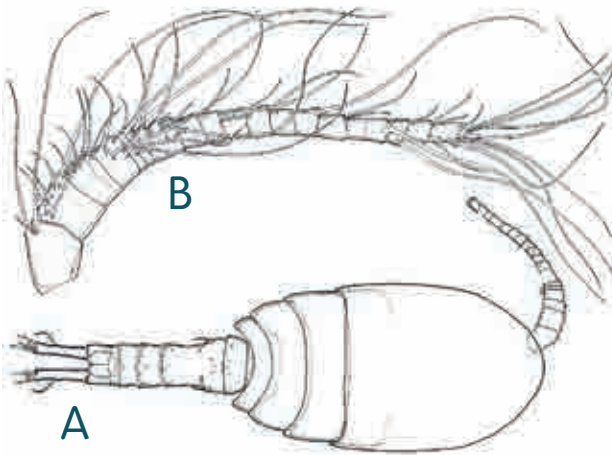
Diversidad de copépodos en La Corona

Se conocen 11 especies de copépodos estigobios en La Corona: cuatro calanoides, cuatro misofrioides, dos ciclopoides y un harpacticoide (Cuadro 4). Además, hay varias especies marinas que aún no han sido estudiadas en detalle.

-CUADRO 4- Identificación de los cuatro linajes principales de copépodos estigobios

La identificación de copépodos a nivel específico es complicada, pero clasificarlos a nivel de orden es posible muchas veces con ayuda de una lupa binocular. A continuación indicamos las características más útiles para identificar cada grupo, tanto anatómicas como de comportamiento.

- **Calanoida:** El prosoma y el urosoma se articulan entre los segmentos 5 y 6, con el urosoma mucho más estrecho. La primera antena es casi tan larga como el resto del cuerpo y mucho más corta que la segunda, difícil de ver. Pelágicos, nadan con las antenas dando pequeños saltos.
- **Cyclopoida:** El prosoma y el urosoma se articulan entre los segmentos 4 y 5, con el urosoma mucho más estrecho. La primera antena es normalmente más corta que el cuerpo, y más larga o de igual longitud que la segunda. Pelágicos o epibénticos, normalmente nadan con las antenas dando pequeños saltos, o con las patas.
- **Misophrioida:** El prosoma y el urosoma se articulan entre los segmentos 4 y 5, con el urosoma mucho más estrecho. La primera antena es normalmente más corta que el cuerpo, y más larga o de igual longitud que la segunda, esta gruesa y formada por muchos segmentos. Las ramas caudales son largas. Pelágicos o epibénticos, nadan de forma continua ondulando el cuerpo.
- **Harpacticoida:** El prosoma y el urosoma se articulan entre los segmentos 4 y 5, con el urosoma y el prosoma de grosor similar. La primera antena más corta que la segunda. Normalmente bentónicos, malos nadadores, arrastrándose sobre el sustrato con las patas.

Oromiina fortunata Jaume y Boxshall, 1997**Tamaño:** 0,9-1 mm **Familia:** Smirnovipinidae **Orden:** Cyclopoida

Identificación: *Oromiina fortunata* se distingue de otros cyclopoides de La Corona por la falta de ojos y pigmentación, y por la cutícula ornamentada con turbéculos. El prosoma tiene cuatro segmentos, aunque solo tres son visibles al estar uno de ellos cubierto por el escudo cefálico (A). El primer par de antenas es simétrico y consiste en 17 segmentos en las hembras, con largas sedas y aestetascos (B). El urosoma se divide en cinco segmentos con el margen festoneado. Los primeros dos segmentos del urosoma están fusionados.

Hábitat: Picón y diatomeas de Los Jameos del Agua.

Biología: Se desconocen los detalles sobre la biología de esta especie. Probablemente se alimente de detritus y bacterias entre las diatomeas y el picón.

Afinidades y origen: La familia Smirnovipinidae ha sido propuesta recientemente para los géneros *Costanzoia*, *Cyclopinoides*, *Oromiina* y *Smirnovipina*, previamente dentro de Cyclopidae. La familia consta de unas 10 especies, mayoritariamente marinas a excepción de las de los géneros *Costanzoia* y *Oromiina*, que son enteramente estigobias anquialinas. *Oromiina* es un género monotípico (con una sola especie), caracterizado por la retención de muchos caracteres considerados ancestrales dentro de Cyclopoida.

DISTRIBUCIÓN**Distribución de la especie en La Corona****Distribución del género en el mundo**



Muceddina multispinosa Jaume y Boxshall, 1997

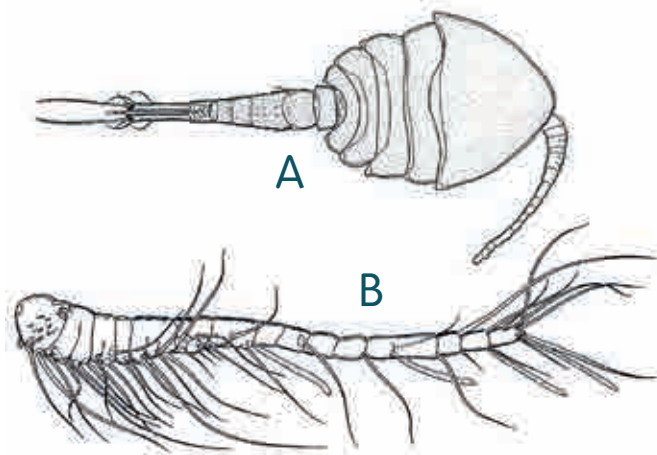
Tamaño: 0,7-1 mm **Familia:** Schminkepinellidae **Orden:** Cyclopoida

Identificación: *Muceddina multispinosa* se distingue de otros ciclopoideos de La Corona por la falta de ojos y pigmentación y por la cutícula ornamentada con tubérculos muy pequeños. El prosoma tiene cuatro segmentos, todos visibles (A). El primer par de antenas es simétrico y está formado por 15 segmentos en las hembras, con largas sedas y aestetascos (B). El urosoma se divide en cinco segmentos con el margen festoneado. Los primeros dos segmentos del urosoma están fusionados.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida. La especie se conoce también de cuevas anquialinas de Mallorca y Capo Caccia (Cerdeña).

Biología: Se trata de una especie epibéntica, que nada cerca del fondo. Se desconocen los detalles sobre su alimentación, aunque probablemente consiste en detritus y bacterias en suspensión.

Afinidades y origen: La familia Schminkepinellidae está ampliamente distribuida en ambientes marinos, con muchas especies en zonas salobres, playas o hábitats hiperbénticos litorales. Algunas especies también son intersticiales. La poblaciones identificadas como *Muceddina multispinosa* en cuevas de Lanzarote, Mallorca y Cerdeña podrían representar la misma especie o representar un grupo de especies crípticas, morfológicamente idénticas, tal vez originadas por vicarianza.



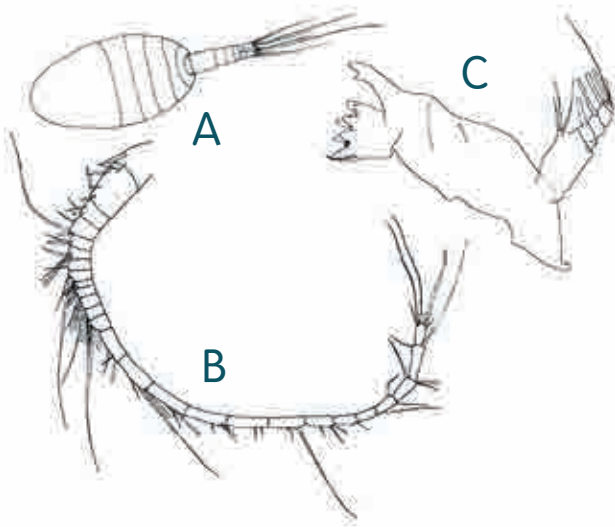
DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Enantronia canariensis Fosshagen, Boxshall y Iliffe 1991

Tamaño: 1,5-2 mm **Familia:** Epacteriscidae **Orden:** Calanoida

Identificación: *Enantronia canariensis* se distingue de otros calanoides de La Corona por la falta de ojos y pigmentación, así como su tamaño relativamente grande. El prosoma tiene cinco segmentos, todos visibles (A). El primer par de antenas es largo y simétrico, está formado por segmentos más largos cerca de la cabeza que en el extremo terminal, y porta largas sedas y aestetas (B). El urosoma se divide en cuatro segmentos, todos visibles. Las ramas caudales llevan cinco pares de sedas. La segunda seda más interior de la rama izquiera es más larga que el urosoma; en cambio

su equivalente en el lado derecho es mucho más corta, dándole a las ramas caudales un aspecto asimétrico.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida.

Biología: *Enantronia canariensis* es probablemente una especie depredadora, como otros miembros de la familia. Las diferencias observables en los apéndices raptores de la cabeza parecen indicar que diferentes especies están especializadas para cazar diferentes tipos de presas, presumiblemente otros copépodos (C). Los machos de esta especie son desconocidos.

Afinidades y origen: La familia Epacteriscidae incluye 20 géneros, la mayoría de los cuales con una sola especie. Casi todos los epacteriscidos son estigobios y viven en cuevas anquialinas de Canarias, Bermuda, el Caribe (Bahamas, Turks y Caicos, Belize, México y Cuba) y el Indopacífico (Palau, Fiji, Galápagos, Australia Occidental). Los miembros de los géneros *Epacteriscus* y *Enantiosis* también se encuentran en ambientes marinos, mientras que el género *Miheptneria* habita solamente en aguas profundas. Entre los epacteriscidos cavernícolas hay varios grados de especialización. Las especies del género *Epacteriscus* están pigmentadas y típicamente se encuentran en zonas de entrada de cuevas, mientras que el resto de especies son despigmentadas y solo aparecen en zonas alejadas de la entrada. La diversidad y distribución de Epacteriscidae en cuevas indica que se trata de una familia antigua de calanoides, que se ha especializado y radiado dentro de sistemas anquialinos con varios linajes formados exclusivamente por especies estigobias. La familia Ridgewayiidae ha sido propuesta como el grupo hermano más probable de Epacteriscidae, y también cuenta con muchas especies cavernícolas, aunque directamente relacionadas con especies marinas y con un grado de especialización menor a hábitats subterráneos.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Paramisophria reducta Ohtsuka, Fosshagen y Iliffe, 1993

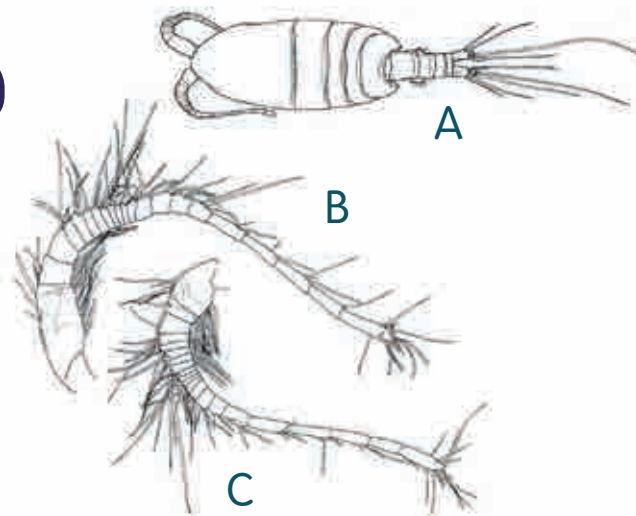
Tamaño: 1,5-2 mm **Familia:** Arietellidae **Orden:** Calanoida

Identificación: *Paramisophria* se distingue de otros calanoides de La Corona por la falta de ojos y pigmentación, así como su tamaño relativamente grande. El prosoma tiene cuatro segmentos visibles, ya que el cuarto y el quinto están fusionados (A). El primer par de antenas es asimétrico, con la antena derecha (C) más corta que la izquierda (B), diferenciándose fundamentalmente por la longitud de los primeros segmentos. Ambas antenas están densamente cubiertas de setas, especialmente cerca de la inserción en la cabeza. El urosoma consiste en cuatro segmentos. Las ramas caudales consisten en cinco sedas, con la segunda seda más interior tan larga como el urosoma en ambas ramas.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida.

Biología: El cuerpo asimétrico de las especies del género *Paramisophria* se correlaciona con su forma de nadar, con el lado izquierdo del cuerpo paralelo al sustrato. En algunas especies de la zona litoral inferior, esta estrategia se interpreta como una adaptación a la turbulencia producida por el oleaje. Los contenidos intestinales de esta especie sugieren que se alimenta de pequeños organismos y detritus.

Afinidades y origen: *Paramisophria* incluye 18 especies de pequeños y robustos copépodos, que habitan tanto en de cuevas como ambientes marinos litorales y profundos. Las especies estigobias del género se conocen de Canarias, Bahamas, Bermuda, el Mediterráneo y las Galápagos; mientras que las especies marinas están descritas para el Atlántico Norte, Brasil, Japón, Australia y Nueva Zelanda. Análisis filogenéticos basados en datos morfológicos apoyan un ancestro de aguas someras para las especies cavernícolas del género, que se originaron a raíz varios eventos de colonización independientes y relativamente recientes de estos ambientes.



DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



Stygocyclopia balearica Jaume, Fosshagen y Iliffe, 1999**Tamaño:** 0,5-0,6 mm **Familia:** Pseudocyclopiidae **Orden:** Calanoida

Identificación: El prosoma consta de tres segmentos visibles, y el urosoma de cuatro (A). El primer par de antenas es corto, grueso y simétrico, y está formado por segmentos relativamente cortos (B). Cada antena lleva sedas largas cerca de la base y un número variable de aestetascos. Cada rama caudal lleva cinco sedas, con la segunda seda más interior de la misma longitud que el urosoma.

Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida y de la Cueva de los Lagos, así como varios pozos de la costa de Lanzarote. También se conoce de cuevas de Mallorca y Cabrera.

Biología: Probablemente se trata de una especie suspensívora que se alimenta de detritus y bacterias en la columna de agua de la cueva.

Afinidades y origen: El género *Stygocyclopia* pertenece a la familia Pseudocyclopiidae, con otras 13 especies distribuidas en cinco géneros. La mayoría de las especies son marinas, estando las estigobias incluidas en los géneros *Paracyclopia*, *Thompsonopia* y *Stygocyclopia*. El género *Stygocyclopia* consta de dos especies más, ambas cavernícolas: *S. australis* de Bundera Sinkhole (Australia Occidental) y *S. philippensis* de Filipinas. El patrón de distribución de *S. balearica*, en el Mediterráneo y Canarias, es similar al del ciclopoide *Muceddina multispinosa* (pág. 186), y puede reflejar la posibilidad de dispersión entre estos hábitats, o bien la presencia de dos especies crípticas sin diferencias morfológicas aparentes..

DISTRIBUCIÓN**Distribución de la especie en La Corona****Distribución del género en el mundo**



Neoechinophora karaytugi Huys, 1996

Tamaño: 0,5-0,6 mm **Familia:** Superornatiremidae **Orden:** Harpacticoida

Identificación: Se reconoce por su cuerpo cilíndrico, con el prosoma y el urosoma de anchura similar. Ambos pares de antenas son cortos y llevan pocas sedas y aestetascos.

Hábitat: Se conoce a partir de un solo ejemplar, recolectado en la laguna de Los Jameos del Agua.

Biología: Probablemente se alimenta de detritus, como otras especies de la familia.

Afinidades y origen: Superornatiremidae es una familia formada mayoritariamente por especies estigobias de cuevas anquialinas, con cuatro géneros. A excepción del género *Gideonia*, con una sola especie de talud continental del sur de Chile, el resto de géneros incluyen únicamente especies endémicas de cuevas anquialinas de Bermuda, Canarias y Mallorca, así como especies aún no descritas de Bahamas y Belize. Todos los miembros de la familia presentan un aparato bucal en estilete con un cono oral similar al del orden de especies parásitas Siphonostomatoida. Además, Superornatiremidae retiene varias características plesiomórficas de harpacticoida, formando parte del grupo de los tibiformes, consistente en un gran número de géneros de copépodos típicos de aguas subterráneas.



DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



MISOPHRIOIDA

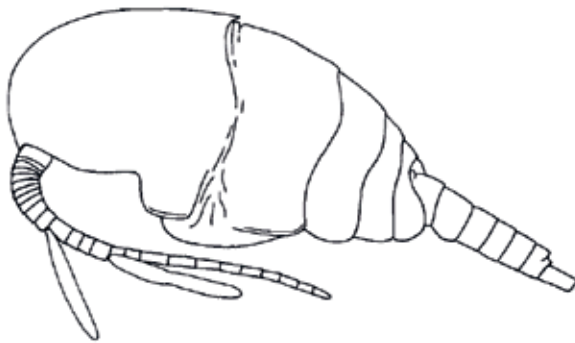
Identificación: ver Cuadro 4.

Hábitat: Columna de agua de La Corona, aunque ocasionalmente pueden encontrarse en el picón o los sedimentos de la Montaña de Arena.

Biología: Se dispone de pocos datos de la biología del grupo. Probablemente se alimentan de detritus y bacterias en la columna de agua.

Afinidades y origen: Misophrioida incluye alrededor de 50 especies, clasificadas en tres familias. Speleophriidae consiste mayoritariamente en especies estigobias de cuevas anquialinas, Palpophriidae consta de una sola especie endémica de La Corona, y Misophriidae está formada enteramente por especies marinas hiperbénticas.

Análisis cladísticos morfológicos han intentado explicar el origen de los misofrioides estigobios, convirtiéndose en un buen ejemplo de cómo el descubrimiento de nuevas especies puede alterar la interpretación de la historia evolutiva de un grupo. Los análisis iniciales realizados en 1989 identificaron dos linajes principales en Misophrioida, correspondientes a las familias Speleophriidae y Misophriidae, con algunas especies de aguas profundas hermanas de los espeleofridos cavernícolas e hiperbénticos, indicando un origen de aguas profundas de las especies anquialinas. Sin embargo, el descubrimiento de las especies de los géneros *Palpophria* y *Speleophriopsis* cambió los resultados de análisis posteriores, que favorecen un ancestro de aguas someras para las especies cavernícolas y de aguas profundas del grupo.



ESTIGOBIO / ENDÉMICO

Expansophria dimorpha Boxshall y Iliffe, 1987

Tamaño: 0,45-0,6 mm **Familia:** Speleophriidae **Orden:** Misophrioida

Comentarios: Se conocen tres especies más en el género, *E. apoda*, *E. galapaguensis* y *E. sarda*, exclusivas de cuevas anquialinas de Bermuda, Galapagos y Cerdeña, respectivamente.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo

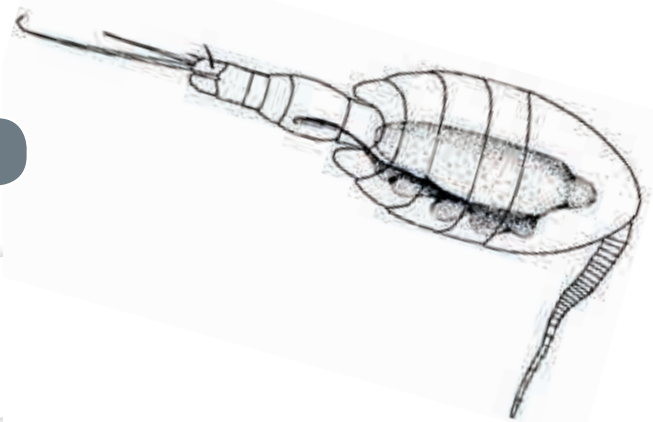




Dimisophria cavernicola Boxshall y Iliffe, 1987

Tamaño: 0,3-0,4 mm **Familia:** Misophriidae **Orden:** Misophrioida

Comentarios: *Dimisophria cavernicola* es la única especie descrita del género. Su posición filogenética no está bien resuelta ya que presenta una combinación de caracteres de las familias Speleophriidae y Misophriidae, por lo que su posición en Speleophriidae es tentativa.



DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



Speleophriopsis canariensis Jaume y Boxshall, 1996

Tamaño: 0,6 mm **Familia:** Speleophriidae **Orden:** Misophrioida

Comentarios: Se conocen tres especies más en el género, *S. balearicus*, *S. scottocarloi* y *S. campaneri*, exclusivas de cuevas anquialinas de Mallorca, Bermuda y Palau, respectivamente.



AM&BCG

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



Palpophria aestheta Boxshall y Jaume, 1997**Tamaño:** 0,3-0,4 mm **Familia:** Palpophriidae **Orden:** Misophrioida**Comentarios:** *Palpophria aestheta* se caracteriza por la presencia de un palpo mandibular extraordinariamente largo, claramente visible incluso a poco aumento. Es la única especie descrita de la familia.

AM&BCG

DISTRIBUCIÓN**Distribución de la especie en La Corona****Distribución del género en el mundo**

MYSIDA

Los misidáceos cuentan con unas 780 especies marinas y de agua dulce, mayoritariamente pelágicas o hiperbénticas nadando cerca del fondo. Algunas especies son solitarias, pero la mayoría forma grandes grupos y son componentes importantes de la dieta de muchos animales marinos.

Los misidáceos son superficialmente similares a las gambas, con el cuerpo dividido en cabeza, tórax y abdomen. La cabeza y el tórax están cubiertos por un caparazón, que a diferencia del de las verdaderas gambas está libre en la parte posterior del tórax, y no unido a los últimos 4-5 segmentos torácicos. La cabeza lleva dos pares de antenas y un par de ojos pedunculados (ausentes en las especies cavernícolas) insertados a los lados de una prolongación anterior del caparazón o rostro. El primer y el segundo segmento torácicos portan apéndices modificados en maxilípedos para la alimentación. El resto de apéndices torácicos son similares entre sí, con exópodos filamentosos y a menudo setas natatorias. Los apéndices abdominales (pleópodos) están a menudo muy reducidos. Tanto los exópodos torácicos como los pleópodos se usan en la natación. Los urópodos son palmeados y forman una estructura similar a una cola, que lleva un par de estatocistos u órganos del equilibrio especializados en informar al animal de su posición en la columna de agua. Los sexos están separados y las hembras incuban los huevos y embriones en un marsupio ventral formado por los segmentos basales del último par de patas torácicas.

Mysida incluía tradicionalmente dentro del orden Mysidacea, junto a Lophogastrida y Stygiomysida,

ya que todos comparten una serie de caracteres plesiomórficos (ancestrales) dentro de Peracarida, incluyendo ojos pedunculados, caparazón bien desarrollado, branquias torácicas, corazón tubular y glándulas antenales y maxilares. En base a la retención de estas plesiomorfías, muchos especialistas sugirieron que Mysidacea debía representar uno de los primeros grupos en radiar a partir del ancestro de los Peracarida. Sin embargo, estudios más recientes basados en datos moleculares han mostrado que estos tres grupos representan de hecho linajes muy diferentes, y sin relación. Las relaciones dentro de Mysida no están todavía satisfactoriamente resueltas.

Diversidad de Mysida en ambientes subterráneos

Los misidáceos son comunes en cuevas anquialinas, a veces representados por especies marinas que buscan refugio en las zonas de entrada, y otras por verdaderas especies estigobias. Se conocen unos 30 misidáceos estigobios, la mayoría dentro de la familia Mysidae, de cuevas marinas, anquialinas y de agua dulce de África, Canarias, el Caribe, el Mediterráneo y la India. El origen de estas especies estigobias es diferente según el grupo, aunque la mayoría se ajusta al llamado "modelo de colonización zonal" que propone una colonización progresiva del ambiente subterráneo desde ambientes marinos o dulceacuícolas hipogeos, con poblaciones adaptándose progresivamente al nuevo ambiente conforme migran hacia zonas subterráneas más profundas.

Heteromysoides cotti Calman, 1932

Tamaño: 5-10 mm **Familia:** Mysidae **Orden:** Mysida

Identificación: Presenta un cuerpo similar a una gamba, con la cabeza y el tórax cubiertos por un caparazón (Fig. 37). Los dos pares de antenas se proyectan lateralmente desde la cabeza, que además lleva un par de ojos rojos muy visibles, ausentes en algunos individuos (Figs. 38 y 39 A y B). El tórax lleva varios apéndices con forma de patas, y el abdomen está claramente segmentado y tiene los apéndices reducidos. Los urópodos al final del cuerpo tienen forma de pala y forman una estructura similar a una aleta.

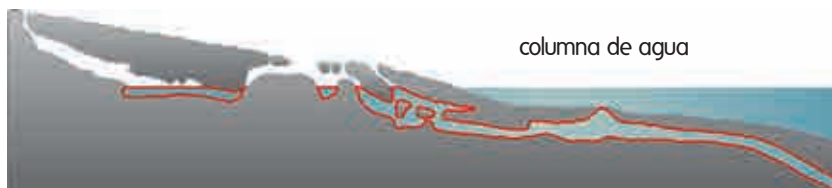
Hábitat: Columna de agua y crevículas a lo largo del Tubo de La Corona, así como pozos y charcos anquialinos alrededor de la isla.

Biología: Se alimenta de detritus que recoge de la columna de agua con sus apéndices torácicos. Es relativamente fácil de capturar con trampas cebadas, lo que indica que puede alimentarse de carroña. *Heteromysoides cotti* nada formando grandes grupos en Los Jameos del Agua, mientras que en el Túnel de la Atlántida se encuentra solo de manera solitaria o en grupos de 3-4 individuos, nadando entre las fisuras y grietas del fondo. En charcos y pozos suele aparecer solamente durante la noche, ocultándose durante el día en las grietas. Existen dos morfotipos diferentes en esta especie: los individuos de Los Jameos del Agua están pigmentados y presentan ojos rojos relativamente bien desarrollados, adaptados a zonas iluminadas (Fig. 39 A y B), mientras que los especímenes de las zonas oscuras de la cueva están totalmente despigmentados y carecen de ojos (Fig. 39 C y D). *Heteromysoides cotti* tiene sexos separados y las hembras incuban un par de voluminosos huevos en el marsupio formado por los segmentos modificados del último par de patas del tórax (Fig. 40).

Afinidades y origen: *Heteromysoides* consta de nueve especies tanto marinas como cavernícolas. Las especies subterráneas incluyen *H. stenoura* y *H. spongicola* de Grand Cayman, *H. dennisi* de Grand Bahama y *H. simplex* de Okinawa (Japón), todas en agua salada. El origen de estas especies cavernícolas aún no ha sido investigado, pero todas parecen derivar de ancestros marinos de aguas someras.

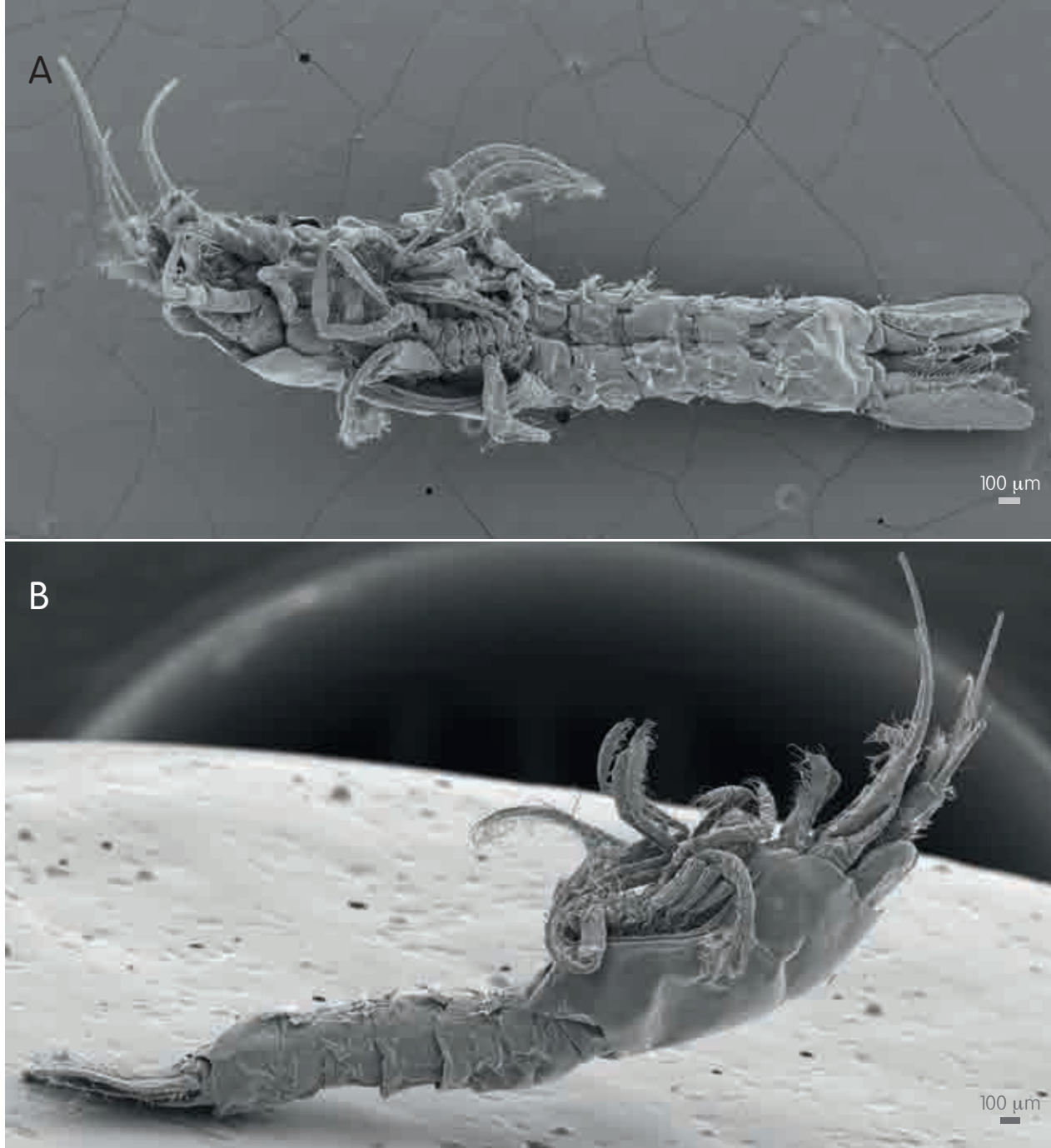
DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



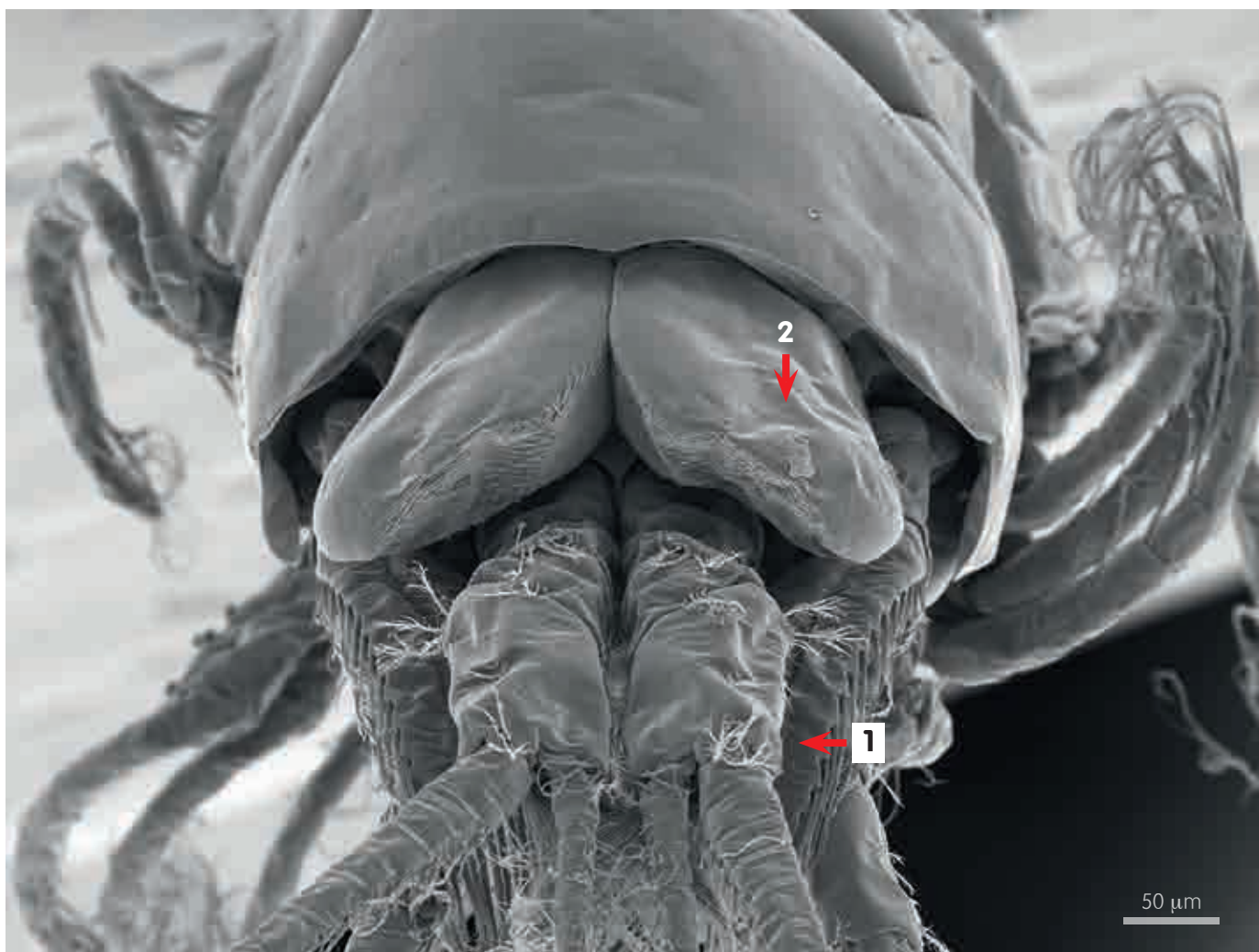
Distribución del género en el mundo





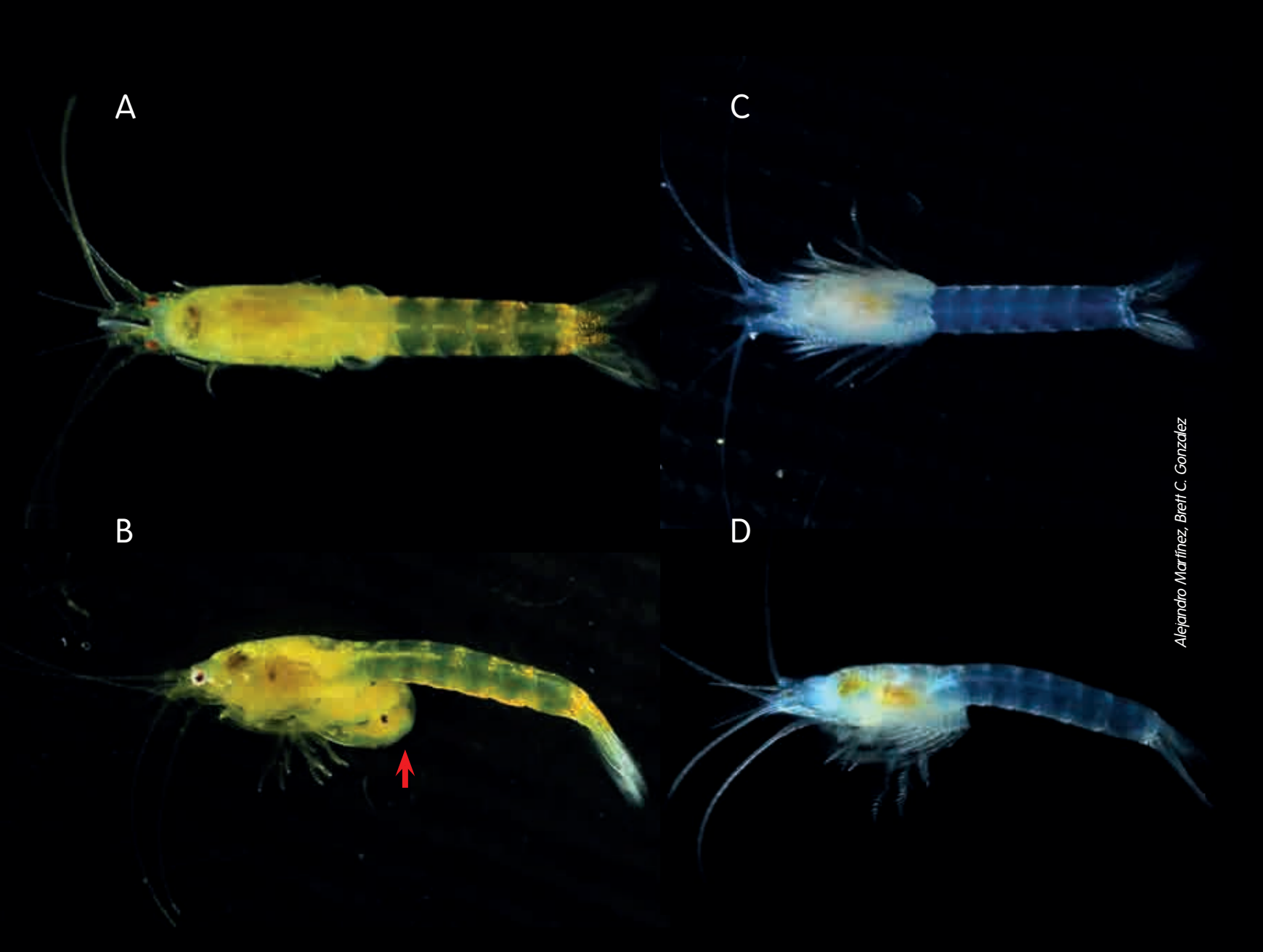
Alejandro Martínez, Brett C. Gonzalez

Figura 37. Microfotografía electrónica de *Heteromysoides cotti* de Los Jameos del Agua, en vista (A) ventral y (B) lateral.



Alejandro Martínez, Brett C. Gonzalez

Figura 38. Microfotografía electrónica de la parte anterior de *Heteromysoides cotti* de Los Jameos del Agua. En la parte anterior son claramente visibles un par de antenas birrámeas (1) bajo un par de ojos pedunculados (2).



Alejandro Martínez, Brett C. González

Figura 39. *Heteromysoides cotti* de Los Jameos del Agua (**A-B**) y del Túnel de la Atlántida (**C-D**). Los especímenes del Túnel de la Atlántida son despigmentados y ciegos, mientras que los de Los Jameos del Agua tienen pigmentación y ojos. El marsupio para incubar los huevos (flecha) es claramente visible en la zona media ventral del cuerpo del ejemplar pigmentado.



Juan Valenciano

Figura 40. *Heteromysoides cotti* de Los Jameos del Agua llevando dos embriones en desarrollo dentro del marsupio (flecha) al final del tórax.

THERMOSBAENACEA

Thermosbaenacea es un grupo pequeño de extraños peracáridos con cerca de 34 especies. Originalmente descritos a partir de una especie de manantiales termales del norte de África, el resto de especies es exclusivamente subterráneo, con algunas especies en capas profundas de gravas supralitorales o en lechos fluviales. Aunque lo más probable es que los termosbenáceos compartan un ancestro común marino, la mayoría habita aguas dulces subterráneas, con solo cinco especies en agua salada.

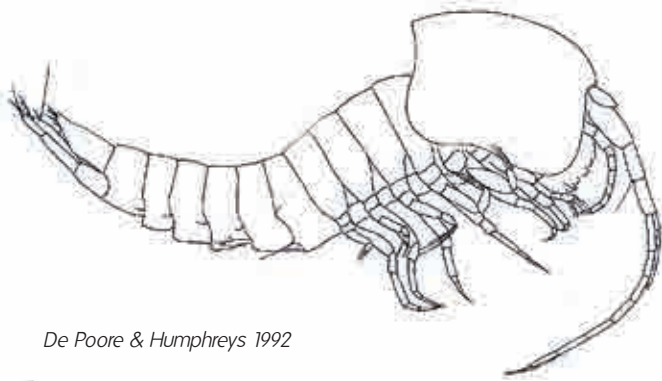
Todos los termosbenáceos carecen de ojos y pigmentación. El cuerpo es aproximadamente cilíndrico, con un caparazón corto cubriendo la cabeza y el primer segmento torácico. El tórax se divide en siete segmentos. El primer segmento torácico lleva un par de maxilípedos, mientras que cada uno de los siguientes porta un par de patas birrámeas, con el endópodo utilizado para la locomoción y el exópodo palmeado para la respiración. El abdomen consta de seis segmentos, con apéndices reducidos solo en los dos primeros. El telson está unido al último segmento abdominal, portando un par de apéndices articulados. Los termosbenáceos tienen sexos separados y las hembras incuban los hue-

vos y embriones cerca de la cabeza, en un marsupio dorsal formado por el caparazón.

Aunque los termosbenáceos han sido tradicionalmente colocados en Peracarida, su inclusión en el grupo aún se debate ya que incuban los embriones en la zona dorsal de la cabeza, y no en un marsupio ventral como otros peracáridos (ver Mysida). Las relaciones internas del grupo han sido poco investigadas, y el orden se divide en las familias Monodellidae, Thermosbaenidae, Halosbaenidae y Tulumellidae.

Diversidad de termosbenáceos en ambientes subterráneos

Los termosbenáceos son exclusivos de aguas subterráneas y muestran un patrón de distribución coincidente con las costas del antiguo Mar de Tethys. Thermosbaenacea se considera un grupo relictico originado a partir de varios eventos de colonización independientes del medio subterráneo por ancestros de aguas marinas someras, seguidos de procesos de especiación relacionados con cambios en el nivel del mar.



De Poore & Humphreys 1992

Halosbaena fortunata Bowman y Iliffe, 1996

Tamaño: 2-2,5 mm **Familia:** Halosbaenidae **Orden:** Thermosbaenacea

Identificación: Aunque es algo similar a *Heteromysoides cotti*, *H. fortunata* carece tanto de ojos como de pedúnculos oculares. Además, en *H. fortunata* el caparazón cefálico es más corto y solo cubre los segmentos más anteriores del tórax; y los apéndices abdominales están ausentes excepto los dos primeros pares. Las hembras incuban los huevos en una cavidad formada en la zona dorsal del caparazón y no en un marsupio ventral, como en el misidáceo.

más anteriores del tórax; y los apéndices abdominales están ausentes excepto los dos primeros pares. Las hembras incuban los huevos en una cavidad formada en la zona dorsal del caparazón y no en un marsupio ventral, como en el misidáceo.

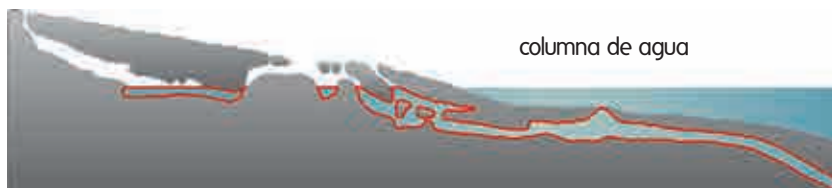
Hábitat: Columna de agua del Túnel de la Atlántida y la Cueva de los Lagos, así como en pozos anquialinos de Lanzarote.

Biología: *Halosbaena fortunata* es una especie relativamente rara, y normalmente se ven pocos individuos nadando a varios metros del fondo y de las paredes de la cueva. La distribución de *Halosbaena* en pozos alrededor de la isla indica que esta especie puede dispersarse a través de crevículos.

Afinidades y origen: *Halosbaena* consta de cinco especies de cuevas y ambientes intersticiales de las islas Canarias, el Caribe, Japón, Australia y Christmas. *Halosbaena acanthura*, del Caribe y *H. fortunata* de Canarias, se encuentran en aguas totalmente salinas, mientras que *H. daionensis* de Japón y *H. tulki* de Australia (en la imagen) habitan charcos de agua dulce en el interior de cuevas. El género *Halosbaena* presenta una distribución tethyana, con todas sus especies distribuidas alrededor de las costas del antiguo mar Tethys.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



CUMACEA

Cumacea incluye 1.400 especies de peracáridos marinos típicos de fondos fangosos y arenosos, especialmente en sedimentos con abundante materia orgánica, donde muestran una distribución en agregados. La mayoría de las especies vive semienterradas en las capas superficiales del sedimento, excavando con los apéndices traseros y alimentándose de detritus depositados entre los granos de arena. Algunas especies construyen tubos y son suspensívoras, mientras que otras son predatoras de pequeños organismos.

El cuerpo de los cumáceos es muy característico, con la cabeza y el tórax bien definidos y diferenciados, seguidos de un abdomen muy estrecho. La cabeza tiene un rostro muy pronunciado, con un par de ojos insertados en su base. El primer par de antenas lleva dos flagelos, uno largo exterior y uno corto interior; mientras que el segundo par presenta un marcado dimorfismo sexual, siendo corto en las hembras y largo y bien desarrollado en los machos. El tórax porta varios pares de apéndices con forma de patas, utilizados en la locomoción. El abdomen carece de apéndices, excepto un par de urópodos con forma de letra "V" en el último segmento.

Los cumáceos se incluyen dentro de los peracáridos, aunque su posición exacta permanece in-

cierta. El orden se divide en ocho familias y 100 géneros, aunque sus relaciones aún no han sido investigadas.

Cumáceos en ambientes subterráneos y en La Corona

Los cumáceos son comunes tanto en cuevas marinas como anquialinas, aunque la mayoría ocupa solo los sedimentos cerca de zonas de entrada. La mayor parte de registros procede de "blue holes" oceánicos de Bahamas, y de tubos volcánicos poco profundos o de cuevas marinas de erosión en Canarias.

En La Corona *Speleocuma guanche* (Fig 41 A) e *Iphinoe cf. canariensis* (Fig 41 B) son los únicos cumáceos conocidos, ambos de los sedimentos de Montaña de Arena. *Speleocuma guanche* es una especie estigófila común en cuevas marinas de Canarias y pertenece a un género monoespecífico relacionado con los géneros noratlánticos *Manco-cuma*, *Pseudoleptocuma* y *Spilocuma*, sugiriendo que la diversificación del grupo podría relacionarse con eventos vicariantes ligados con la apertura del Atlántico (130 Ma). *Iphinoe canariensis* es una especie marina, común en sedimentos someros de todas las islas, y pertenece a un género cosmopolita con más de 40 especies.

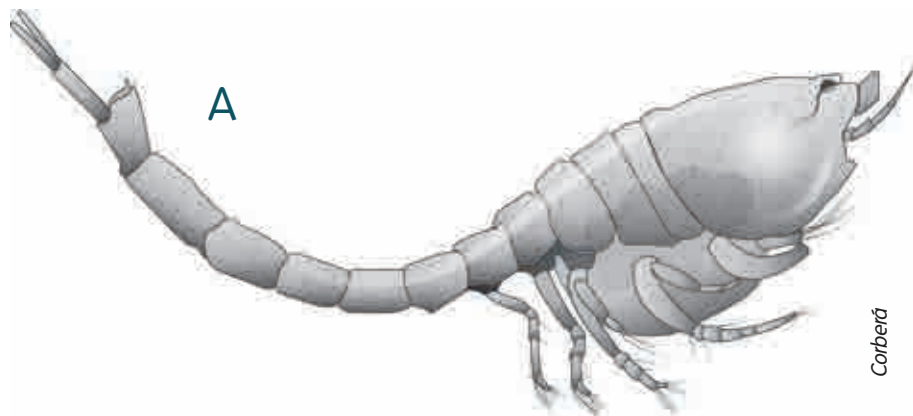
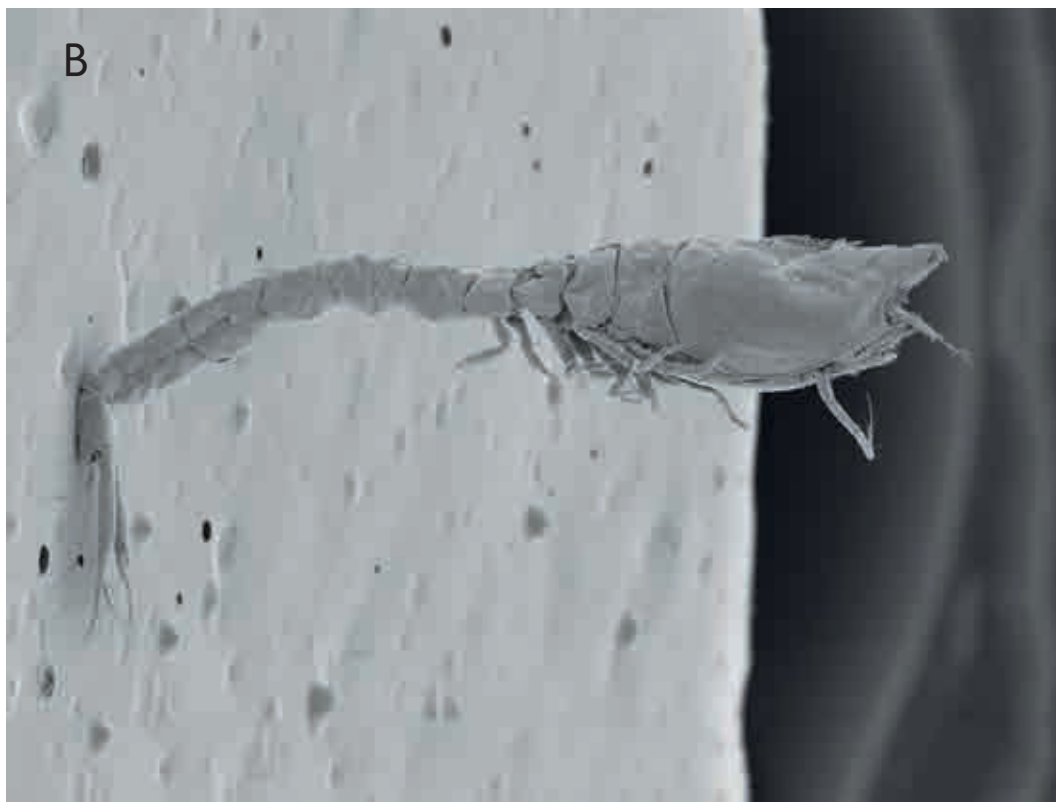


Figura 41. Dibujo de *Speleocuma guanche* (A) y microfotografía electrónica de *Iphinoe* cf. *canariensis* (B), ambas de los sedimentos de la Montaña de Arena. Estas especies se encuentran también en los sedimentos de cuevas marinas de Canarias.



Alejandro Martínez

AMPHIPODA

Amphipoda es uno de los grupos de crustáceos más diversos, con 7.000 especies y más de 100 familias ampliamente distribuidas en ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres. La mayoría de los anfípodos mide entre 5-10 mm, aunque existen formas de aguas profundas de hasta 34 cm de longitud, así como especies intersticiales que apenas alcanzan 1 mm.

Los anfípodos tienen el cuerpo comprimido lateralmente y con apariencia de gamba. Sin embargo, en contraste con las gambas, los anfípodos carecen de caparazón, tienen ojos sésiles, y tórax y abdomen no están claramente diferenciados. La cabeza porta dos pares de antenas normalmente bien desarrolladas, así como las piezas bucales. El tórax típicamente se compone de ocho segmentos, cada uno con un par de apéndices o pereiópodos (patas) con coxas (primer segmento de cada pereiópodo, cercano a su inserción en el cuerpo) normalmente de gran tamaño, incrementando la apariencia de compresión del cuerpo. El primer par de apéndices torácicos está modificado y forma los maxilípedos, utilizados en la alimentación, mientras que el segundo y el tercer par forman pinzas o gnatópodos. Los demás apéndices del tórax son simples, con forma de pata y utilizados para la locomoción. El abdomen consta de seis segmentos, los primeros tres (pleosoma) con sendos pares de pleópodos usados para nadar, respirar y ventilar los huevos; y los tres últimos (urosoma) con urópodos dirigidos hacia atrás y

utilizados para saltar, excavar o nadar, dependiendo de las especies.

Los anfípodos se incluyen dentro de Peracarida (Cuadro 3). y se dividen en los subórdenes Gammaroidea, Ingolfiellidea y Caprelliidea. Los gammáridos son el grupo más diverso, con más de 6.000 especies marinas, dulceacuícolas y terrestres; mientras que los ingolfiélidos cuentan solo con unas 500 especies intersticiales de aguas dulces y marinas, y los caprélidos unas 200 especies epibénticas de sustratos duros.

Diversidad de anfípodos en ambientes subterráneos

Aproximadamente el 12% de las 7.000 especies de anfípodos habita ambientes subterráneos, tanto marinos como de agua dulce, e incluye especies estigobias y estigófilas. La mayor parte de las especies estigobias está concentrada en 12 familias, siendo las más diversas Bogidiellidae, Crangonyctidae, Hadziidae, Pseudoniphargidae y Niphargidae (en Gammaroidea), e Ingolfiellidae (en Ingolfielloidea). Aunque cada uno de estos linajes presenta una historia evolutiva diferente, muchos parecen haberse diversificado por vicarianza relacionada con tectónica de placas y cambios en el nivel del mar (como Crangonyctidae, Niphargidae y Pseudoniphargidae). La colonización del medio subterráneo a partir de ambientes de aguas profundas ha sido propuesta solo para algunos grupos, como Pardaliscidae.



De Vonk et al. 1999

Bogidiella uniramosa Stock y Rondé-Broekhuizen, 1987

Tamaño: 1,5-2,5 mm **Familia:** Bogidiellidae **Orden:** Gammaroidea

Identificación: *Bogidiella uniramosa* se diferencia de otros anfípodos de La Corona por su pequeño tamaño, así como su cuerpo despigmentado, alargado y comprimido lateralmente. La cabeza carece de ojos y lleva dos pares de antenas con pocos segmentos en comparación con otros anfípodos de la cueva. Los gnatópodos son pequeños, y llevan pocas espinas internas

robustas. Los urópodos son simples, con varias espinas terminales.

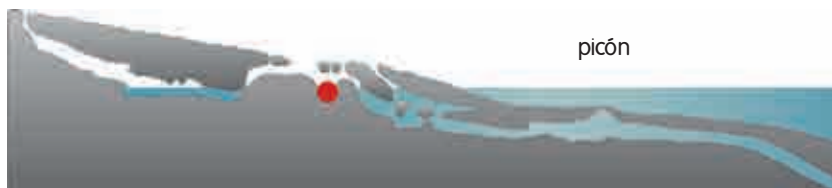
Hábitat: Intersticial en el picón de Los Jameos del Agua, así como en varios pozos, salinas y grava de zonas supralitorales marinas.

Biología: *Bogidiella* es exclusivamente bentónica y nunca se encuentra nadando en la columna de agua. Los animales se desplazan entre los granos de arena o picón gracias a sus pequeños y estilizados cuerpos, alimentándose de detritus y bacterias.

Afinidades y origen: *Bogidiella uniramosa* pertenece a la familia Bogidiellidae, que incluye más de 110 especies distribuidas por todo el mundo en todo tipo de ambientes subterráneos marinos, salobres o dulceacuícolas. La mayoría de las especies, no obstante, se conoce de las cuencas del Mediterráneo y del Caribe. Los bogidiélidos probablemente se adaptaron al medio subterráneo como resultado de varios eventos independientes de colonización, tal vez a través de medios intersticiales marinos y en relación a cambios en el nivel del mar. *Bogidiella uniramosa* probablemente colonizó La Corona a partir de ambientes intersticiales marinos.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Liagoceradocus acutus (Andres, 1978)

Tamaño: 7-10 mm **Familia:** Hadziidae **Orden:** Gammaridea

Identificación: *Liagoceradocus acutus* es un anfípodo grande, sin ojos ni pigmentación. Aunque se asemeja el primer par de antenas más largo que el segundo, a *Spelaeonicippe buchi*, *L. acutus* tiene el primer par de antenas más largo que el segundo, y los gnatópodos más pequeños y pilosos (Figs. 42 y 43) y los urópodos característicamente foliados.

Hábitat: Columna de agua y picón de Los Jameos del Agua, el Túnel de la Atlántida y la Cueva de Los Lagos. Es la especie más frecuente en los pozos anquialinos de la isla.

Biología: *Liagoceradocus acutus* es muy común en la columna de agua, donde se observa a menudo individuos solitarios con los apéndices extendidos para mantener la flotabilidad (Fig. 45) o nadando con los pereiópodos durante cortos lapsos de tiempo. En pozos o en Los Jameos del Agua, esta especie es más común en el picón, donde forma grupos mayores, sobre todo de juveniles. *Liagoceradocus acutus* se alimenta de detritus o carroña, como indica el hecho de que sea frecuentemente capturada con trampas cebadas.

Afinidades y origen: Hadziidae es una familia de anfípodos muy diversa y cosmopolita, con numerosas especies intersticiales y creviculares. La sistemática del grupo y la validez de muchos de sus géneros necesita ser revisada en un contexto filogenético. El género *Liagoceradocus* consta de seis especies, todas ellas distribuidas en cuevas y charcos anquialinos del Indopacífico, incluyendo Australia Occidental, Samoa, Salomón, Fiji y Hawaii. Sin embargo, como la validez del género *Liagoceradocus* es debatida y sus relaciones internas permanecen sin investigar, es difícil proponer un escenario evolutivo para el origen de la especie de Lanzarote.



Juan Valenciano

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



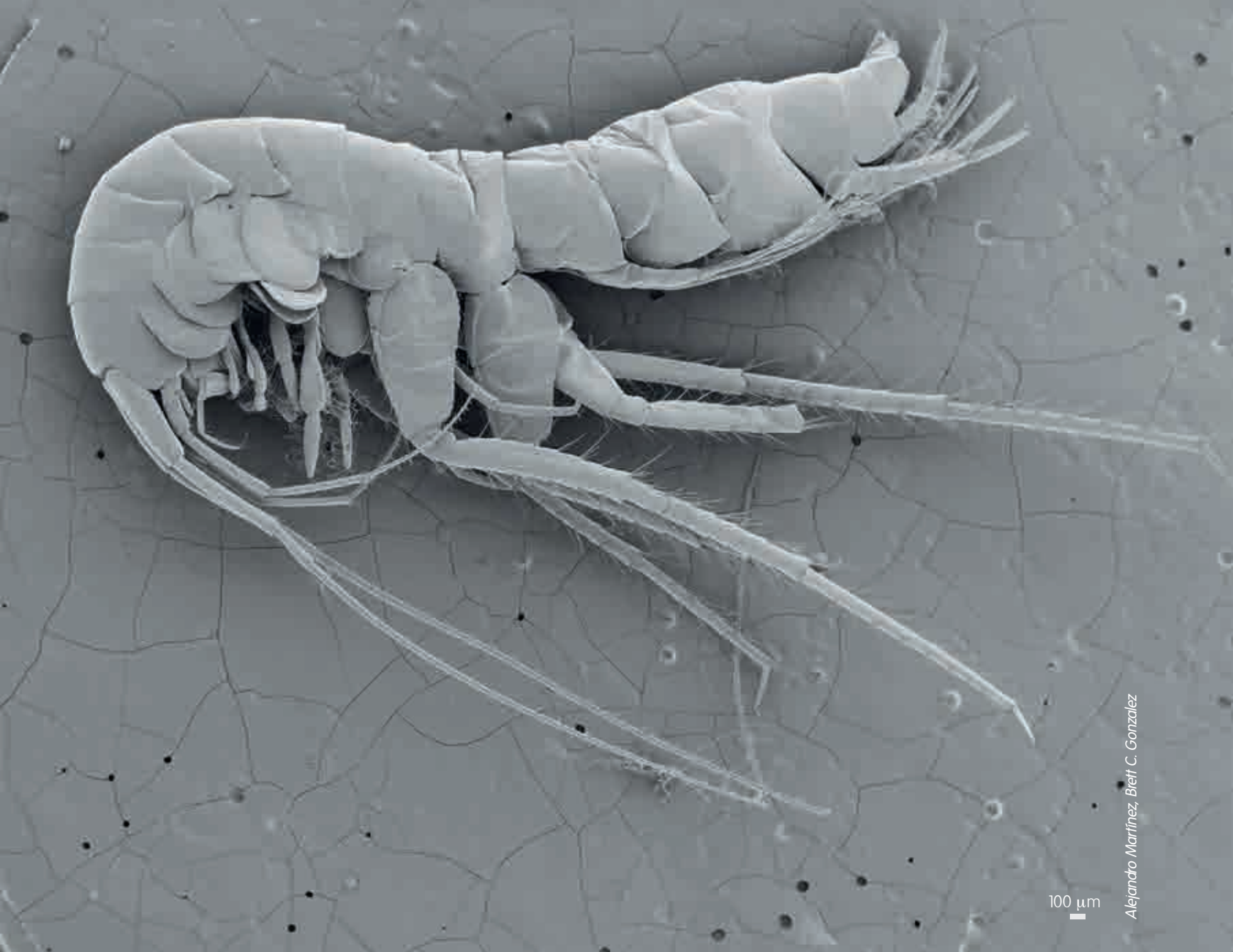


Figura 42. Microfotografía electrónica de *Liagoceradocus acutus*.

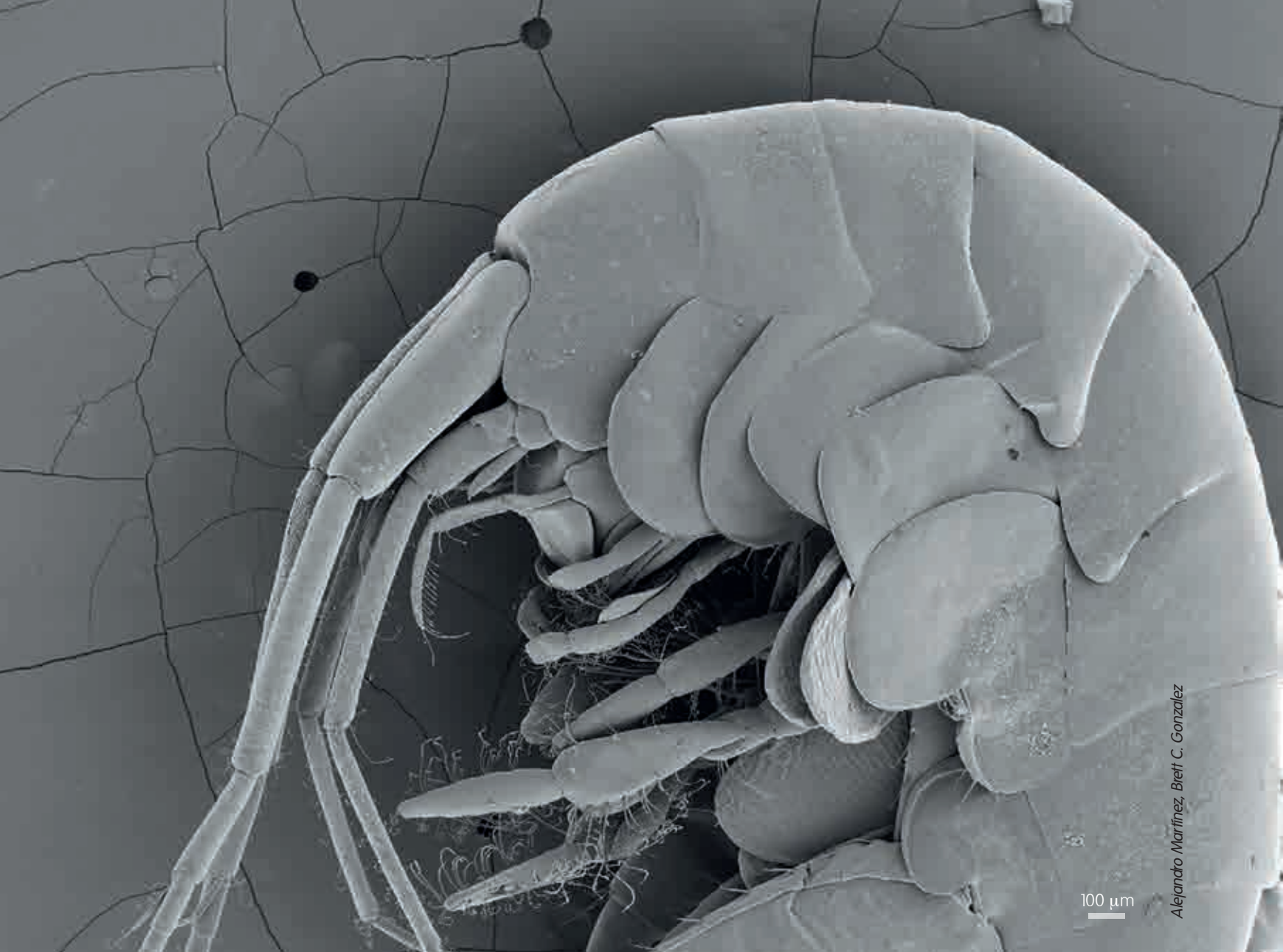


Figura 43. Microfotografía electrónica de la cabeza de *Liagoceradocus acutus*.

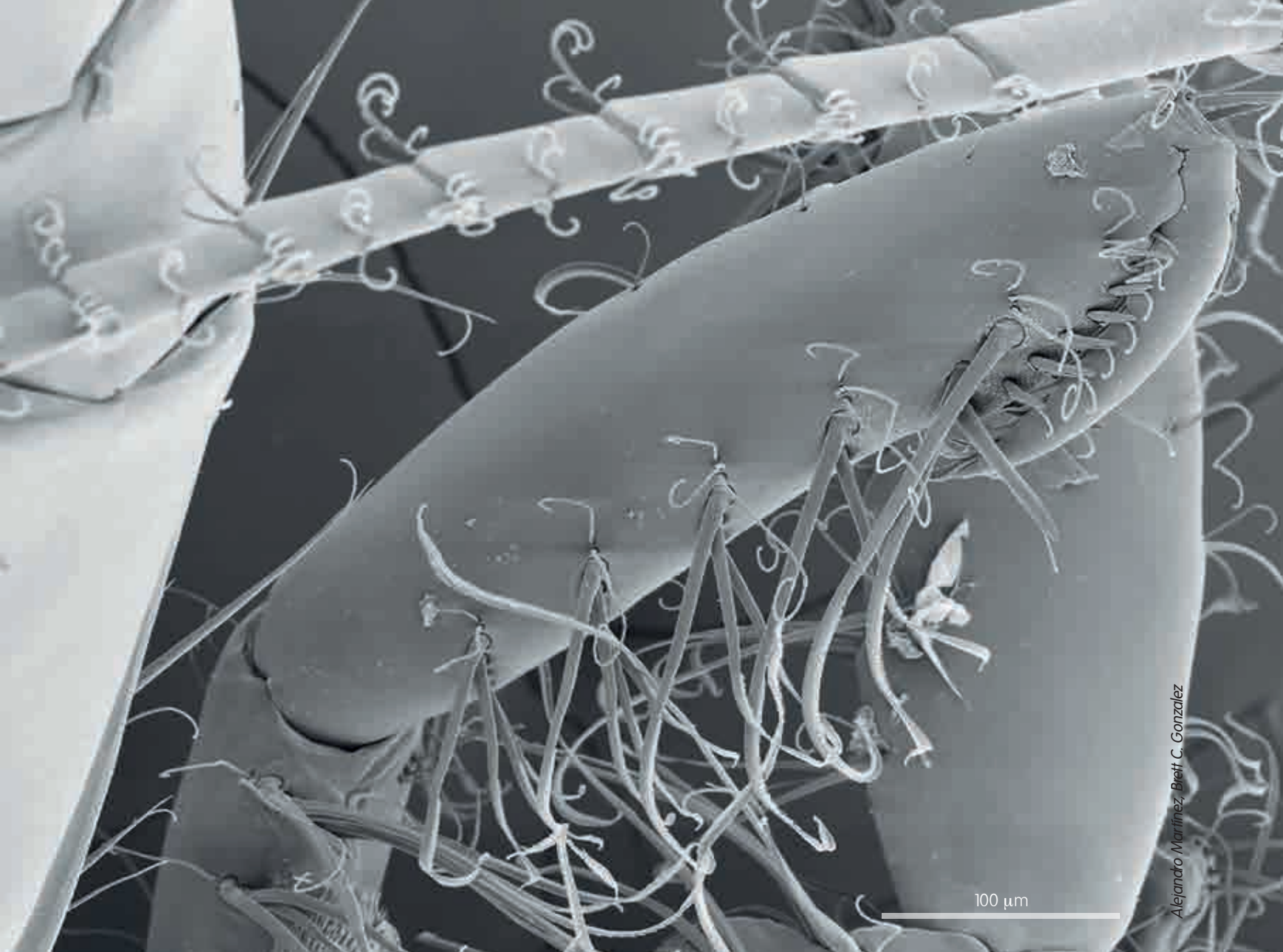


Figura 44. Microfotografía electrónica del segundo gnatópodo (pinza) de *Liagoceradocus acutus*.



Juan Valenciano

Figura 45. *Liagoceradocus acutus*
en la columna de agua.



Sergio González

Parhyale multispinosa Stock, 1987

Tamaño: 5-12 mm **Familia:** Hyalidae **Orden:** Gammaroidea

Identificación: *Parhyale multispinosa* se reconoce por la pigmentación parda, sus ojos compuestos bien desarrollados, la presencia de grandes coxas en las patas que le dan al cuerpo un aspecto marcadamente comprimido (Fig. 46), la forma de los gnatópodos (Figs. 47 y 48), así como los urópodos cortos y robustos (Fig. 49).

Hábitat: Epibéntico en las zonas iluminadas de Los Jameos del Agua y el Túnel de la Atlántida, y en charcos anquialinos a lo largo de Lanzarote.

Biología: *Parhyale multispinosa* es bentónico y se encuentra siempre cerca del fondo en densidades relativamente altas (Fig. 50), alimentándose de detritus o carroña, como indican las enormes cantidades de ejemplares que pueden capturarse usando trampas cebadas.

Afinidades y origen: *Parhyale* es un género de anfípodos marinos típico de charcos intermareales en zonas tropicales y subtropicales. *Parhyale multispinosa* carece de adaptaciones troglomórficas, y probablemente evolucionó a partir de ancestros marinos de zonas intermareales costeras. Se conocen varias especies marinas del género de charcos anquialinos de Hawái y La Palma, por lo que se ha postulado que la separación genética de *P. multispinosa* se debe a la presencia de extensos ecosistemas anquialinos en Lanzarote, que han favorecido el aislamiento de las poblaciones de este anfípodo al penetrar tierra adentro.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Alejandro Martínez, Brett C. González

Figura 46. Microfotografía electrónica de *Parhyale multispinosa* en visión lateral.

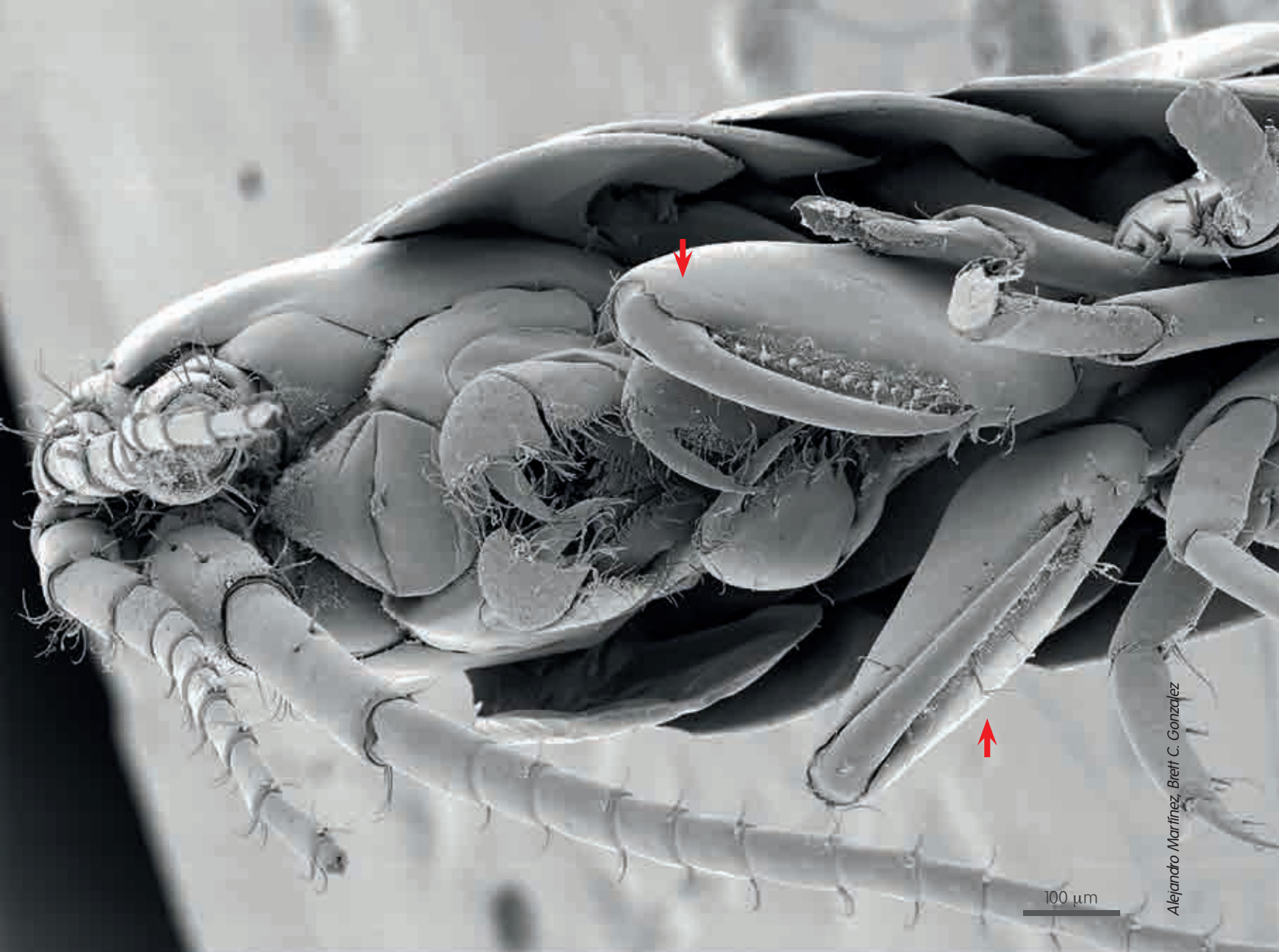
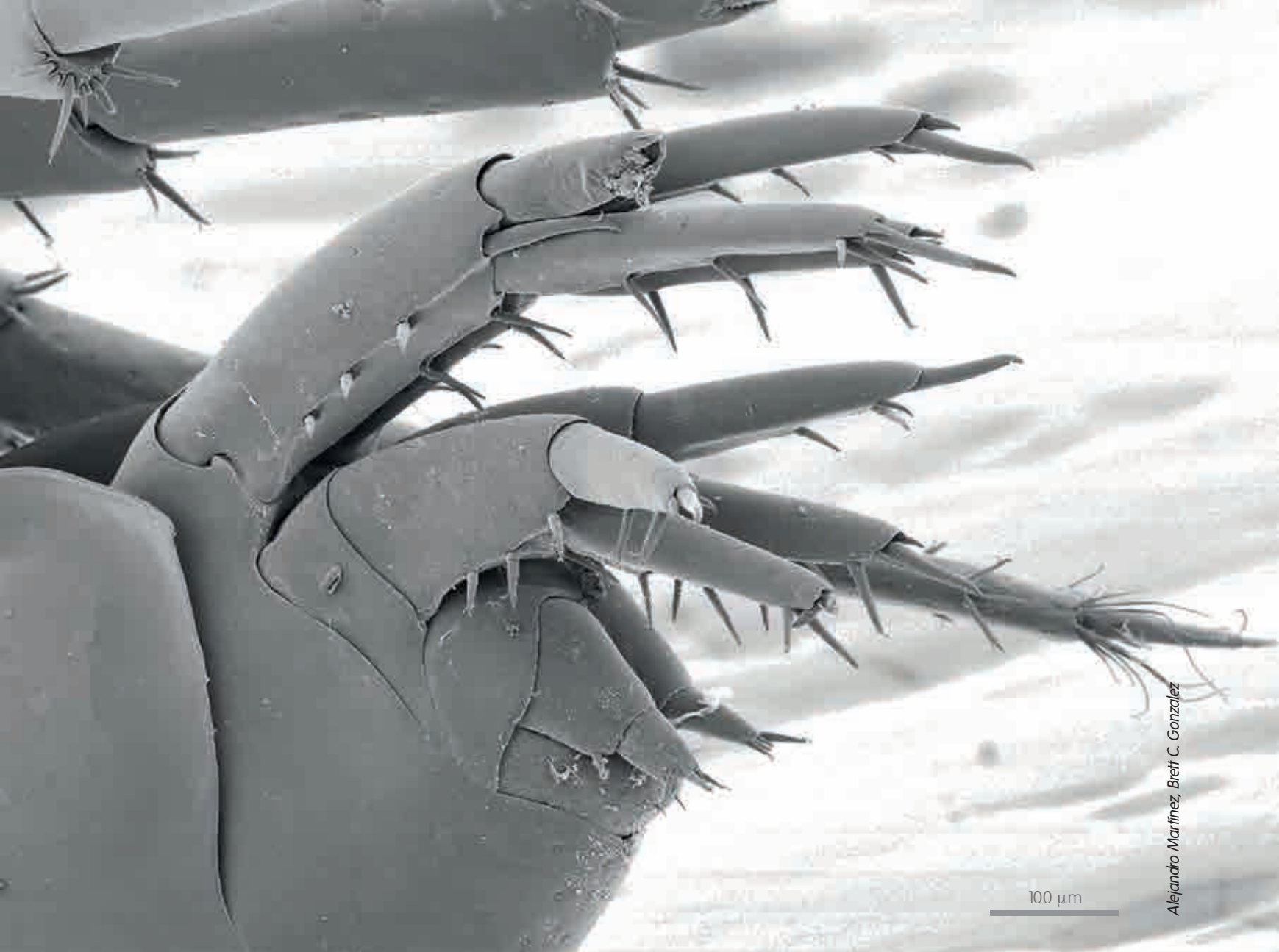


Figura 47. Microfotografía electrónica de las piezas bucales de *Parhyale multispinosa*. Resalta el segundo par de gnatópodos (pinzas) por su gran tamaño (flechas)



Alejandro Martínez, Brett C. González

Figura 48. Microfotografía electrónica de las piezas bucales de *Parhyale multispinosa*: (1) maxilípodo, (2) primero gnatópodo, (3) segundo gnatópodo.



Alejandro Martínez, Brett C. Gonzalez

Figura 49. Microfotografía electrónica de los urópodos del extremo posterior de *Parhyale multispinosa*.



Juan Valenciano

Figura 50. *Parhyale multispinosa* alimentándose de diatomeas en Los Jameos del Agua.



Spelaeonicippe buchi (Andres, 1975)

Tamaño: 60-80 mm **Familia:** Pardaliscidae **Orden:** Gammaridea

Identificación: *Spelaeonicippe buchi* es el anfípodo más grande La Corona. Se reconoce por la falta de ojos y de pigmentación, sus largas antenas, el primer par más largo que el segundo, el gran tamaño de sus gnatópodos (Figs. 51 y 52) y la ausencia de urópodos palmeados.

Hábitat: Columna de agua de la cueva, siendo una de las especies más comunes de las zonas oscuras de La Corona.

Biología: *Spelaeonicippe buchi* se mantiene en la columna de agua extendiendo sus apéndices, nadando a veces durante cortos periodos utilizando sus pereiópodos (Fig. 53). Normalmente solitario, se encuentra siempre separado de las paredes y del fondo de la cueva mientras se alimenta de detritus en suspensión o de carroña.

Afinidades y origen: El género *Spelaeonicippe* incluye *S. buchi* y *S. provo*, esta última endémica de cuevas anquialinas de Middle Caicos, Providenciales y Exuma Cays, en el Caribe. El género pertenece a la familia Pardaliscidae que incluye mayoritariamente especies de aguas profundas. Por ello se ha propuesto que *Spelaeonicippe* se originó a partir de un ancestro que colonizó cuevas anquialinas desde aguas profundas a través de ambientes creviculares, diversificándose posteriormente por vicarianza en relación a la apertura del Atlántico.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Figura 51. Microfotografía electrónica de la cabeza de *Spelaeonicippe buchi*, en visión ventral, mostrando piezas bucales, antenas y gnatópodos (pinzas).



Figura 52. (A) Microfotografía electrónica de un gnatópodo de *Spelaeonicippe buchi*. Detalle de estructuras del gnatópodo.



Juan Valenciano

Figura 53. *Spelaeonicippe buchi* nadando en la columna de agua del Túnel de la Atlántida.

ISOPODA

Isopoda es el segundo orden más diverso de crustáceos peracáridos, con más de 4.000 especies marinas, dulceacuícolas, terrestres y parásitas. Muchos isópodos son bentónicos y reptan sobre el fondo o se mueven entre los granos de arena, aunque la mayor parte de las especies también puede nadar durante cortos lapsos de tiempo

Los isópodos tienen el cuerpo deprimido dorsoventralmente, con la cabeza en forma de escudo y sin caparazón. Las antenas son cortas, y el primer par está a menudo ausente. Los ojos, si están presentes, son sésiles. El tronco se divide en tórax y abdomen, aunque la división entre las dos regiones no es clara. El primer y a veces el segundo par de apéndices torácicos está modificado en un par de maxilípedos, mientras que el resto forman patas locomotoras. Los apéndices abdominales (pleópodos) se utilizan normalmente para nadar o respirar.

Isopoda pertenece al superorden Peracarida (Cuadro 3) y se divide en 11 subórdenes, aunque su

monofilia y relaciones aún no ha sido investigadas filogenéticamente.

Isópodos en ambientes subterráneos

Los isópodos son comunes en ambientes subterráneos anquialinos, con la mayor parte de las especies descritas en las familias Cirolanidae, con más de 100 especies estigobias en la cuenca del Caribe y Australia, y Asellidae en el Atlántico Oriental y el Mediterráneo. También hay numerosas especies estigobias en las familias Anthuridae, Leptanthuridae y Microcerberidae, sobre todo dentro de los géneros *Cyathura* y *Curassanthura*, que presentan una distribución disjunta en ambientes anquialinos e intersticiales; y el género *Microcerberus*, con estigobios intersticiales muy comunes en agua dulce. El origen de las especies estigobias del orden ha sido relacionado con cambios en el nivel del mar durante el Cenozoico (55 Ma) o el Cretácico (135 Ma) según los grupos.



Curassanthura canariensis Wägele, 1985

Tamaño: 10-20 mm **Familia:** Leptanthuridae **Orden:** Anthuroidea

Identificación: La cabeza es cuadrangular y porta un par de antenas cortas y piezas bucales bien desarrolladas (Fig. 54 A y B). El tronco es largo y claramente segmentado. Cada segmento está equipado con un par de patas unirrámeas y largas (Fig. 55), a excepción del primero que está formado por un par de poderosos gnatópodos. Los urópodos y el telson de los últimos segmentos del cuerpo están dirigidos hacia atrás y formando una estructura foliada característica (Fig. 56).

Hábitat: Acumulaciones de picón a lo largo de La Corona, aunque es más común en Los Jameos del Agua. A veces pueden observarse individuos aislados en la columna de agua, o arrastrándose sobre el fondo.

Biología: *Curassanthura canariensis* es una especie bentónica que se mueve entre el picón y los crevículos de las paredes del tubo. La presencia de piezas bucales en estilete sugiere que se trata de una especie depredadora, aunque apenas se conocen detalles sobre su alimentación. *Curassanthura* presenta fototactismo negativo y evita la luz, escondiéndose rápidamente cuando es iluminada por buceadores.

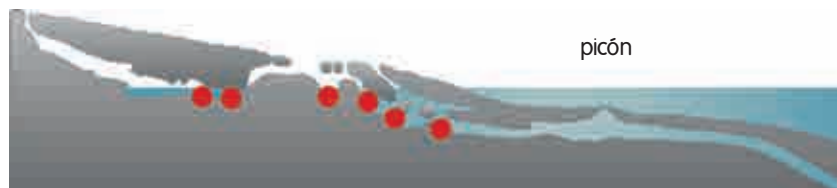
Afinidades y origen: *Curassanthura* pertenece a Anthuroidea, un suborden de isópodos dominado por especies intersticiales y creviculares, con cuerpos relativamente pequeños y vermiformes adaptados a moverse a través de los estrechos huecos entre la grava o grietas en las rocas. Aunque las relaciones dentro de Anthuroidea no han sido investigadas, *Curassanthura* se incluye en la familia Leptanthuridae. Esta familia consta de otras 96 especies descritas distribuidas por todos los océanos, con otro representante cavernícola: la especie *Bunderanthura bundera*, recientemente descrita de las secciones de agua dulce de Bundera Sinkhole (Australia Occidental). El género *Curassanthura* consta de cuatro especies, todas estigobias: *C. canariensis* en Lanzarote, *C. halma* en Curaçao y Bonaire, *C. jamaicensis* en Jamaica, y *C. bermudensis* en Bermuda, habiéndose propuesto que esta distribución es el resultado de varios eventos de colonización a partir de poblaciones marinas seguidos de vicarianza posterior en relación a la apertura del Atlántico.



Juan Valenciano

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo



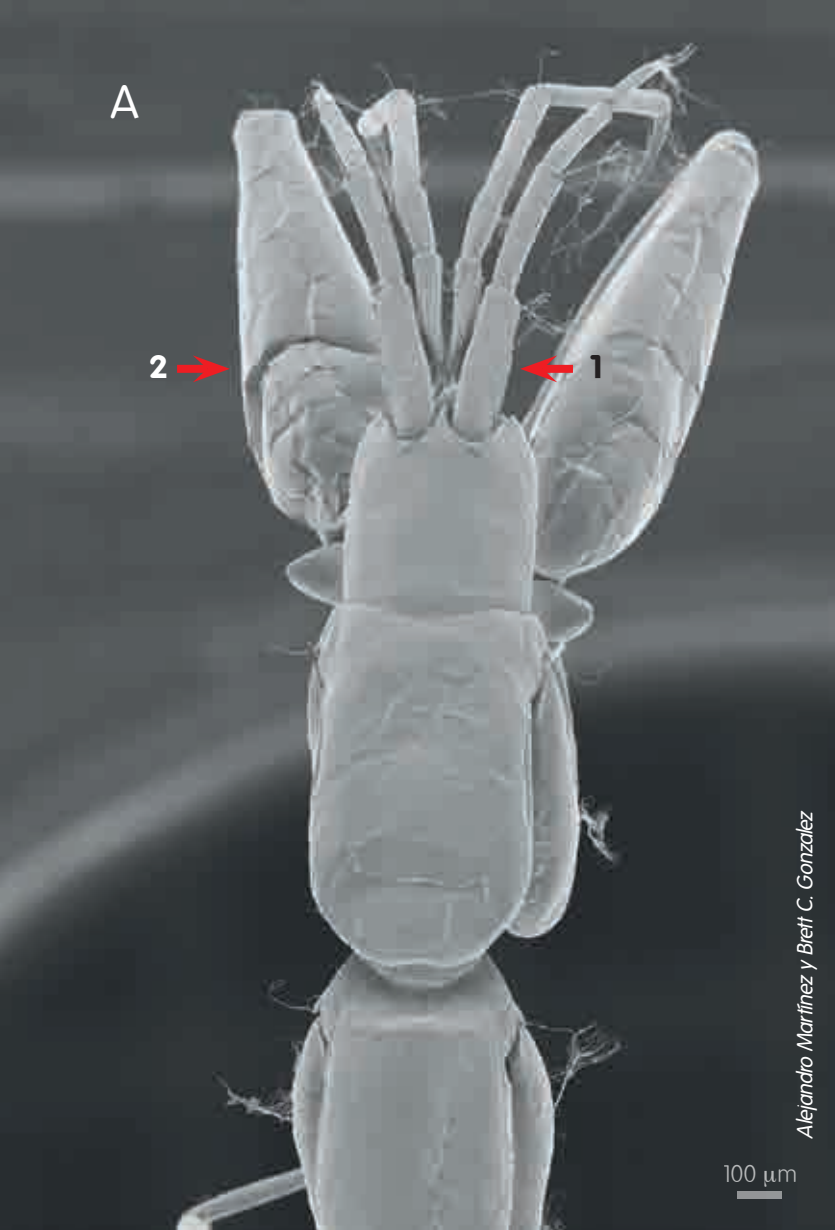
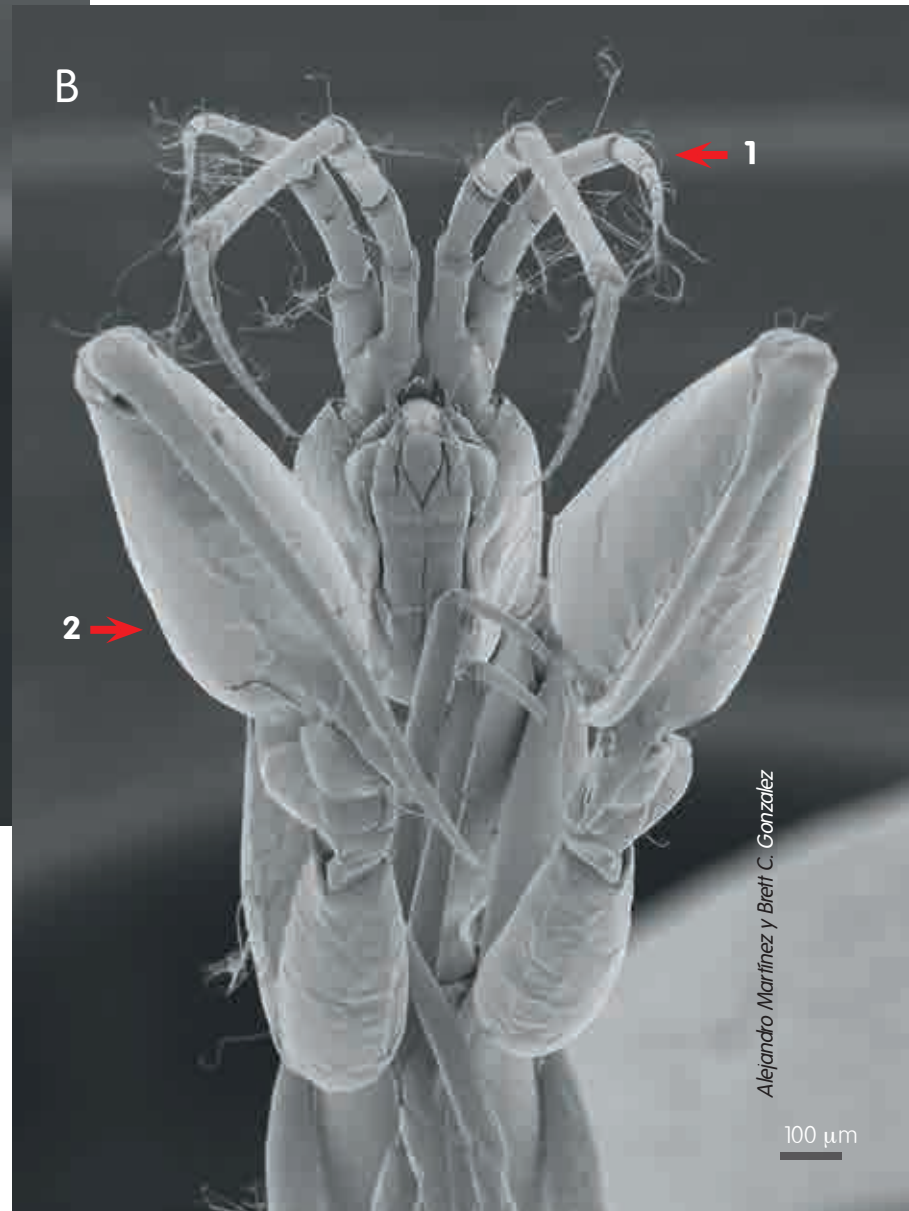


Figura 54. Microfotografía electrónica de la cabeza de *Curassanthura canariensis*. (A) Vista dorsal y (B) ventral. Antenas (1) y gnatópodos (2) visibles en ambas imágenes.



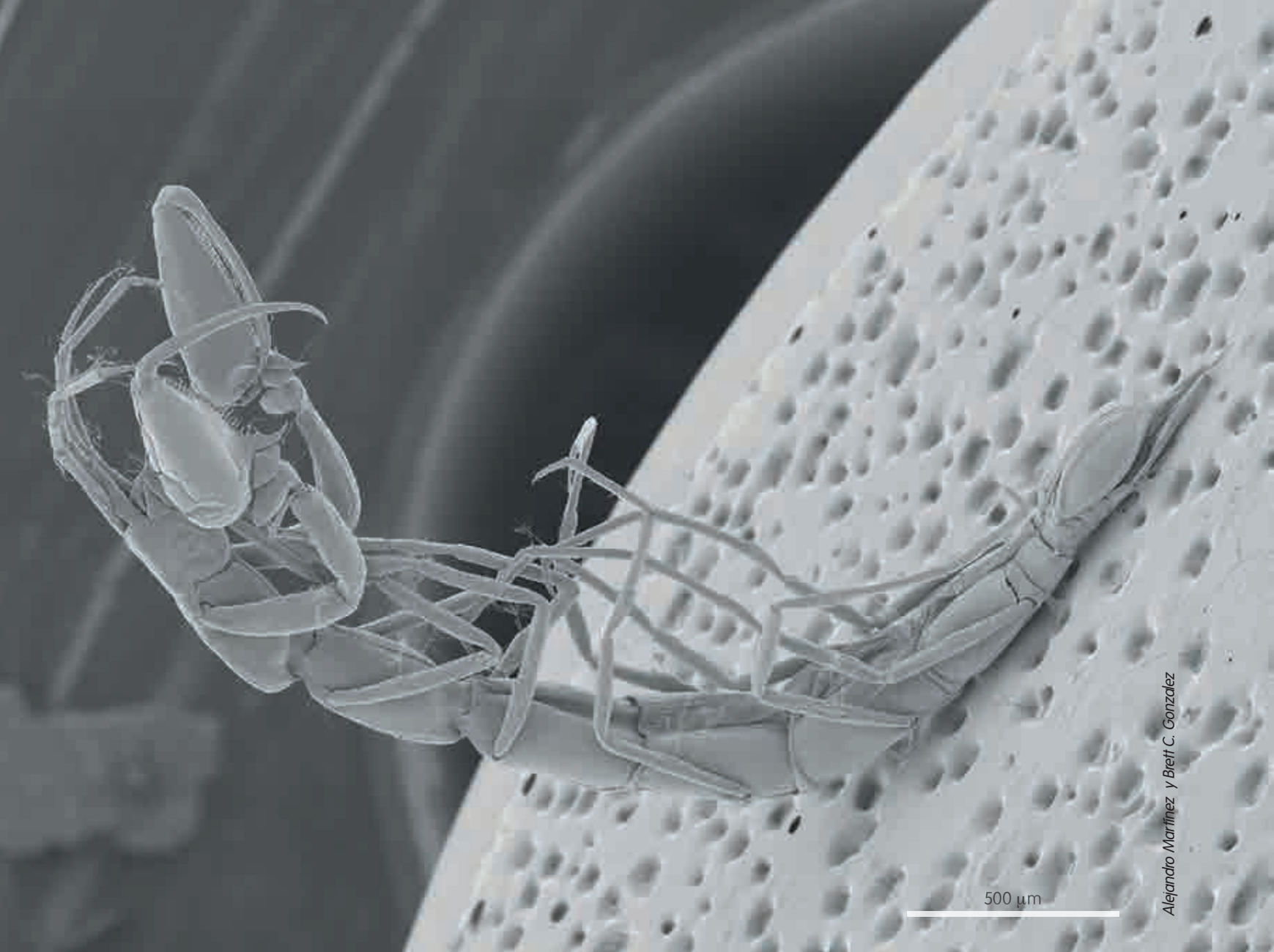


Figura 55. Microfotografía electrónica de *Curassanthura canariensis*, vista lateral.

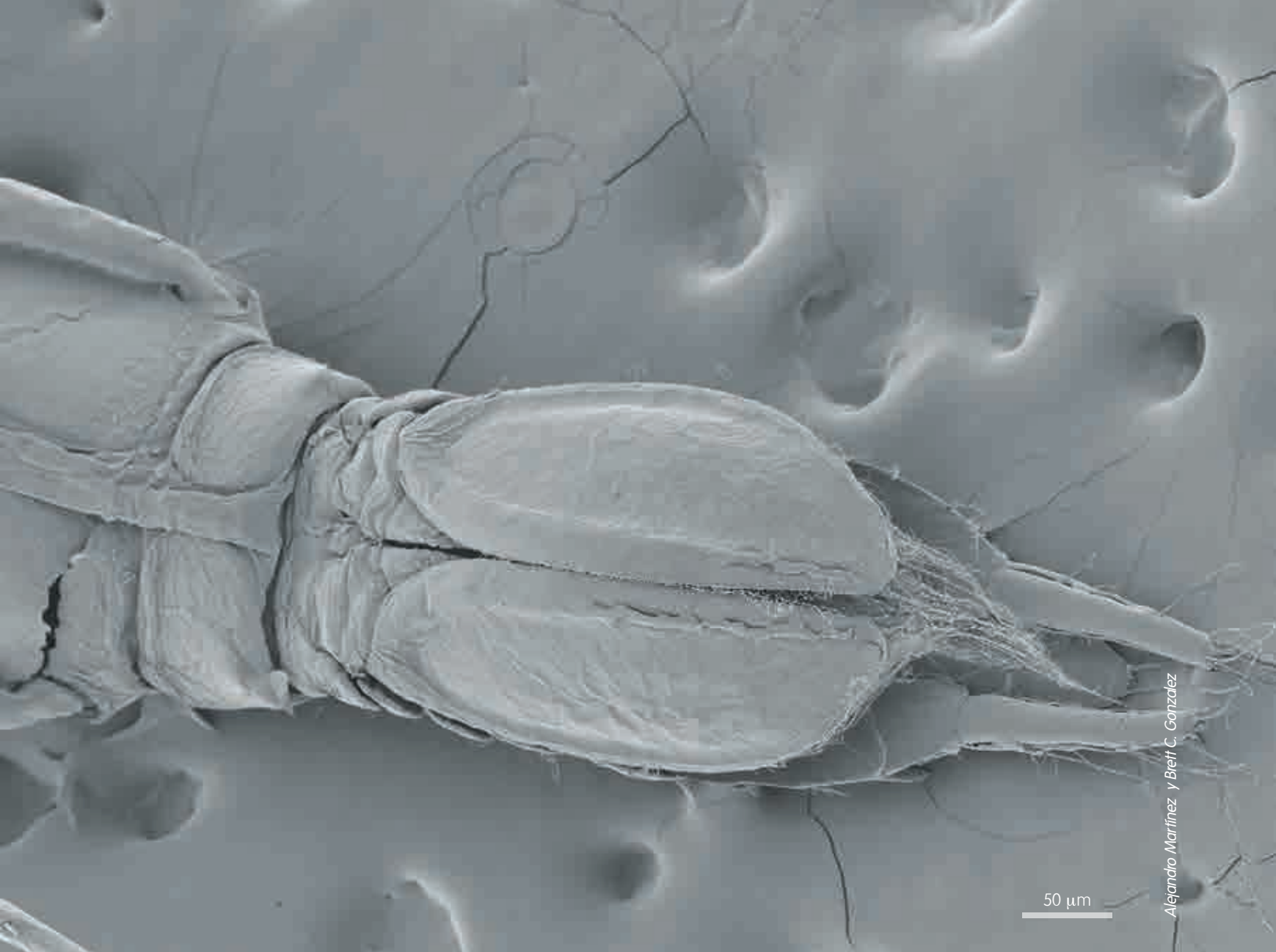


Figura 56. Microfotografía electrónica de la región posterior de *Curassanthura canariensis* mostrando los urópodos.

DECAPODA

Decapoda consta aproximadamente de 15.000 especies, representando un cuarto de todas las especies descritas de crustáceos, muchos de ellos bien conocidos como gambas, camarones, langostas y cangrejos. La mayoría de los decápodos son marinos, aunque también hay especies dulceacuícolas, y algunos cangrejos adaptados a la vida terrestre en zonas tropicales. El tamaño de las especies del grupo es muy variable, y varía desde especies comensales de pocos milímetros a gigantes cangrejos araña japoneses de hasta 4 m de longitud entre sus pinzas.

Todos los decápodos tienen el tórax fusionado con la cabeza, formando el cefalotórax, que está recubierto por un caparazón protector. La cabeza normalmente lleva un par de ojos pedunculados, dos pares de antenas y las piezas bucales. El tórax lleva ocho pares de apéndices, cinco de ellos unirrámeos, característica de la que deriva el nombre del grupo. El primer y a veces el segundo par de apéndices unirrámeos están modificados en sendos pares de pinzas o quelípedos, y los otros tres o cuatro tienen forma de patas simples y se utilizan para reptar o nadar. El abdomen consta de siete segmentos, con un par de apéndices birrámeos en los cinco primeros, incluyendo un par de gonópodos en machos, utilizados en la cópula.

Los decápodos se sitúan en el clado Multicrustacea, con Syncarida y Peracarida (Cuadro 3). Se

dividen en tres linajes principales entre los que Pleocyemata es el más diverso, con aproximadamente 10.000 especies de gambas (Caridea) y de cangrejos (Anomura y Brachyura). Los otros dos grupos son Dendrobranchiata, que incluye los camarones, y Macrura Reptantia, con las langostas y los cangrejos de río, con aproximadamente 5.000 especies entre ambos.

Decápodos en ambientes subterráneos

Los decápodos son comunes en ambientes subterráneos con unas 150 especies descritas en todos los grupos excepto en Dendrobranchiata. Macrura Reptantia presenta numerosas especies estigobias de cangrejos de río (Astacidae), aunque todas ellas de ambientes dulceacuícolas subterráneos. La mayor parte de estigobios se conoce en Pleocyemata, sobre todo dentro del suborden Caridea. Dentro del suborden, las familias Procarididae, Agostocarididae, Xiphocaridiidae y Macromaxillocarididae incluyen exclusivamente especies estigobias. Procarididae contiene cinco especies, todas del género *Procaris*, conocidas de Ascensión, Bermuda, Christmas, Hawaii y México. Agostocarididae (género *Agostocaris*) incluye tres especies de Bahamas y Yucatán; Xiphocarididae (género *Xiphocaris*) consta de dos dulceacuícolas de Cuba y Jamaica, Barbouriidae con dos especies del género *Barbouria* en cuevas anchialinas del Caribe; y Macromaxillocarididae (género *Macromaxillocaris*) es

monoespecífica y se conoce solo en las Bahamas. Sin embargo, la mayoría de las especies estigobias de decápodos está en las familias Atyidae (con géneros exclusivamente subterráneos como *Typhlatya*, *Stygiocaris* y *Troglocaris*) y Alpheidae (*Yagerocaris*, *Bermudacaris*, *Hamalpheus* y *Tracanthoneus*). Las familias Hippolytidae y Palaemonidae también cuentan con varios estigobios, aunque sobre todo de agua dulce. A su vez, el suborden Brachyura cuenta también con varios ejemplos notables de cangrejos estigobios en el Indopacífico, de las familias Gecarcinidae, Varunidae y Xanthidae. El único Anomura estigobio conocido pertenece a la familia Munidopsidae, y es *Munidopsis polymorpha*, endémico de Lanzarote.

Figura 57. *Athanas* sp., un poblador accidental de Montaña de Arena.



Alejandro Martínez

Decápodos en La Corona

Se conocen cuatro especies de decápodos en La Corona. *Munidopsis polymorpha* es la única especie estigobia, abundante en toda la cueva. Las especies estigófilas están representadas por la gamba *Athanas* sp. (Fig. 57) y el camarón espinoso *Stenopus spinosus* (Fig. 58), halladas respectivamente en los sedimentos y en las grietas de las rocas alrededor de Montaña de Arena; y *Clibranarius* sp., un cangrejo ermitaño observado de forma accidental en Los Jameos del Agua.

Figura 58. Algunos individuos de *Stenopus spinosus* se encuentran accidentalmente cerca de Montaña de Arena. En la imagen, un ejemplar fotografiado en una cueva de Tenerife.



Jaume Mora



Munidopsis polymorpha Koelbel, 1892

Tamaño: 40-60 mm **Familia:** Galatheidae **Orden:** Anomura

Identificación: Cuerpo relativamente grande y de color variable entre blanco y naranja. La cabeza carece de ojos (Fig. 59 y 61) y el caparazón se proyecta hacia adelante formando un rostro de longitud variable (Fig. 61). Debido a esta variabilidad la especie recibió el nombre de "polymorpha" por Koelbel. El abdomen está segmentado, se pliega normalmente bajo el tórax y termina en un abanico caudal utilizada para nadar. Los quelípedos (pinzas) están bien desarrollados y seguidos por tres pares de patas unirrámeas utilizadas para desplazarse. El quinto par de patas está muy reducido y es utilizado por las hembras para transportar y cuidar los huevos y los embriones (Fig. 60).

Hábitat: Rocas y crevículas de La Corona con las mayores abundancias en Los Jameos del Agua y los primeros 100 m del Túnel de la Atlántida. *Munidopsis polymorpha* también se encuentra en charcos y pozos anquialinos a lo largo de la costa de Lanzarote.

Biología: *Munidopsis polymorpha* es omnívoro y oportunista, alimentándose de detritus, diatomeas o incluso animales muertos o moribundos. Presenta fototactismo negativo, escondiéndose de la luz entre las grietas y piedras durante el día, y emergiendo durante la noche para alimentarse. Las mayores densidades de individuos se registran en Los Jameos del Agua, con hasta 150 cangrejos por metro cuadrado. Como adaptación a este hacinamiento, *Munidopsis* es territorialista y defiende un pequeño espacio delimitado por la longitud de su segundo par de antenas, detectando a los invasores y atacándolos violentamente con los quelípedos extendidos.

Munidopsis polymorpha tiene sexos separados, y la población de Los Jameos del Agua está dominada por las hembras. Machos y hembras son bastante parecidos, aunque los machos son ligeramente mayores y las hembras presentan un poro genital en la base de la tercera pata torácica. La reproducción tiene lugar a lo largo de todo el año pero la mayor parte de hembras ovígeras se observa durante la primavera. Los huevos son relativamente grandes, de 1,2-1,3 mm de diámetro, y están provistos de más vitelo que en otras especies de *Munidopsis* estudiadas, lo que les da un color amarillento. Cada hembra lleva típicamente 1-3 huevos en la zona ventral del abdomen, aunque se han observado individuos con hasta 8-10.

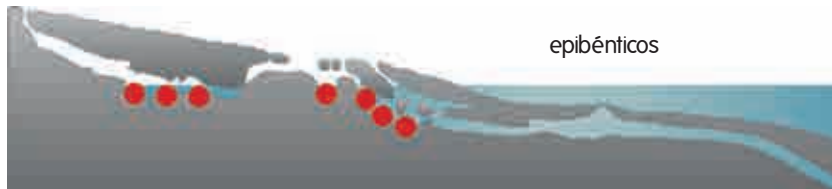
Las hembras cuidan de los huevos y los embriones hasta el primer estadio larvario, oxigenándolos y limpiándolos con el quinto par de patas reducidas. Cuando las crías alcanzan el primer estadio larvario, conocido como zoea, son liberadas, mudando después de 10-14 días al segundo estadio de zoea (Fig. 62). Durante ambos estadios, morfológicamente muy similares y bentónicos, las larvas no se alimentan, y todavía sobreviven gracias al vitelo que mantienen desde su eclosión. Además, durante estos primeros estadios las larvas tienen ojos, aunque están cubiertos parcialmente por la base del rostro. Tras 3-4 semanas, la segunda zoea muda y se convierte en un pequeño cangrejo, morfológicamente similar al adulto.



Afinidades y origen: El género *Munidopsis* consta de 300 especies, la mayoría de ellas en el océano profundo. *Munidopsis polymorpha* es el único representante del orden Anomura exclusivo de cuevas. Debido a que la mayoría de *Munidopsis* conocidos vive a gran profundidad, se ha propuesto que los ancestros de *M. polymorpha* colonizaron la cueva a partir de zonas creviculares profundas.

DISTRIBUCIÓN

Distribución de la especie en La Corona



Distribución del género en el mundo





Juan Valenciano

Figura 59. *Munidopsis polymorpha* de Los Jameos del Agua mostrando su cuerpo aplanado, sus robustos quelípedos, las largas antenas y la ausencia de ojos compuestos.



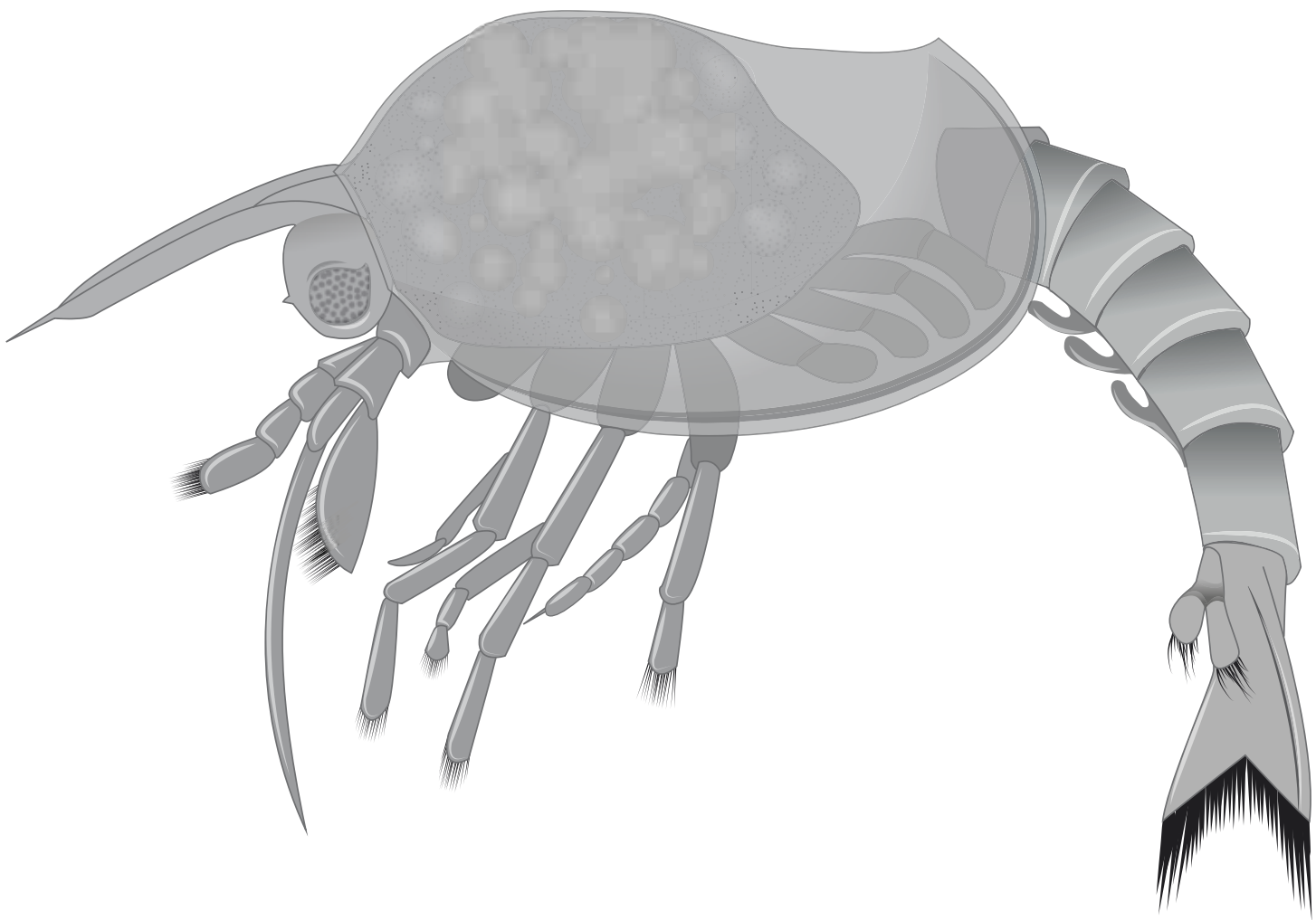
Juan Valenciano

Figura 60. *Munidopsis polymorpha* oculto bajo una roca en Los Jameos del Agua. El animal medía aproximadamente unos 50 mm.



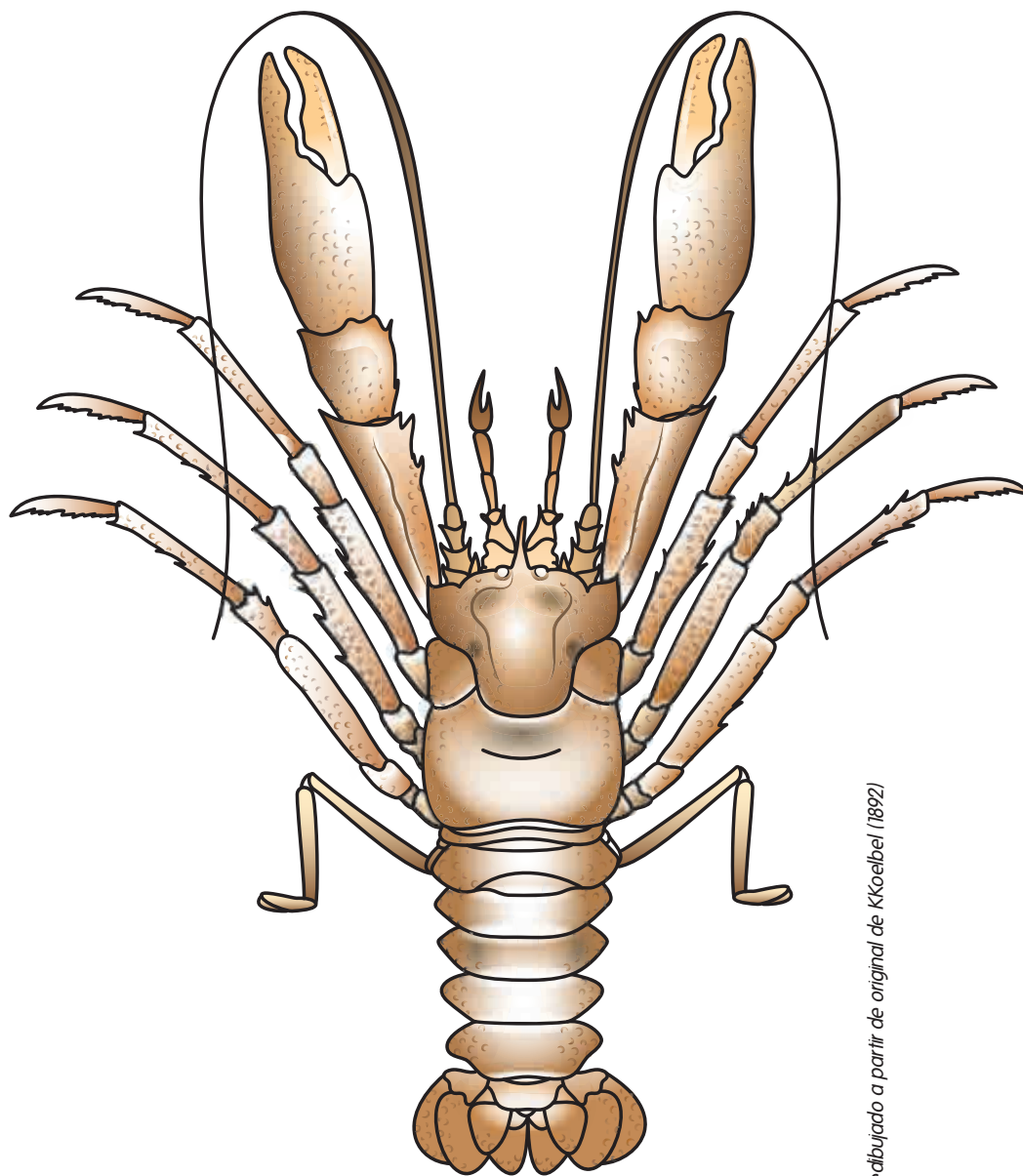
Alejandro Martínez

Figura 61. Detalle de la cabeza de *Munidopsis polymorpha*, mostrando la ausencia de ojos sobre los pedúnculos oculares (flecha).



Wilkens y Parzefall

Figura 62. Segunda zoea (segundo estadio larvario) de *Munidopsis polymorpha*.
La larva mide aproximadamente 1 mm.



Redibujado a partir de original de KKoelbel (1892)

Figura 63. *Munidopsis polymorpha*.

REMÍPEDIA

El hallazgo de un artrópodo desconocido nadando en la columna de agua de una cueva de Bahamas en 1979 llevó a la descripción de la clase Remipedia, uno de los mayores descubrimientos zoológicos del siglo XX. Los remípedos constituyen una de las clases de artrópodos más enigmáticas, con 27 especies hermafroditas y depredadoras exclusivas de cuevas anquialinas. Los remípedos están altamente especializados a vivir en ambientes subterráneos, mostrando muy poca pigmentación y careciendo de ojos. Sus poblaciones son generalmente escasas, aunque en algunos lugares, como Cenote Crustácea en Yucatán, u Old Blue Hill Cave en Providenciales (Turks y Caicos) pueden presentar densidades muy altas. Especialmente en Cenote Crustácea es posible observar cientos de ejemplares en un solo buceo. Aunque se desconocen las razones exactas, estas altas densidades posiblemente estén relacionadas con la abundancia de *Typhlatya pearsei*, una gamba cavernícola que probablemente les sirva de presa.

La morfología externa de los remípedos es única entre los crustáceos. Su tronco largo y estrecho consta de 16-42 segmentos iguales o somitos. La cabeza está bien definida y lleva un escudo cefálico dorsal y seis pares de apéndices: dos pares de antenas sensoriales (antenas y anténulas) y cuatro

pares de apéndices raptores (mandíbulas, maxíllas, maxilas y maxilípedos), así como la boca, que se abre entre las antenas y las mandíbulas. Cada segmento del tronco lleva un par de apéndices palmeados birrámeos utilizados para nadar produciendo movimientos metacrónicos (ver Capítulo 2) a lo largo del cuerpo. El último segmento carece de apéndices y lleva un par de ramas caudales dirigidos hacia atrás.

La posición de Remipedia dentro de los artrópodos todavía es un tema de investigación muy activa. Las primeras hipótesis sobre las relaciones del grupo basadas en datos morfológicos proponían que los remípedos debían representar una de las ramas iniciales del árbol de los mandibulados debido a la repetición de segmentos en el tronco y su distribución exclusiva en cuevas. Sin embargo, estudios del sistema nervioso y análisis filogenéticos indican que Remipedia representa una rama derivada dentro de los artrópodos, formando junto a Cephalocarida (un grupo de crustáceos exclusivo de sedimentos marinos) el clado Xenocarida, grupo hermano de los insectos. Las relaciones internas de Remipedia han sido investigadas recientemente con datos moleculares, mostrando siete clados bien definidos considerados familias distintas, con un total de 12 géneros.

Remípedos en el medio subterráneo

Los remípedos son exclusivos de hábitats anquialinos, donde muestran un patrón de distribución disjunto similar al de otros linajes de estigobios. Las 27 especies de remípedos descritas se conocen de Lanzarote, Australia Occidental y el Caribe (Bahamas, Yucatán, Cuba, Belize y La Española), donde se registra la mayor diversidad de especies

probablemente debido a la mayor disponibilidad de hábitat. Por lo general, cada especie de remípedo se conoce de una sola cueva, y cada cueva habitualmente presenta una sola especie. Sin embargo, Dan's Cave en Ábaco (Bahamas) contiene seis especies de remípedos clasificados en cinco géneros; Sagittarius Cave en Sweetings Cays (Bahamas) presenta siete especies, todas de géneros diferentes; y La Corona contiene dos especies.



Morlockia atlantida (Koenemann, Bloechl, Martínez, Iliffe, Hoenemann y Oromí, 2009)

Morlockia ondinae García-Valdecasas, 1984

Tamaño: 15-20 mm **Familia:** Morlockiidae **Orden:** Nectiopoda

Identificación: Los remípedos son fáciles de reconocer (ver sección anterior), pero la distinción entre las dos especies de Lanzarote es más complicada y se basa en detalles anatómicos solo visibles a la lupa. En comparación con *Morlockia ondinae*, *M. atlantida* tiene un cuerpo más delgado, los segmentos más separados, uno de los segmentos mandibulares (branchium) más largo, las garras de las maxilas y los maxilípedos más pequeñas, y un número mayor de sedas sensoriales en las piezas bucales.

Hábitat: Columna de agua de La Corona, tanto en el Túnel de la Atlántida como en la Cueva de los Lagos.

Biología: los remípedos son los mayores predadores estigobios de La Corona, y cazan pequeños crustáceos y anélidos. En otras cuevas se ha observado remípedos capturando grandes animales, incluyendo gambas del género *Typhlatya*. Los remípedos capturan sus presas con sus piezas mandibulares raptoras (mandíbulas, maxilas y maxilípedos), y las paralizan inyectándoles veneno neurotóxico a través de una glándula venenosa conectada al tercer par. Una vez paralizada, la presa es devorada con ayuda de las poderosas gnatobases, o piezas masticadoras, situadas en la base de los tres apéndices raptos. Además, se ha observado a los remípedos alimentándose de carroña e incluso filtrando detritus de la columna de agua para obtener nutrientes adicionales. Se conocen pocos detalles de la reproducción, aunque todos son hermafroditas, y al menos una especie presenta fase larvaria nadadora de vida libre.

Afinidades y origen: Debido a su distribución disjunta y su exclusividad en cuevas, los remípedos se consideran un grupo relictos con ancestros marinos que colonizaron ambientes subterráneos a partir de ambientes costeros del antiguo Mar Tethys durante el Mesozoico. La distribución actual del grupo se ha explicado por vicarianza relacionada con el movimiento de placas tectónicas. Esta hipótesis aún no ha sido comprobada, pero no parece favorecida por los últimos análisis filogenéticos del grupo, que muestran un patrón biogeográfico mucho más complejo. El género *Morlockia* consta de cuatro especies, con las dos especies de Lanzarote hermanas de *M. emersoni* de La Española y *M. williamsi* de Little Bahama Bank (Bahamas), sugiriendo una especiación por vicarianza relacionada con la apertura del Atlántico. *Morlockia* es el grupo hermano del género *Xilbalbanus* conocido de Yucatán.



Ulrike Strecker

DISTRIBUCIÓN

Distribución del género en La Corona



Distribución del género en el mundo





Ecología del Tubo Volcánico de La Corona

CAPÍTULO

4

Las aguas anquialinas que inundan el Tubo Volcánico de La Corona son de origen marino pero representan una masa de agua distinta y parcialmente aislada del océano, con parámetros ambientales

Hidrología

Las secciones anquialinas del Tubo Volcánico de La Corona comparten el mismo origen geológico y están interconectadas a través de los colapsos que existen entre ellas. Debido a esta conectividad, se registra poca variación en los factores abióticos entre las diferentes secciones, a excepción de las relacionadas con la presencia de luz en Los Jameos del Agua y su ausencia en el resto del tubo (Fig. 1). La columna de agua de La Corona está poco estratificada debido a la mezcla ejercida por las corrientes de marea y a la escasez de agua dulce, limitada al aporte de las exiguas lluvias que afectan a Lanzarote (125-150 mm anuales, sobre todo durante el invierno). Como en otras cuevas anquialinas, las mareas en La Corona presentan una amplitud menor que la registrada en el océano, con un máximo de 1,5 m en Los Jameos del Agua, comparado con los 3 m de amplitud máxima registrados en el mar de Canarias. Además, el ciclo de mareas sufre un atraso de 1,5 horas en sus máximos y mínimos respecto al mar abierto. El intercambio de mareas es indirecto a través de grietas, fisuras y poros distribuidos por toda la roca volcánica que rodea la cavidad. El único punto de la cueva donde existe un intercambio mareal directo se encuentra en la ventana abierta

diferentes. Estas diferencias son clave para entender la ecología del Tubo, así como las adaptaciones presentes en la fauna estigobia endémica.

sobre la Montaña de Arena, a 750 m de penetración en el Túnel de la Atlántida. A través de esta entrada se produce un aporte de arena a la cueva desde el fondo marino, así como un mayor intercambio de materia orgánica y meiofauna (animales microscópicos de tamaños entre 63 μm y 1 mm), que suponen una importante fuente de nutrientes para la fauna del tubo volcánico (ver más adelante). Esta mayor disponibilidad de nutrientes se manifiesta en la abundancia de animales sésiles suspensívoros, como esponjas o corales solitarios, que crecen sobre las paredes y rocas alrededor de Montaña de Arena. Las expediciones que han llegado hasta la Montaña de Arena no han registrado cambios significativos en el régimen de corrientes a partir de este punto, lo que apoya la idea de que la totalidad de las paredes del Túnel de la Atlántida es permeable al intercambio de agua con el océano.

La salinidad, la temperatura, el pH y el oxígeno del agua son constantes a lo largo de la cueva, aunque varían con los ciclos de marea, según medidas tomadas con sondas electrónicas situadas en Los Jameos del Agua y a 300 m, 700 m y 1.000 m de la entrada del Túnel de la Atlántida (Fig. 2).



Figura 1. El sol alcanza la superficie de Los Jameos del Agua durante la mañana, penetrando a través del Jameo Chico. Los rayos entran de forma oblicua desde el este, incidiendo sobre la parte oeste de la laguna, donde crece um tapete de diatomeas bentónicas.

La salinidad es similar a la del océano a lo largo de todo el tubo, y varía entre 34,7 y 35 g/l en relación a las mareas, con máximos de salinidad durante la pleamar y mínimos durante la bajamar (Fig. 2 A y B). La ligera caída de salinidad durante la bajamar probablemente se deba a la entrada de agua dulce freática, que se mezcla con el agua del tubo volcánico.

La temperatura del agua en la cueva es inferior a la del océano, y varía entre 18,71 y 18,88°C durante el ciclo de marea. Esta variación es mucho menor a la registrada en el océano (en Canarias, 18-24°C en los primeros 100 m), debido a que la masa de agua anquialina es mayoritariamente subterránea y se encuentra protegida de los cambios estacionales de temperatura. En el Túnel de la Atlántida, los cambios de temperatura se relacionan directamente con los de marea a 300 m y 700 m de la entrada, pero inversamente en la estación situada a 1.000 m, lo que sugiere que la circulación dentro de la cueva podría invertirse a partir de esta cota.

La concentración de iones de hidrógeno (pH) en el Túnel de la Atlántida (pH 7,89-7,9) es ligeramente menor que la media en el océano (pH 8,07). El pH muestra una mayor acidez y variación en Los Jameos del Agua (pH 7,75-7,95) probablemente debido a procesos de degradación mediada por bacterias sobre la materia orgánica producida por las diatomeas de la laguna (ver secciones siguientes).

El oxígeno es el parámetro que más varía a lo largo de las diferentes secciones de La Corona. Debido a la ausencia de actividad fotosintética, el oxígeno disuel-

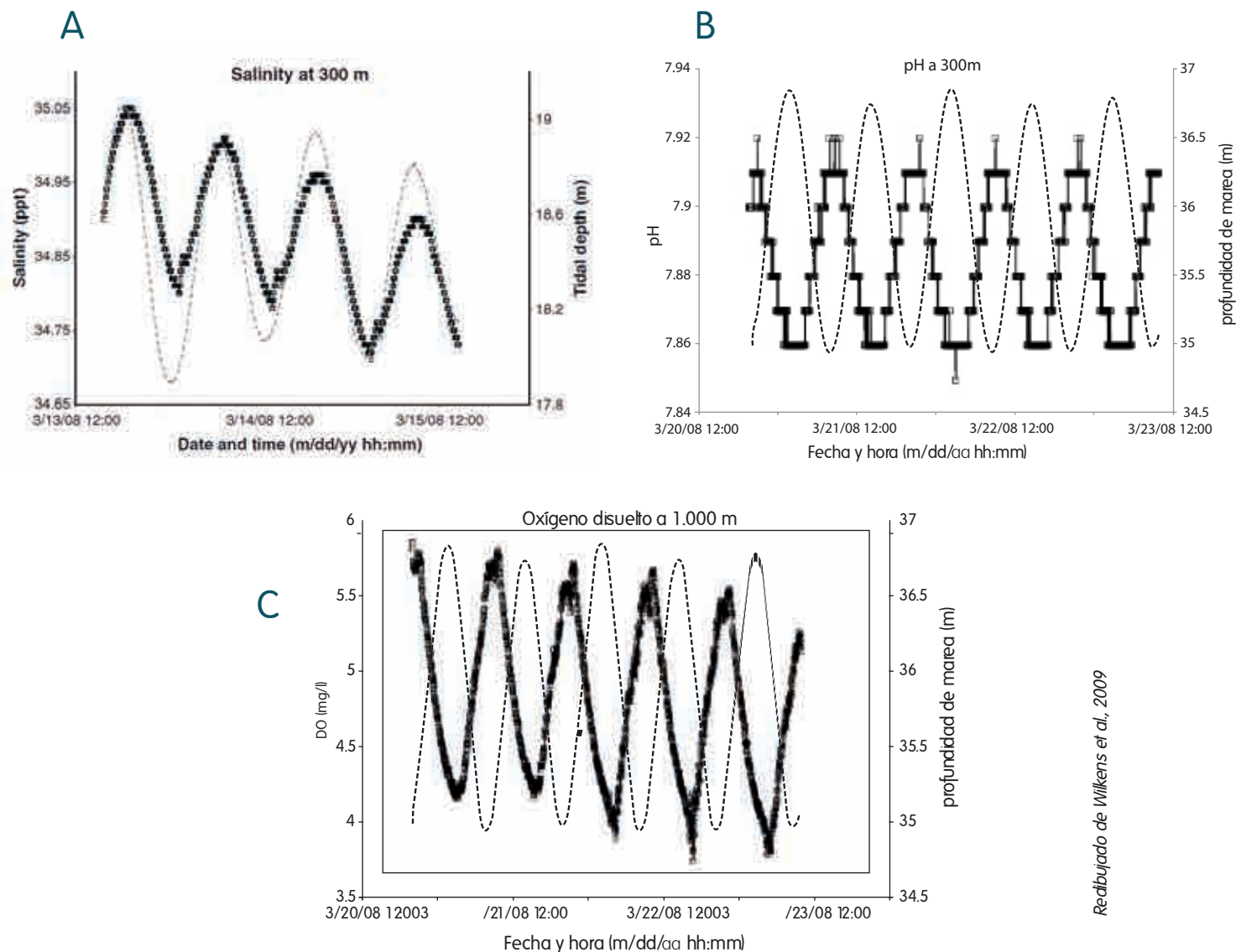
to en las secciones afóticas de la cueva es inferior al medido en el mar, con valores entre 3,7-5,7 mg/l medidos a 1.000 m de la entrada del Túnel de la Atlántida (Fig. 2). El valor mínimo de oxígeno durante el ciclo de marea fue obtenido durante la pleamar, lo cual puede relacionarse con la entrada en la cueva de aguas subterráneas profundas con bajas concentraciones de oxígeno disuelto. En contraposición, la presencia de luz en Los Jameos del Agua (Fig. 1) permite que bacterias y diatomeas realicen procesos de fotosíntesis, elevando la concentración de oxígeno.

Finalmente, análisis de la composición química del agua en la cueva (Tabla 1) muestran que es a grandes rasgos muy similar a la del agua marina, aunque más pobre en iones calcio, magnesio y cloro, y enriquecida en sulfatos y sílice procedentes de la degradación de las rocas volcánicas, o bien de la actividad bacteriana o de las diatomeas en la laguna.

	Jameos del Agua	Mar abierto
Calcio (Ca ²⁺)	401	428
Magnesio (Mg ²⁺)	1310	1350
Sodio (Na ⁺)	11120	11420
Silicio (SiO ₂)	2,6	<0,1
Cloro (Cl ⁻)	20660	21150
Sulfato (SO ₄ ²⁻)	2730	2680
Bromuro (Br ⁻)	70	70
Potasio (K ⁺)	300	300
Borato (H ₂ BO ₃ ⁻)	4	4
Estroncio (Sr ²⁺)	6	6
Conductividad	97,8	100
pH	7,47	8,14

Datos en miligramos por litro (mg/l)

Tabla 1. Composición del agua de Los Jameos del Agua comparada con las aguas marinas costeras frente a la cueva.



Redibujado de Wilkens et al., 2009

Figura 2. Variación de los parámetros oceanográficos (línea gruesa) en varios puntos del Túnel de la Atlántida, medidos con una sonda multiparamétrica a lo largo de un ciclo de marea (línea punteada). **(A)** Salinidad a 300 m de la entrada. **(B)** pH a 300 m de la entrada. **(C)** Variación de oxígeno a 1.000 m.

Secciones iluminadas de la cueva: Los Jameos del Agua

Parámetros abióticos. Los Jameos del Agua es la única sección del Tübo Volcánico de La Corona que recibe luz solar. Durante la mañana la luz penetra en la laguna a través del Jameo Chico, y durante la tarde lo hace por el Jameo Grande (Fig. 4), de forma que la mayor parte de la laguna no recibe nunca insolación directa y queda permanentemente en penumbra. La presencia de luz permite el crecimiento de algas microscópicas que sirven de sustento a diversas poblaciones de animales que habitan en el lago. La mayoría de estas algas microscópicas es del grupo de las diatomeas, caracterizadas por la presencia de unos caparazones, o tecas, consistentes en dos valvas independientes de naturaleza silíceas. Aunque las diatomeas son algas muy comunes tanto en el mar como en aguas dulces, la gran abundancia que presentan en Los Jameos del Agua es excepcional, y probablemente, se relacione con la elevada concentración de silicio en la laguna (ver Tabla 2), al tiempo que la escasez de luz limita el crecimiento de otros tipos de algas. La densidad más alta de diatomeas se encuentra en la orilla oeste de Los Jameos del Agua, donde estas algas cubren el fondo formando un tapete de 1-2 cm de espesor (Fig. 5), no comparable a ningún otro ecosistema presente en el océano. La existencia de ese tapete en la orilla oeste se debe al ángulo de incidencia

de la luz en esta parte relativamente somera de la laguna. Aunque el tapete está compuesto por varias especies (Tabla 3), está ampliamente dominado por una única especie aún no descrita, caracterizada por poseer células fusiformes que constituyen colonias de forma variable, a veces lineales y otras a modo de estrella (Figs. 6 y 7). La presencia de clorofila (uno de los pigmentos principales involucrados en la fotosíntesis) en la columna de agua indica que también hay producción primaria en esta zona. Concentraciones similares de clorofila han sido medidas también en la entrada al Túnel de la Atlántida, debido a la presencia de luz artificial en la entrada y al intercambio de agua con Los Jameos del Agua.

La laguna de Los Jameos del Agua recibe también nutrientes desde el mar, que son transportados por las corrientes de marea; así como nutrientes de origen terrestre que son lavados desde los suelos circundantes o traídos por el viento y los animales. Sin embargo, hoy en día la contribución de estos nutrientes es escasa y probablemente era mayor antes de la construcción del Centro Turístico. Las descripciones de Los Jameos del Agua por el geólogo Eduardo Hernández Pacheco (1907) y por los biólogos Fage y Monod (1936) ilustran cómo el tabibal crecía hasta el borde exterior de los jameos

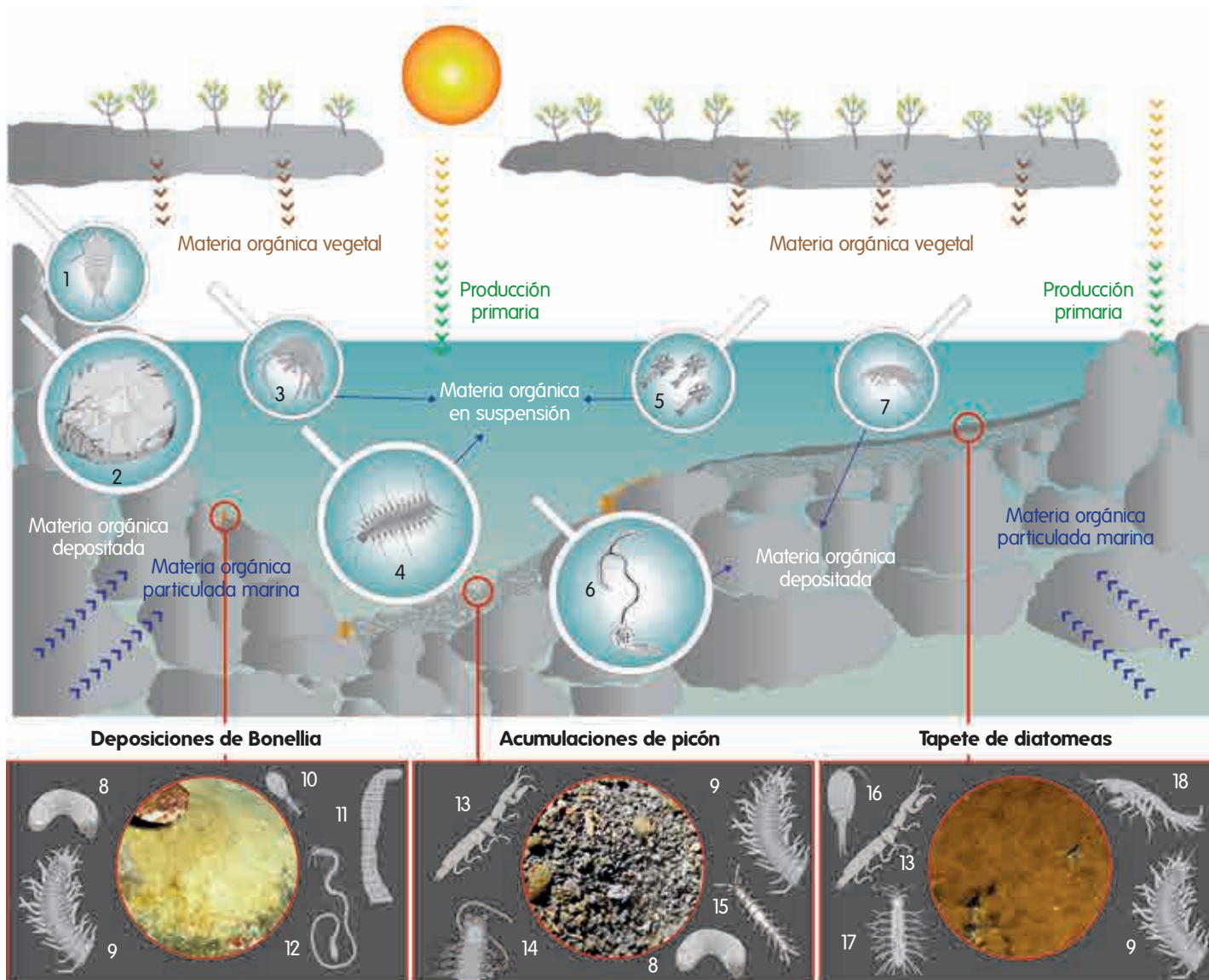


Figura 3. Esquema de la cadena trófica de Los Jameos del Agua. La imagen superior muestra las relaciones entre los animales de mayor tamaño de la laguna. Los recuadros inferiores muestran las diferentes especies que habitan los hábitats bentónicos. **1** *Halosphiloscia canariensis*. **2** *Munidopsis polymorpha*.

3 *Spelaeonicippe buchi*. **4** *Gesiella jameensis*. **5** *Heteromysoides cotti*. **6** *Bonellia viridis*.

7 *Liagoceradocus acutus*. **8** *Fauveliopsis jameoaquensis*. **9** *Syllis* sp. **10** *Cyclopoida*. **11** *Notomastus* sp.

12 *Aphelochaeta marioni*. **13** *Curassanthura canariensis*. **14** *Macrochaeta* n. sp. **15** *Mesonerilla* n. sp.

16 *Oromiina fortunata*. **17** *Leptonerilla diatomeophaga*. **18** *Bogidiella uniramosa*.

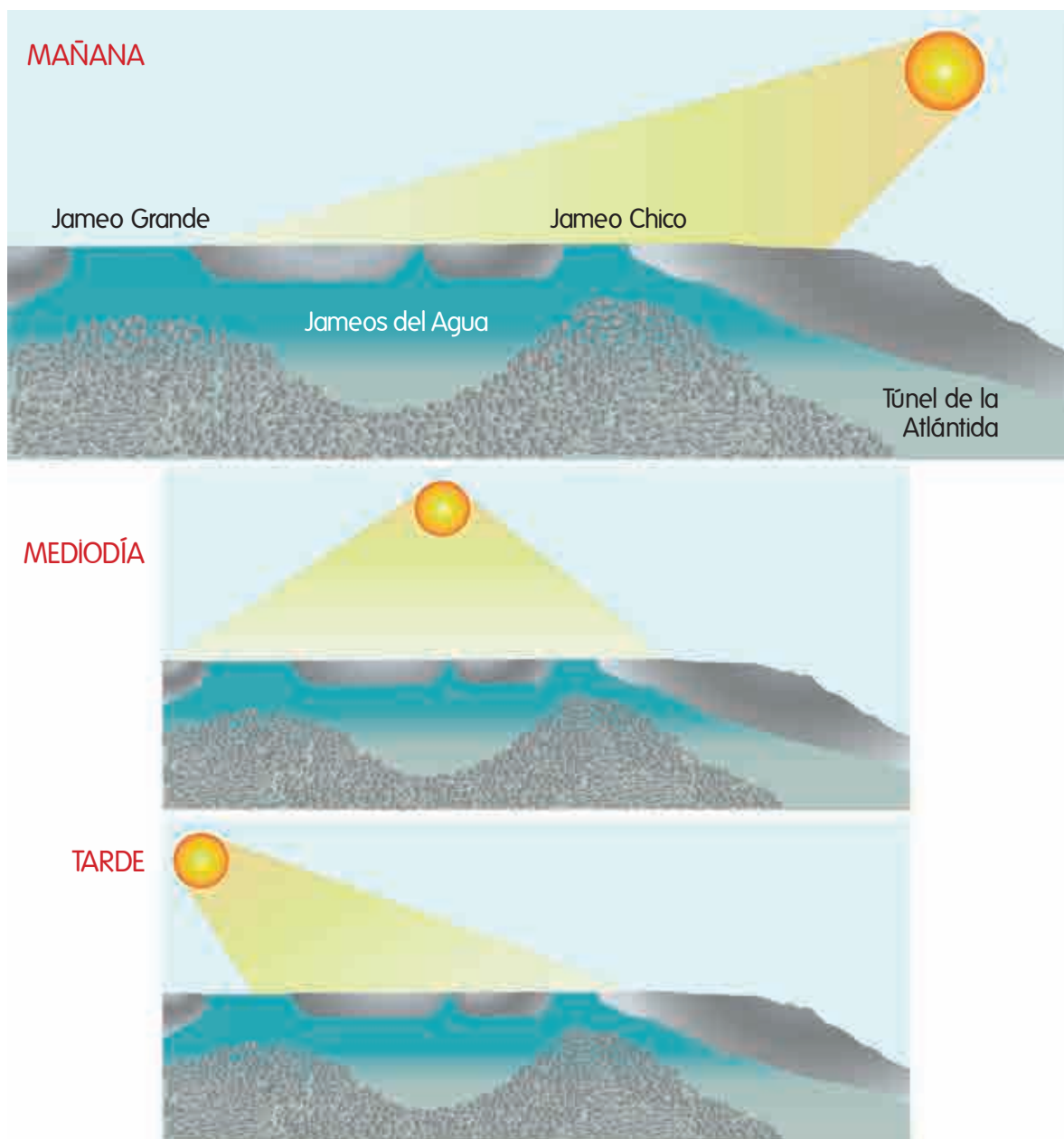
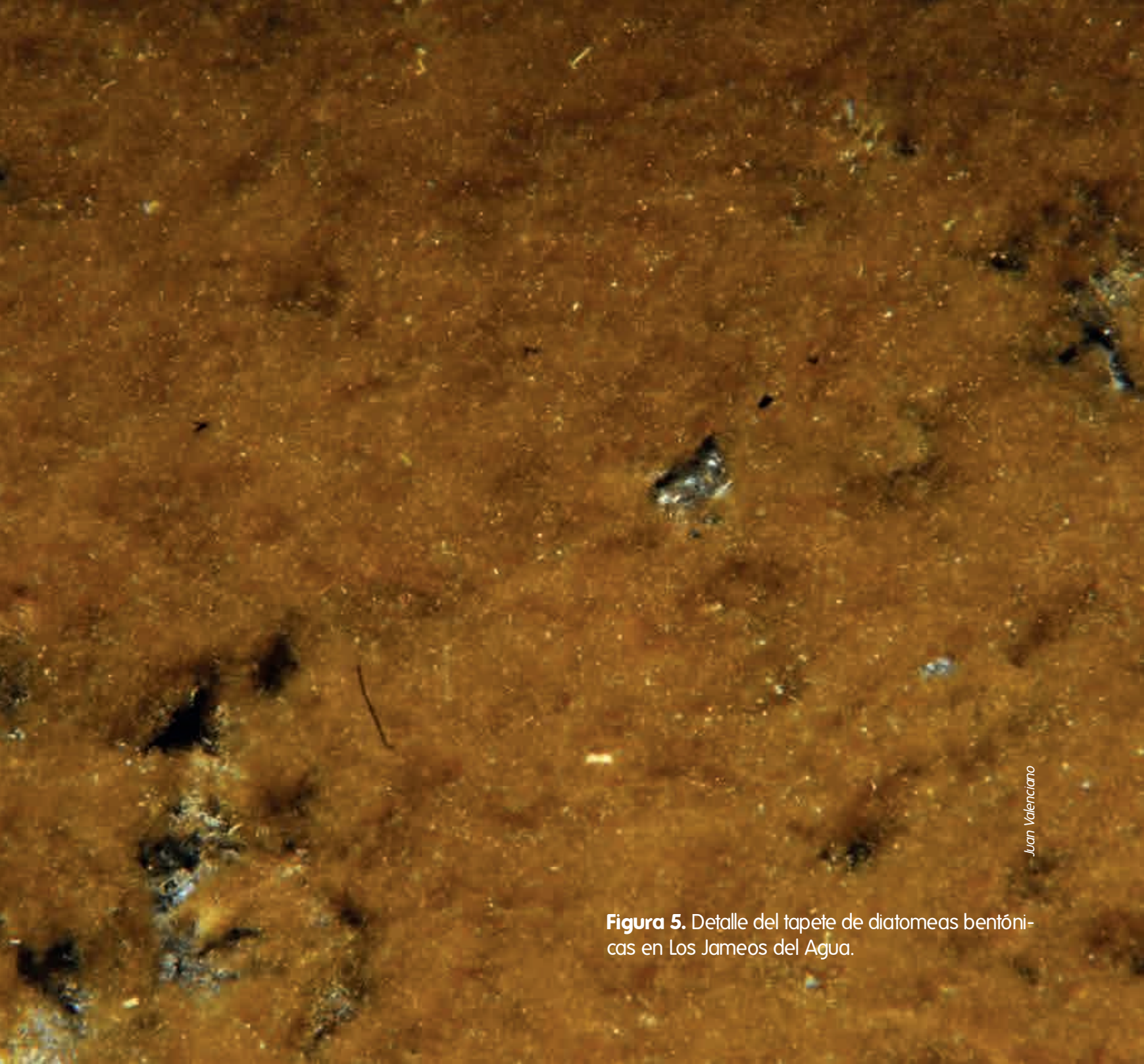


Figura 4. Esquema que muestra la incidencia de la luz del sol en Los Jameos del Agua a lo largo del día.



Juan Valenciano

Figura 5. Detalle del tapete de diatomeas bentónicas en Los Jameos del Agua.

e incluso hasta las orillas de la laguna, aportando abundantes restos vegetales que se acumulaban en el fondo. Estos detritos favorecían poblaciones mucho más densas del anfípodo *Parhyale multispinosa* que las observadas hoy en día (Fig. 9) así como la presencia de ciertas especies marinas, como los moluscos *Phorcus atratus* (burgado), *Littorina striata* (chirrimirre o chirrimil) y *Patella ulyssiponensis* (lapa blanca).

Comunidades animales y relaciones tróficas. Numerosas especies de estigobios endémicos habitan Los Jameos del Agua, con poblaciones mucho más densas que en otras secciones de la cueva.

En la columna de agua, *Heteromysoides cotti* es la especie más conspicua, formando densas agregaciones de individuos que se alimentan filtrando materia orgánica y algas microscópicas en suspensión (Fig. 8). En Los Jameos del Agua este crustáceo misidáceo se presenta en su forma pigmentada y con ojos, al contrario que en las secciones oscuras de la cueva, donde es menos abundante y está representada solo por individuos despigmentados y anoftalmos (pág. 195). Ejemplares solitarios de los anfípodos *Liagoceradocus acutus* y *Spelaeonicippe buchi*, o el anélido *Gesiella jameensis* también aparecen en la columna de agua, aunque con abundancias inferiores a las

	Túnel de la Atlántida				Mar
	1	2	3	4	
Calcio (Ca ²⁺)	416	416	416	421	428
Magnesio (Mg ²⁺)	1330	1320	1340	1330	1350
Sodio (Na ⁺)	11200	11200	11230	11360	11420
Silicio (SiO ₂)	2,6	2,4	2,4	2,4	<0,1
Cloro (Cl ⁻)	20520	20590	20870	20930	21150
Sulfato (SO ₄ ²⁻)	2760	2690	2950	2670	2680
Bromuro (Br ⁻)	70	-	-	-	70
Potasio (K ⁺)	300	-	-	-	300
Borato (H ₂ BO ₃ ⁻)	4	-	-	-	4
Estroncio (Sr ²⁺)	6	-	-	-	6
Conductividad	97	98,7	98,7	98,7	100
pH	7,79	7,38	7,83	7,45	8,14

Datos en miligramos por litro (mg/l)

Tabla 2. Composición del agua del Túnel de la Atlántida, comparada con medidas tomadas de las aguas costeras frente a la cueva. Las diferentes columnas corresponden a varias estaciones dentro de la cueva. **1** Entrada en el Jameo Chico, **2** Lago Escondido, **3** La Sima, **4** Montaña de Arena.

Jantschke et al., 1994

Especies	Familia
<i>Achnantes brevipes</i>	Achnantaceae
<i>Amphora</i> spp.	Catenulaceae
<i>Coconais scutellum</i>	Cocconeidaceae
<i>Coconais</i> sp.	Cocconeidaceae
<i>Coscinodiscus</i> sp.	Coscinodiscaceae
<i>Fragillaria</i> spp.	Fragillariaceae
<i>Melosira nummuloides</i>	Melosiraceae
<i>Navicola</i> sp.	Naviculaceae
<i>Grammaphora</i> sp.	Striatellaceae
<i>Grammatophora marina</i>	Striatellaceae
<i>Odontella</i> spp.	Triceratiaceae
<i>Tricerathium</i> sp.	Triceratiaceae

Tabla 3. Especies de diatomeas registradas en Los Jameos del Agua.

MOLLUSCA		
GASTROPODA	BUCCINIDAE	<i>Buccinidae</i> sp.
	CERITHIDAE	<i>Bittium</i> cf. <i>incile</i> Watson, 1897
		<i>Bittium latreilli</i> (Payraudau, 1826)
	EULIMIDAE	<i>Baleis</i> sp.
		Eulimidae sp.
	PHASIANELLIDAE	<i>Tricolia canariensis</i> Nordsieck, 1973
	RISSEOELLIDAE	<i>Rissoella</i> cf. <i>inflata</i> (Monterosato, 1880)
	RISSOIDAE	<i>Alvania</i> cf. <i>aurantiaca</i> (Watson, 1873)
		<i>Alvania watsoni</i> (Watson, 1873)
		<i>Alvinia scabra</i> (Philippi, 1844)
		<i>Crisilla beniamina</i> (Monterosato, 1884)
		<i>Manzonina unifasciata</i> Dautzenberg, 1889
	SCISSURELLIDAE	<i>Sinezona cingulata</i> d'Orbigny, 1824
	TROCHIDAE	<i>Clanculus berthelotii</i> (d'Orbigny, 1840)
BIVALVIA	UNGULINIDAE	<i>Diplodonta rotundata</i> (Montagu, 1803)

Tabla 4. Especies de moluscos presentes en los sedimentos de Montaña de Arena, todas correspondientes a especies litorales marinas.

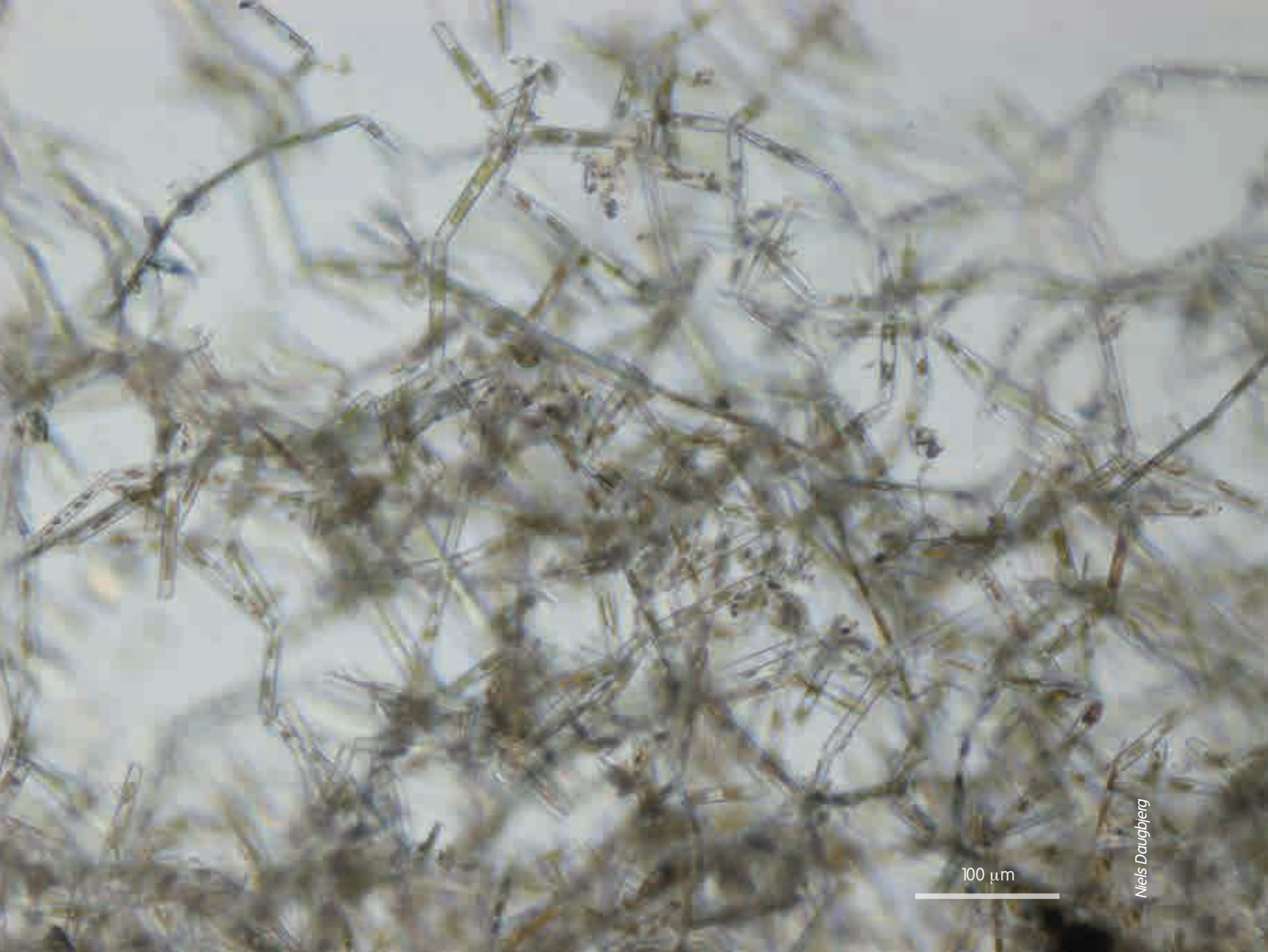
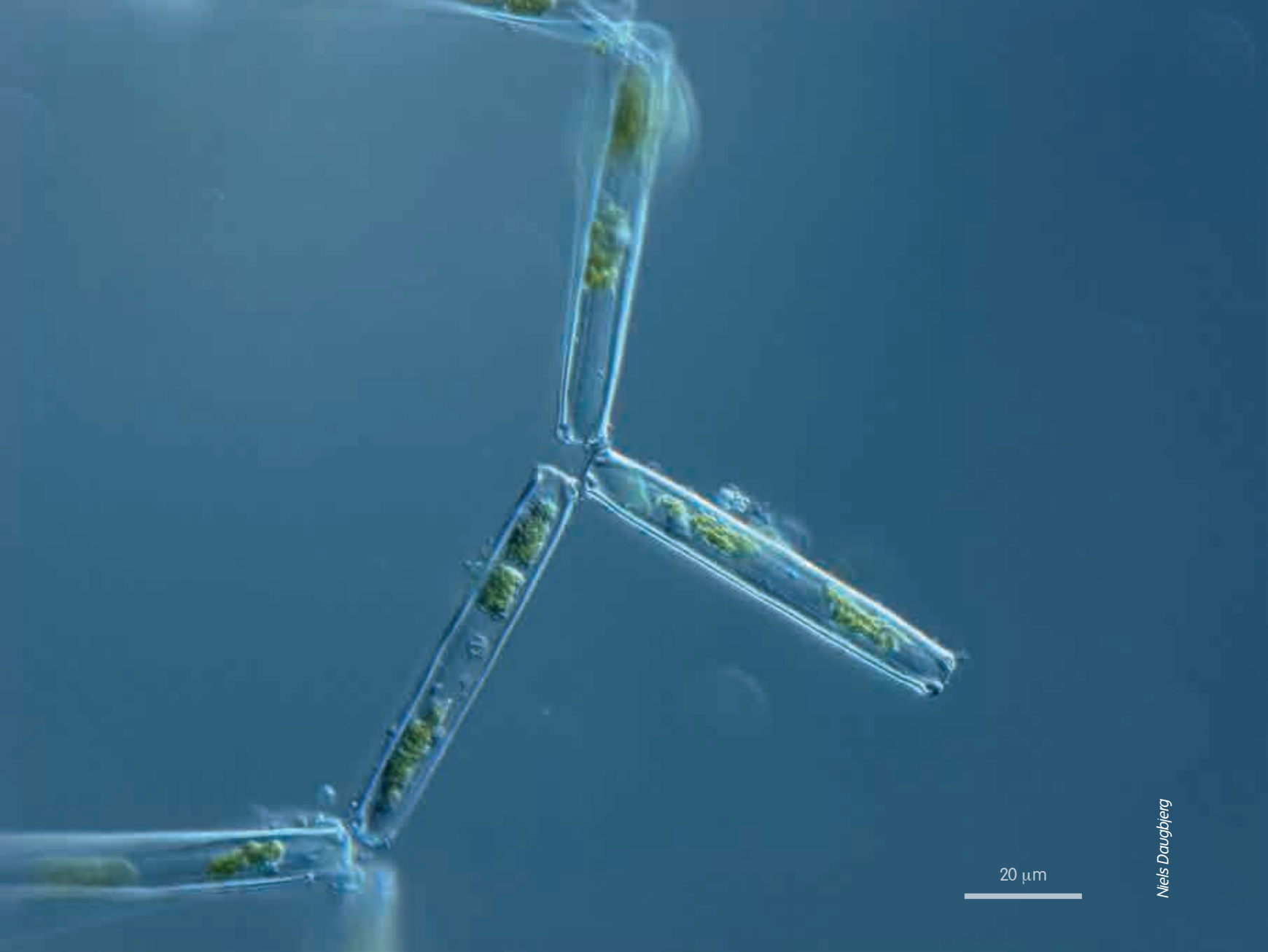


Figura 6. Microfotografía mostrando las colonias de la especie de diatomea más abundante en el tapete de Los Jameos del Agua



Niels Daugbjerg

Figura 7. Microfotografía de tres células de la diatomea más abundante de Los Jameos del Agua. Los cloroplastos están contraídos a causa del estrés que sufren las células en la preparación.

del misidáceo. Además, a pesar de ser invisibles a simple vista, numerosos animales microscópicos habitan la columna de agua, incluyendo varias especies de copépodos calanoides y misofrioides, así como los ostrácodos *Humphreysella wilkensi* y *Humphreysella phalanx*.

En el fondo de la laguna el animal más conspicuo es el jameño *Munidopsis polymorpha*, con densidades de hasta 150 individuos por metro cuadrado observadas durante la noche, cuando salen a alimentarse de las abundantes algas microscópicas (Fig. 10). Debido a su fototactismo negativo, durante el día la mayoría de jameños prefiere esconderse en grietas o bajo piedras (Fig. 11, también pág. 228). *Munidopsis polymorpha* además usa la laguna para reproducirse, como atestigua la presencia de numerosas hembras ovígeras, larvas y juveniles en el fondo del lago. El equiúrdo *Bonellia viridis* es una especie estigofílica (amante de las aguas subterráneas, ver Capítulo 2) también abundante en el lago, con densidades superiores a 20 individuos por metro cuadrado (Fig. 12). Aunque fue citada por primera vez de Los Jameos del Agua en la década de 1920, las elevadas densidades registradas hoy en día solo empezaron a observarse a partir de 1990, cuando comenzó un aumento poblacional de la especie que parece continuar hasta hoy. Este incremento puede acarrear importantes consecuencias para las comunidades bentónicas de Los Jameos del Agua. Los excrementos de *Bonellia*, que originan un sedimento muy fino, se acumulan en el fondo de la laguna debido a la escasísima dinámica del agua

(Fig. 13), pudiendo llegar a colmatar los espacios entre el picón y los bloques del fondo, limitando o evitando la circulación de agua y nutrientes hacia la laguna. La acumulación de excrementos de *Bonellia* parece además relacionarse con una reducción de las poblaciones de especies intersticiales y creviculares endémicas, progresivamente reemplazadas por especies marinas oportunistas que encuentran en los excrementos de *Bonellia* un hábitat idóneo, compitiendo con los estigobios. Muchos de estos nuevos colonizadores son especies comunes en áreas marinas eutróficas o degradadas, e incluyen anélidos como *Notomastus* sp., *Aponuphis bilineata* y *Aphelochaeta marioni*.

Sin embargo, la mayoría de los animales de la laguna son microscópicos, y habita entre las diatomeas y los granos de picón del fondo del lago (Fig. 14). La especie preponderante entre las diatomeas es el anélido nerílido *Leptonerilla diatomeophaga*, que comparte este hábitat con otros estigobios como los anfípodos *Bogidiella uniramosa* y *Liagoceradocus acutus*, el isópodo *Curassanthura canariensis* y el ciclopoide *Oromiina fortunata*; y varias especies marinas, incluyendo los anélidos de la familia de los sílidos *Syllis garciai*, *Syllis gerlachi* y *Miscellania dentata*, y varios copépodos ciclopoideos y harpacticoides aún sin estudiar. La mayoría de estos animales se alimenta bien directamente de las diatomeas o bien de materia orgánica depositada en el tapete, excepto *Syllis garciai* y *Syllis gerlachi* que son además depredadores y carroñeros. Todos estos animales, junto con las

diatomeas, sirven a su vez de alimento a las especies de mayor tamaño antes mencionadas, como *Munidopsis polymorpha*, *Gesiella jameensis* y *Bonellia viridis*.

En las zonas más profundas de Los Jameos del Agua, donde la luz escasea y las diatomeas apenas crecen, una comunidad diferente de animales habita entre el picón (Fig. 15). Esta comunidad está ampliamente dominada por especies estigobias

endémicas, incluyendo los anélidos *Mesonerilla* n. sp., *Macrochaeta* n. sp. y *Fauveliopsis jameoquensis*, y el isópodo *Curassanthura canariensis*; acompañadas de especies marinas como el priapulido *Tubiluchus lemburgi*, los sílidos antes mencionados, una nueva especie de *Laubierpholoe* y varios copépodos harpacticoides y ciclopoideos.

Aunque la comunidad de estigobios de Los Jameos del Agua es extraordinariamente rica, se encuentra

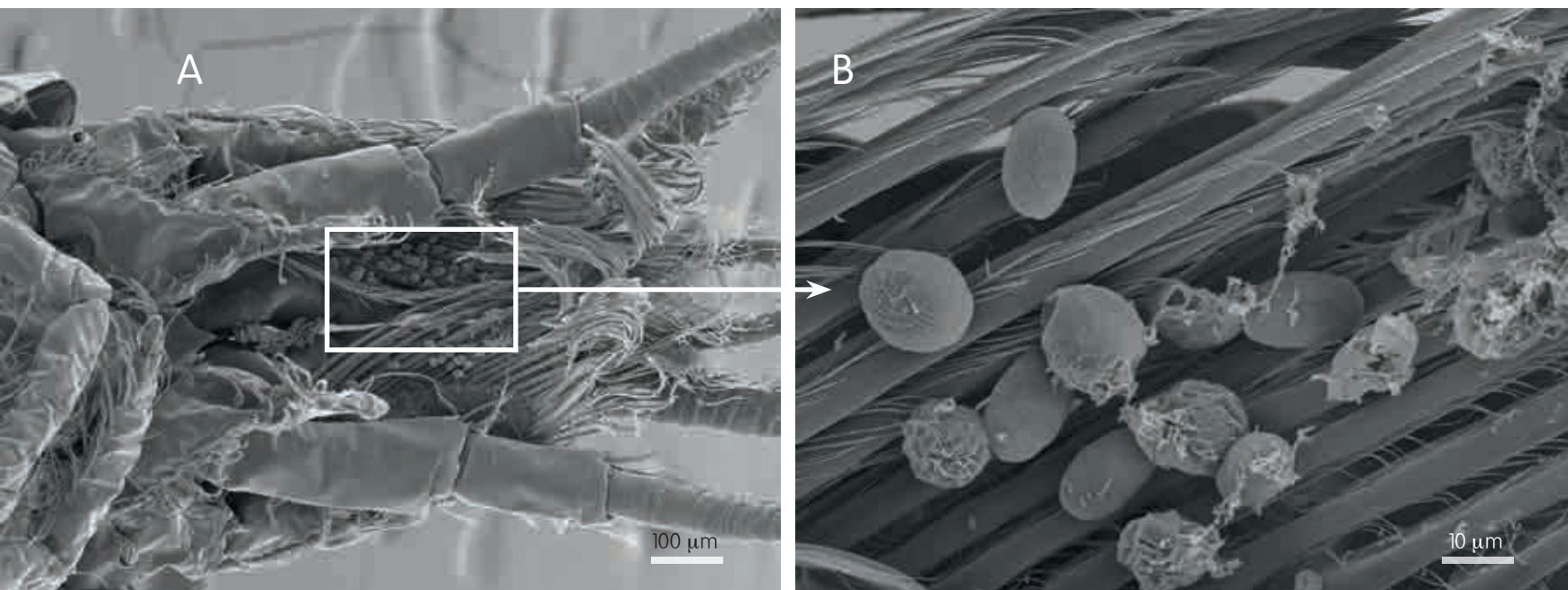


Figura 8. (A) Microfotografía electrónica de las piezas bucales de *Heteromysoides cotti*, mostrando la presencia de abundantes algas microscópicas filtradas de la columna de agua. (B) Una ampliación de la imagen del recuadro.





Figura 9. *Parhyale multispinosa* copulando en la orilla este de Los Jameos del Agua.

Juan Valenciano



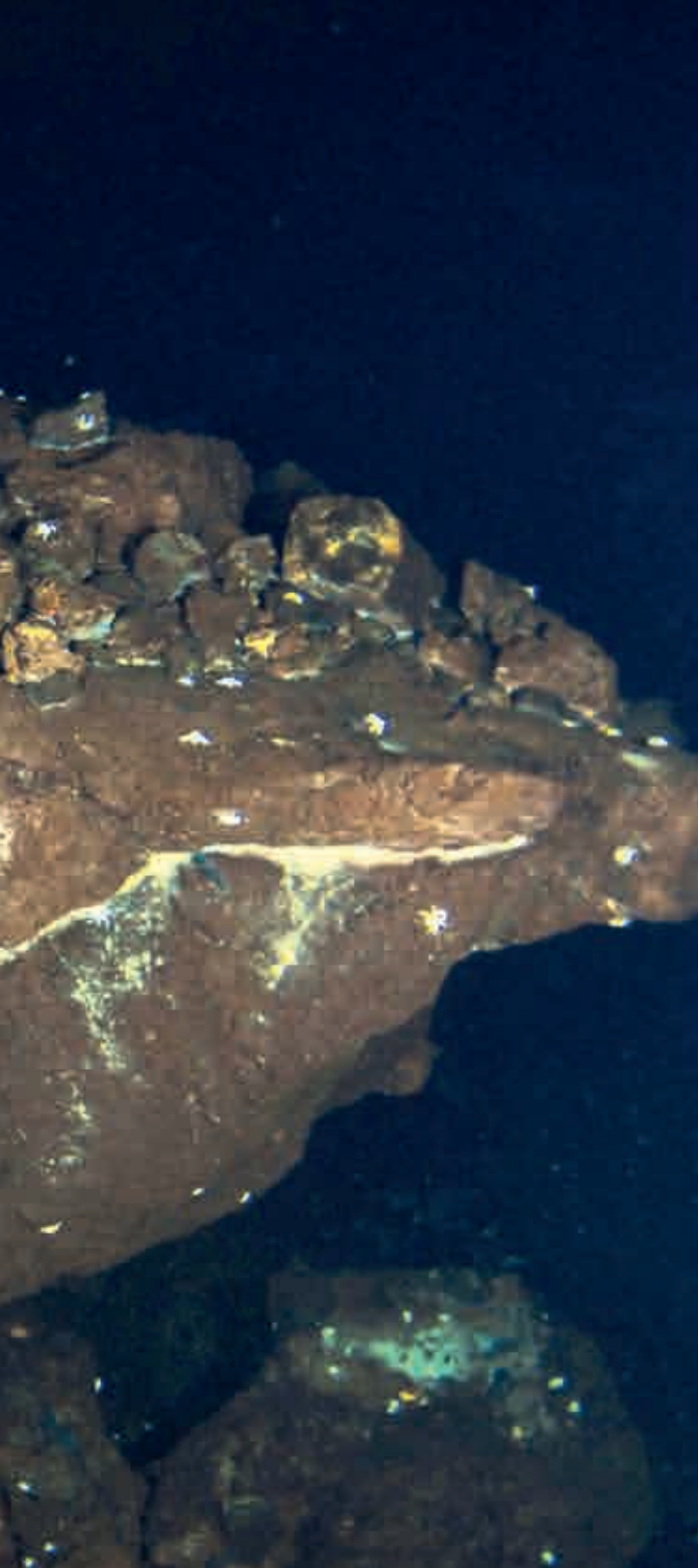


Figura 10. El fondo de Los Jameos del Agua durante la noche, con abundantes jameños alimentándose de algas.

Juan Valenciano

en un espacio reducido y, por lo tanto, muy frágil. El Centro Turístico protege este ecosistema único controlando el número de visitas, el lanzamiento de basuras y otros actos de vandalismo. Sin embargo, la visita diaria de un gran número de turistas con acceso directo a la laguna expone este frágil ecosistema a otro tipo de amenazas antrópicas. La más importante de ellas se deriva del lanzamiento de monedas por visitantes mal informados acerca de la verdadera naturaleza del lago, que lo confunden con una especie de “fuente de los deseos” (Fig. 16). Aunque numerosos paneles y señales prohíben rotundamente este comportamiento, el fondo de la laguna continúa lleno de monedas, con la consecuente acumulación de óxidos procedentes de su corrosión. A pesar de los esfuerzos del Centro, que organiza campañas de limpieza periódicas con buzos, muchas monedas permanecen escondidas e inaccesibles en el fondo de las grietas, o ya han comenzado a corroerse, deshaciéndose entre los dedos de los buzos al colectarlas. El problema debe ser tomado en serio, ya que los metales tóxicos desprendidos de las monedas durante su corrosión, y en particular el cobre, se concentran en los sedimentos y en las diatomeas (Fig. 17 A y B) y son luego arrastrados a lo largo del Túnel de la Atlántida por las corrientes de marea, con un efecto potencialmente catastrófico no solo para las especies endémicas protegidas (Fig. 18), sino para todo el ecosistema de la cueva.



Figura 11. *Munidopsis polymorpha* se protege del sol refugiándose en grietas durante el día.

Peter R. Møller

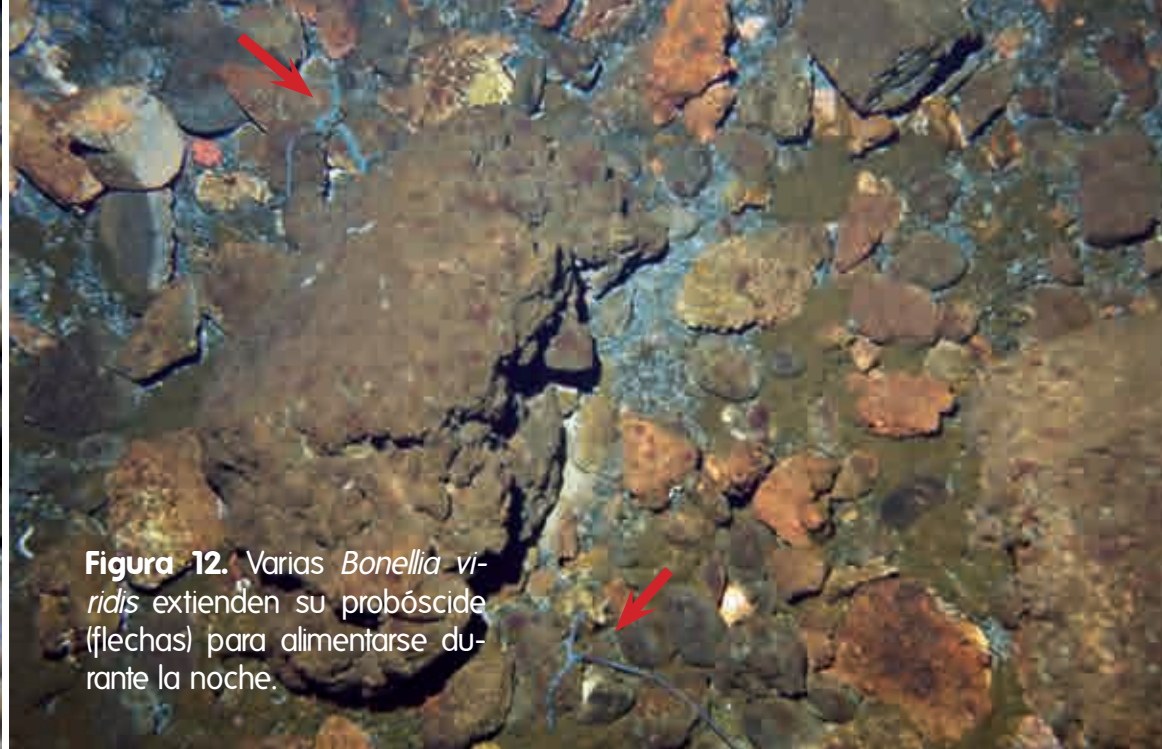


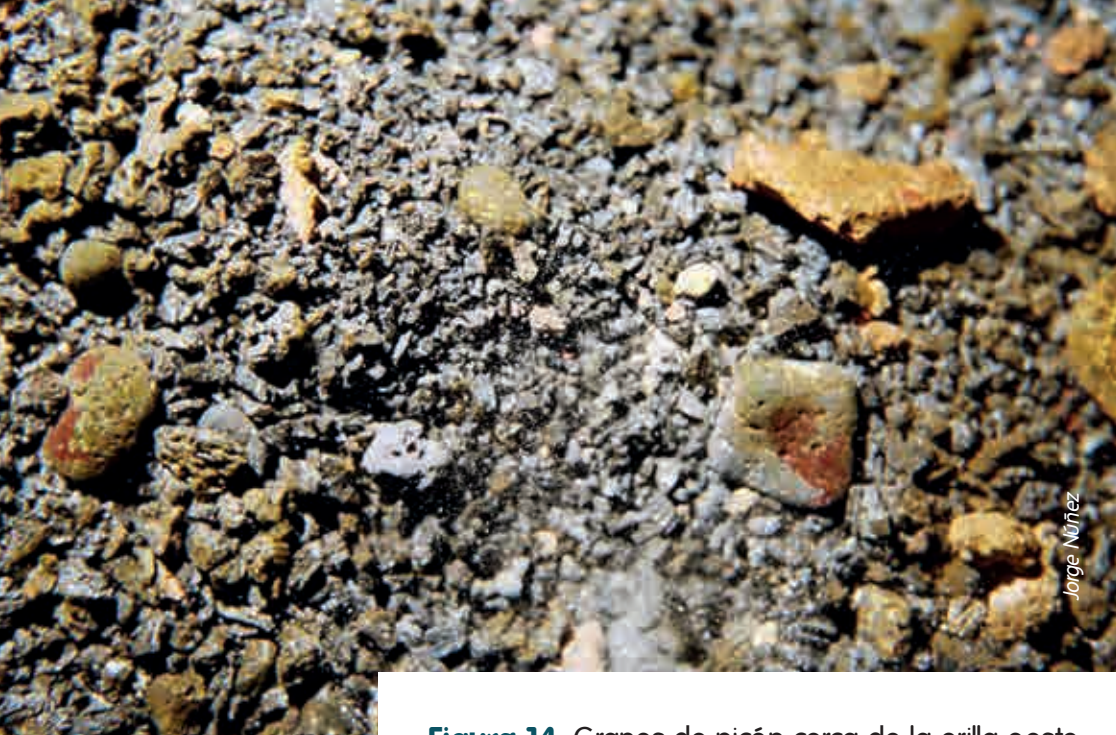
Figura 12. Varias *Bonellia viridis* extienden su probóscide (flechas) para alimentarse durante la noche.

Jorge Núñez



Figura 13. Acumulaciones fecales de *Bonellia viridis* sobre el fondo de Los Jameos del Agua cerca del tapete de diatomeas.

Enrique Domínguez



Jorge Núñez

Figura 14. Granos de picón cerca de la orilla oeste de Los Jameos del Agua. En los espacios entre estos granos habita una comunidad diversa de animales endémicos.





Juan Valenciano

Figura 15. Vista general de las acumulaciones de picón de la zona más profunda de Los Jameos del Agua.



Alejandro Martínez

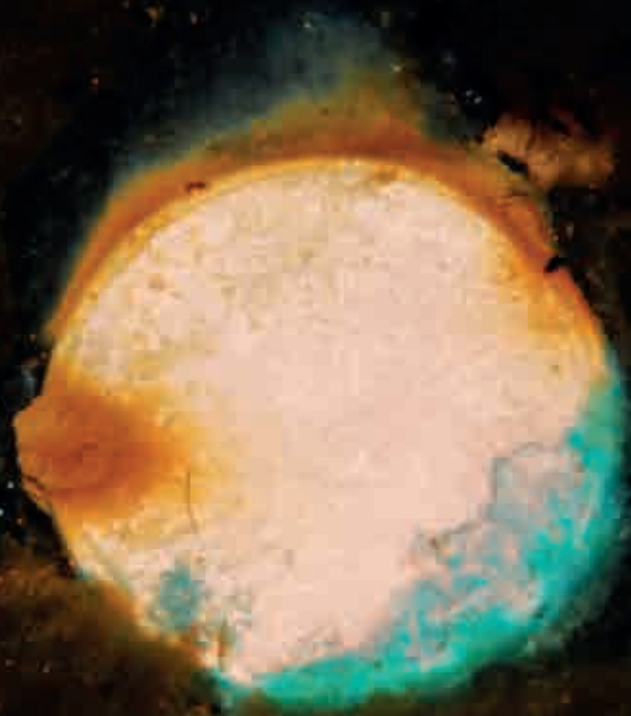
Figura 16. Desafortunadamente, es fácil recoger un buen puñado de monedas de diversos años y países en una corta inmersión en Los Jameos del Agua.





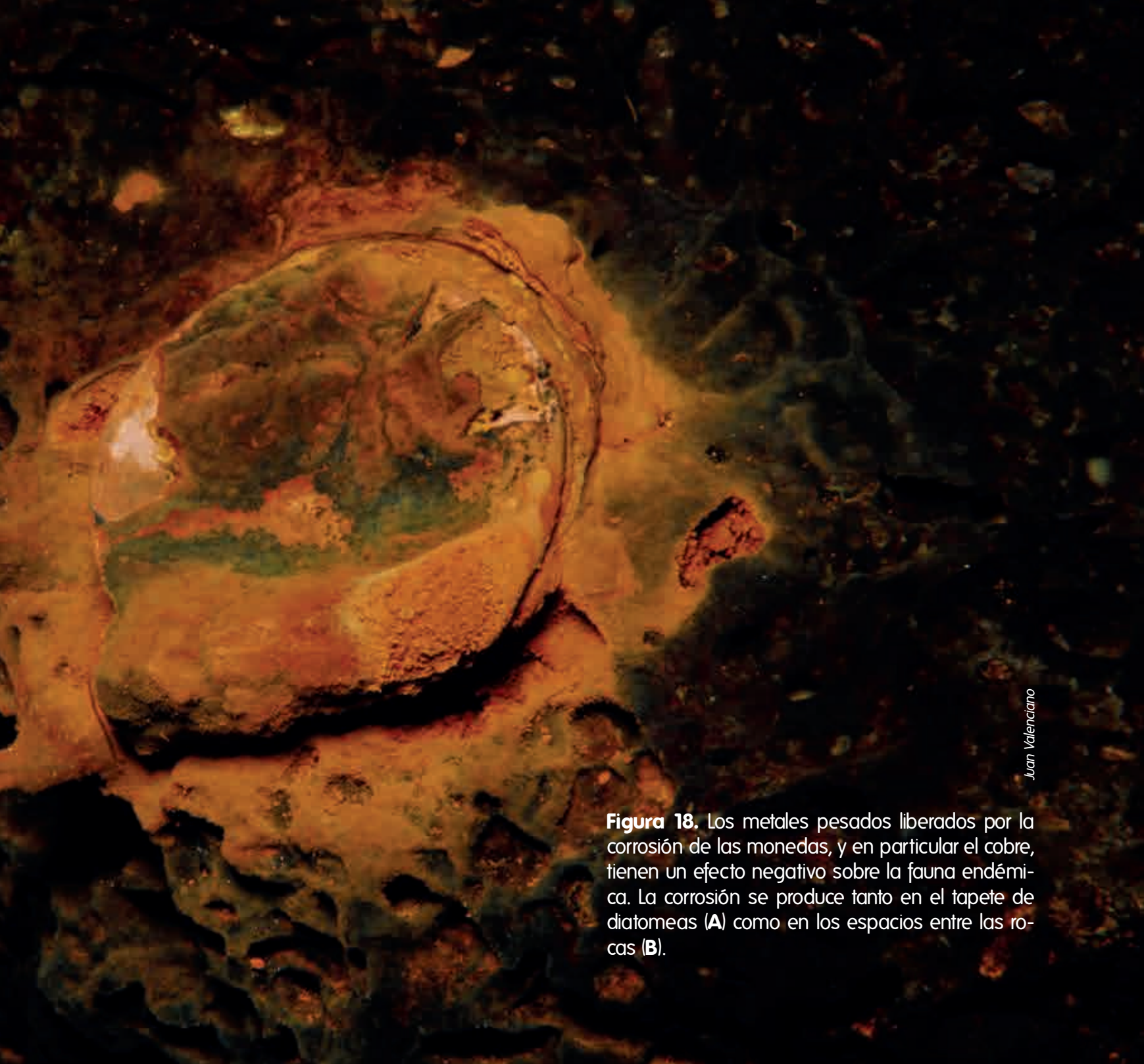
Figura 17. Las monedas afectan directamente a la fauna endémica que habita Los Jameos del Agua.

A



B





Juan Valenciano

Figura 18. Los metales pesados liberados por la corrosión de las monedas, y en particular el cobre, tienen un efecto negativo sobre la fauna endémica. La corrosión se produce tanto en el tapete de diatomeas (A) como en los espacios entre las rocas (B).

Zonas afóticas: Túnel de la Atlántida y Cueva de los Lagos

Parámetros abióticos. A excepción de los primeros metros del Túnel que se encuentran iluminados artificialmente (Fig. 19), la Cueva de los Lagos y el Túnel de la Atlántida son las dos secciones anquialinas afóticas (completamente oscuras) del Tubo Volcánico de La Corona. Como consecuencia de la oscuridad, la producción fotosintética está ausente en ambas secciones, y estos ecosistemas subterráneos se sustentan de la materia orgánica transportada desde el exterior, y en menor medida de producción quimiosintética bacteriana *in situ*. La materia orgánica alóctona (originada en el exterior) que llega al Tubo Volcánico de La Corona tiene orígenes distintos según las secciones, ya que mientras el Túnel de la Atlántida se extiende mayoritariamente bajo el mar, la Cueva de los Lagos se encuentra tierra adentro. En el Túnel de la Atlántida, estudios preliminares de isótopos de carbono realizados en la fauna muestran que la mayor parte del carbono que compone estos organismos es de origen marino, sugiriendo que la mayoría del alimento que sustenta este ecosistema proviene del mar. Aunque la materia orgánica de origen marino probablemente penetra en

el Túnel de la Atlántida a través de las grietas y fisuras de sus paredes, es probable que el aporte principal se produzca en la zona de la Montaña de Arena, donde el contacto con el océano es mayor (ver sección siguiente). Otra fuente de nutrientes para el Túnel probablemente provenga de Los Jameos del Agua y el Jameo Chico, desde donde las corrientes de marea arrastran los nutrientes allí producidos por procesos fotosintéticos hacia el resto de la cueva. En contraposición, por su situación tierra adentro la contribución de materia orgánica marina en la Cueva de los Lagos es limitada, y la mayoría de los nutrientes deben alcanzar la cueva desde los suelos del Malpaís.

Aunque no hay evidencias concluyentes, no se puede descartar que una parte de la energía que sustenta los ecosistemas anquialinos de La Corona sea producida por bacterias quimiosintéticas dentro de la cueva a partir de compuestos inorgánicos. Aunque no se han encontrado acumulaciones de bacterias dentro del Túnel de la Atlántida, la quimiosíntesis podría darse a pequeña escala, con cierta importancia en determinadas secciones.

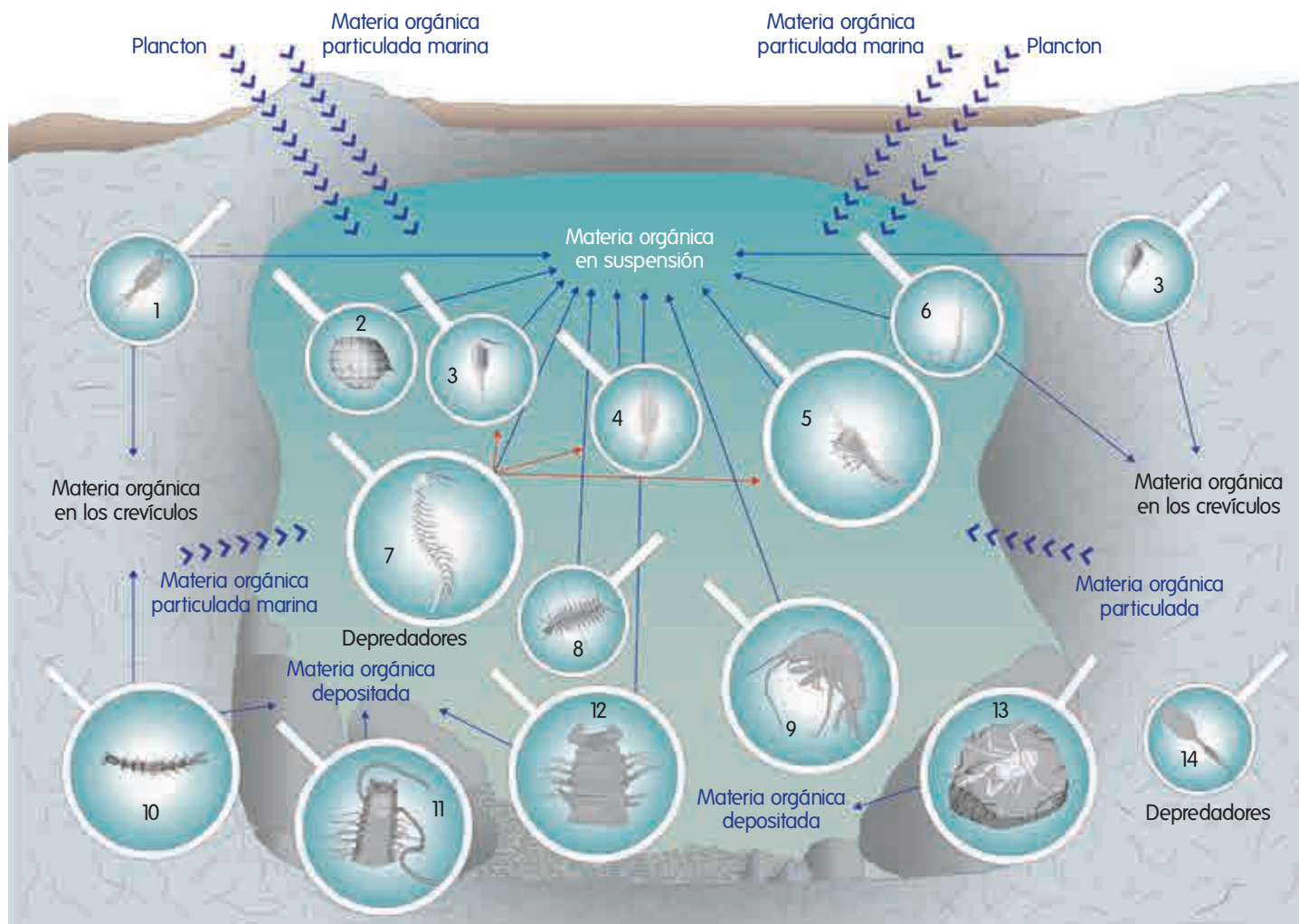
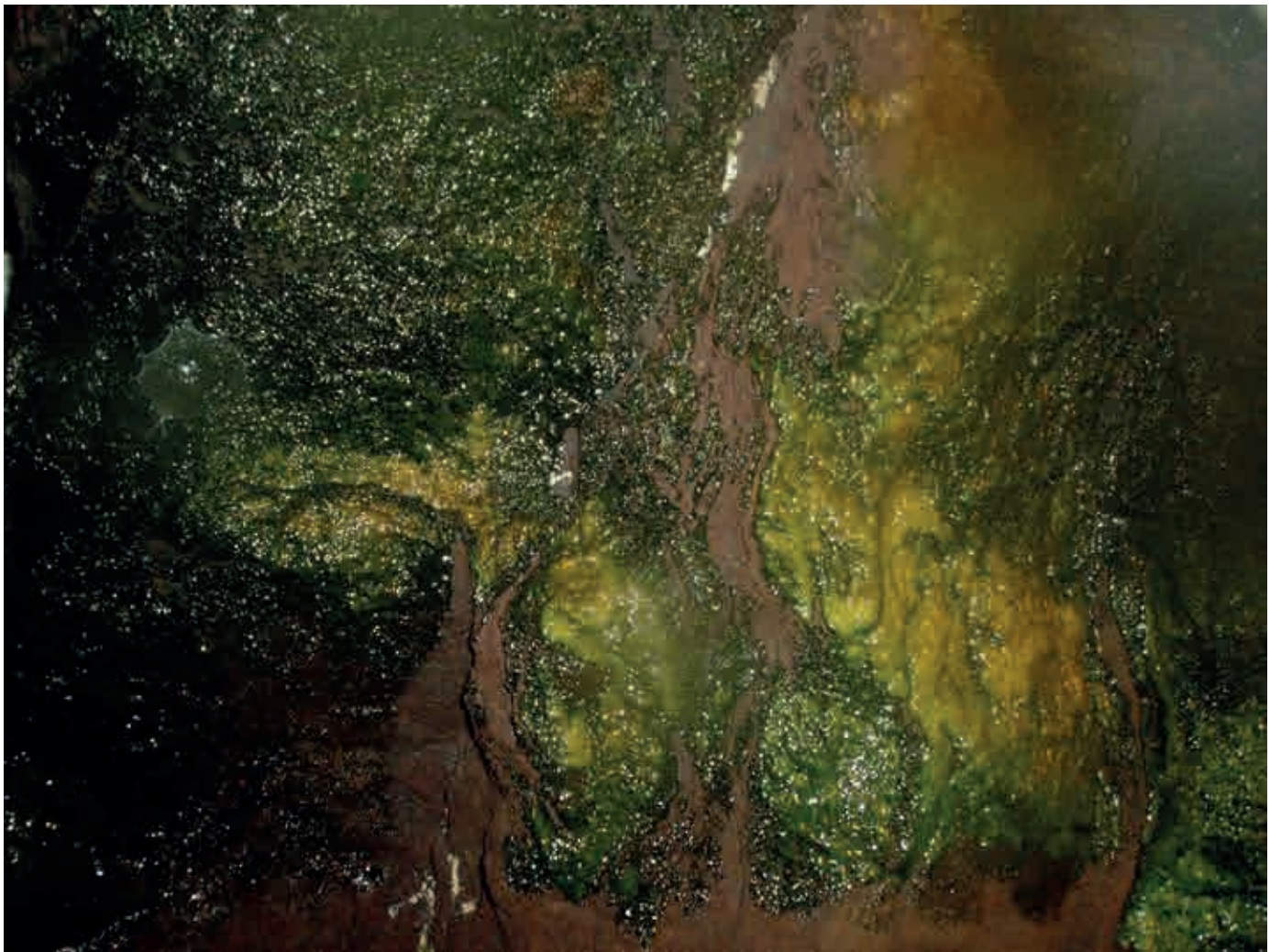


Figura 19. Relaciones tróficas del Túnel de la Atlántida. La materia orgánica particulada de origen marino entra en la cueva por los crevículos y sirve de alimento a la mayoría de los animales (flechas azules). De estas especies se alimentan algunos depredadores (flechas rojas) como los remípedos y copépodos epacteriscidos.

1 *Paramisophria canariensis*. **2** *Humphreysella*. **3** Misophrioida. **4** *Neoechinophora karaytugi*. **5** *Halosbaena fortunata*. **6** *Megadrilus pelagicus* **7** *Morlockia*. **8** *Gesiella jameensis*. **9** *Spelaeonicippe buchi*. **10** Nerillidae.

11 *Macrochaeta* n. sp. **12** *Speleobregma lanzaroteum*. **13** *Munidopsis polymorpha*. **14** Epacteriscidae.



Brett C. Gonzalez

Figura 20. Sobre las paredes de la entrada del Túnel de la Atlántida crecen algas microscópicas de varios colores debido a la presencia de luz y a la elevada humedad.



Brett C. Gonzalez

Figura 21. Los remípedos son los máximos depredadores en La Corona, cazando con apéndices cefálicos en forma de garra (en la imagen) conectados a glándulas venenosas.



Brett C. Gonzalez

Figura 22. *Gesiella jameensis*
nada sobre la mano de un buzo
en el Túnel de la Atlántida.

Peter R. Møller

Figura 23. *Spelaeonicippe*
buchi nadando en el Túnel
de la Atlántida.

Juan Valenciano

Comunidades animales y relaciones tróficas.

A diferencia de Los Jameos del Agua, las secciones afóticas de la cueva son más homogéneas desde el punto de vista ecológico, y albergan las comunidades más diversas en la columna de agua, con solo algunos estigobios en los parches de picón y en la fauna intersticial marina en la Montaña de Arena (que tratamos en otra sección más adelante).

Los mayores predadores del Túnel viven en la columna de agua, representados por los remípedos *Morlockia ondinae* y *M. atlantida*. Estas especies depredan sobre pequeños crustáceos y anélidos que capturan con tres pares de poderosas garras situadas en la cabeza, uno de los cuales está conectado a una glándula venenosa (Fig. 21). Aunque algunas especies de remípedos también pueden alimentarse de detritos o materia orgánica suspendida, tales observaciones no han sido aún realizadas en las especies de Lanzarote. Otro depredador común es el copépodo epacteriscido *Enantiosis canariensis*, aunque de un tamaño mucho menor. Los detalles de la biología y la alimentación de esta especie son prácticamente desconocidos, pero todos los miembros de esta familia poseen adaptaciones para la depredación sobre pequeños animales, especialmente en el primer par de apéndices cefálicos. El anélido estigobio *Gesiella jameensis* (Fig. 22) es probablemente también una especie depredadora que, como otros anélidos polinoides, captura pequeños animales con su probóscide evaginable provista de dos pares de mandíbulas.

El resto de animales de la columna de agua son mayoritariamente suspensívoros o carroñeros. Una de las especies más abundantes es el anélido *Megadrilus pelagicus*, una especie insólita al tratarse del único protodrílido suspensívoro conocido. Esta especie recoge pequeñas partículas orgánicas con sus largos palpos ciliados mientras mantiene su posición en la columna de agua mediante una aleta dorsal y bandas de cilios compuestos. Entre los crustáceos más abundantes están los anfípodos *Liagoceradocus acutus* y *Spelaeonicippe buchi* (Fig. 23), que también recogen pequeñas partículas orgánicas de la columna de agua, probablemente con sus piezas bucales y gnatópodos (pinzas). Estos anfípodos son comunes a lo largo de toda la cueva, aunque normalmente se encuentran como individuos solitarios dispersos. El misidáceo *Heteromysoides cotti* también es relativamente fácil de observar en la cueva, pero nunca en densidades tan altas como en Los Jameos del Agua. En las secciones oscuras de la cueva normalmente se puede observar en grupos de 2-3 individuos nadando cerca del fondo, entrando y saliendo de grietas y espacios entre bloques. Más raras de ver son otras especies como el termosbenáceo *Halosbaena fortunata*, y los anélidos estigobiontes *Prionospio* n. sp. y una nueva especie de hesiónido. Sin embargo, la especie más rara de la cueva es probablemente el anélido escalibregmátido *Speleobregma lanzaroteum*, solo conocido a partir de tres individuos recogidos en la columna de agua en 1981 y 2011 (Fig. 25).





Figura 24. Detalle del picón acumulado en la entrada del Túnel de la Atlántida, con un ejemplar de *Munidopsis polymorpha* alimentándose, tal vez de microalgas acumuladas en el fondo.

La columna de agua del Tubo Volcánico de La Corona también contiene una comunidad diversa de animales microscópicos. Una muestra de plancton revela la presencia de numerosos estigobios, incluyendo los abundantes ostrácodos como *Eupolycope pnyx*, *Humphreysella wilkensi* y *H. phalanx*, los copépodos misofrioides *Speleophriopsis canariensis* y *Palpophria aestheta* y varias especies de harpacticoides, destacando *Neoechinophora karaytugui* por pertenecer a la familia Superornatimeridae con nueve especies cavernícolas en Bermudas, Bahamas y Mallorca (pág. 190). Entre los anélidos microscópicos de la columna de agua destaca *Longipalpa* n. sp., perteneciente a un grupo exclusivo de cuevas anquialinas, caracterizado por poseer largos palpos y la capacidad de nadar en la columna de agua con bandas de cilios.

Aunque la mayoría de los estigobios de la cueva se observa más fácilmente en la columna de agua, es probable que también habiten en el interior de grietas y fisuras a lo largo del techo y las paredes de la cueva, no pudiéndose descartar que algunas de estas especies aparezcan en la columna de agua solo como respuesta a las perturbaciones producidas por las burbujas de los buzos. Las únicas especies que habitan exclusivamente en la columna de agua son los remípedos.

La especie más común entre los animales bentónicos macroscópicos es el jameño *Munidopsis poly-*

morpha, sobre todo en la laguna de entrada del Túnel de la Atlántida (Fig. 24), aunque siempre con densidades muy inferiores a las de Los Jameos del Agua. Estas densidades disminuyen considerablemente a lo largo de los cien primeros metros del Túnel, a partir de donde *M. polymorpha* se vuelve muy escasa, probablemente debido a la reducción de nutrientes por el alejamiento del foco de luz artificial de la entrada. El equiúrido *Bonellia viridis* también aparece en el Túnel de la Atlántida, aunque solo en la misma entrada y en pequeñas densidades (Fig. 27).

La mayoría de las especies bentónicas de las secciones oscuras son microscópicas y habitan en el picón o en los sedimentos de la Montaña de Arena (ver sección siguiente), aunque formando comunidades relativamente pobres comparadas con las de la columna de agua. Las acumulaciones de picón del Túnel de la Atlántida están ocupadas por los anélidos estigobios *Macrochaeta* n. sp. y *Leptonerilla diatomeophaga*, junto con varias especies de copépodos harpacticoides y ciclopoides aún no estudiadas. En la Cueva de los Lagos *Macrochaeta* n. sp. y *Leptonerilla diatomeophaga* están ausentes, pero el picón es colonizado por la especie aún no descrita *Mesonerilla* n. sp. 1, y por el isópodo *Curassanthura canariensis*, que también puede observarse arrastrándose con sus largas patas por las grietas de las paredes.



Figura 25. Uno de los tres ejemplares conocidos de *Speleobregma lanzaroteum* justo después de su captura en el Túnel de la Atlántida, en 2011.



Enrique Domínguez

Figura 26. Una *Bonellia viridis* se oculta en los crevículos de la entrada del Túnel mientras se alimenta con su probóscide evaginable.



Alejandro Martínez

Figura 27. *Munidopsis polymorpha* alimentándose en los Charcos de Luis a plena luz del día.

Ambientes intersticiales: Montaña de Arena

La Montaña de Arena es una duna de más de 20 m de altura formada por la acumulación de sedimentos marinos a 750 m de la entrada del Túnel de la Atlántida (Fig. 9, Capítulo 1). Estos sedimentos han ido penetrando en la cueva durante miles de años a través de una grieta en el techo de la cavidad. La mayor parte de estos sedimentos consiste en arena gruesa con un diámetro medio de grano de entre 0,5 y 1 mm, sin sedimentos finos o limos. El tamaño relativamente grande de los granos y la ausencia de elementos finos favorece la presencia de intersticios más o menos amplios que facilitan la circulación de agua, así como la llegada de oxígeno y nutrientes a los primeros centímetros de la columna de sedimento (ver Cuadro 1), generando un hábitat idóneo para muchas especies intersticiales. La concentración de materia orgánica en el sedimento de la duna es similar a la de los sedimentos marinos fuera de la cueva, calculada en el 0,01% del peso seco. La composición mineral del sedimento también es muy similar a la del exterior y consiste en un 98-99% de carbonatos de origen biológico, y una pequeña fracción de partículas de origen volcánico. Entre estos bioclastos hay abundantes conchas de moluscos (Tabla 4) y restos esqueléticos de varias especies de equinoideos, principalmente *Diadema africanum* y *Paracentrotus lividus*.

A pesar de que la grieta sobre la Montaña de Arena aún no ha sido localizada en el fondo marino sobre la cueva, la abundante fauna marina encontrada alrededor de la Montaña de Arena indica que existe un intercambio más directo con el exterior. Abundantes organismos suspensívoros sésiles, como esponjas y cnidarios, crecen sobre las paredes y el techo, al tiempo que es común encontrar sobre la duna individuos de especies marinas como el erizo de púas largas *Diadema africanum*, la ofiura *Ophioderma longicauda*, el camarón espinoso *Stenopus spinosus* y la gamba *Athanas* sp.

En los intersticios entre los sedimentos de la Montaña de Arena habita una rica comunidad de animales microscópicos, con abundantes especies marinas de anélidos de las familias Orbiniidae, Dorvilleidae, Syllidae, Acrocirridae, Scalibregmatidae y Nerillidae. También han sido halladas dos especies no identificadas de gastrotricos (*Urodasys* y *Macrodasys*); ocho especies de platelmintos rhabdocelos pertenecientes a cinco géneros diferentes de Kalyptorhynchia y tres géneros de Dalytyphloplanida; seis especies de platelmintos proseriados de los géneros *Boreocelis*, *Archilina*, *Minona*, *Paratoplana*, *Vannuccia* y *Archimonocelis*; una especie de cnidario del género *Halammohydra*; varias especies de mi-

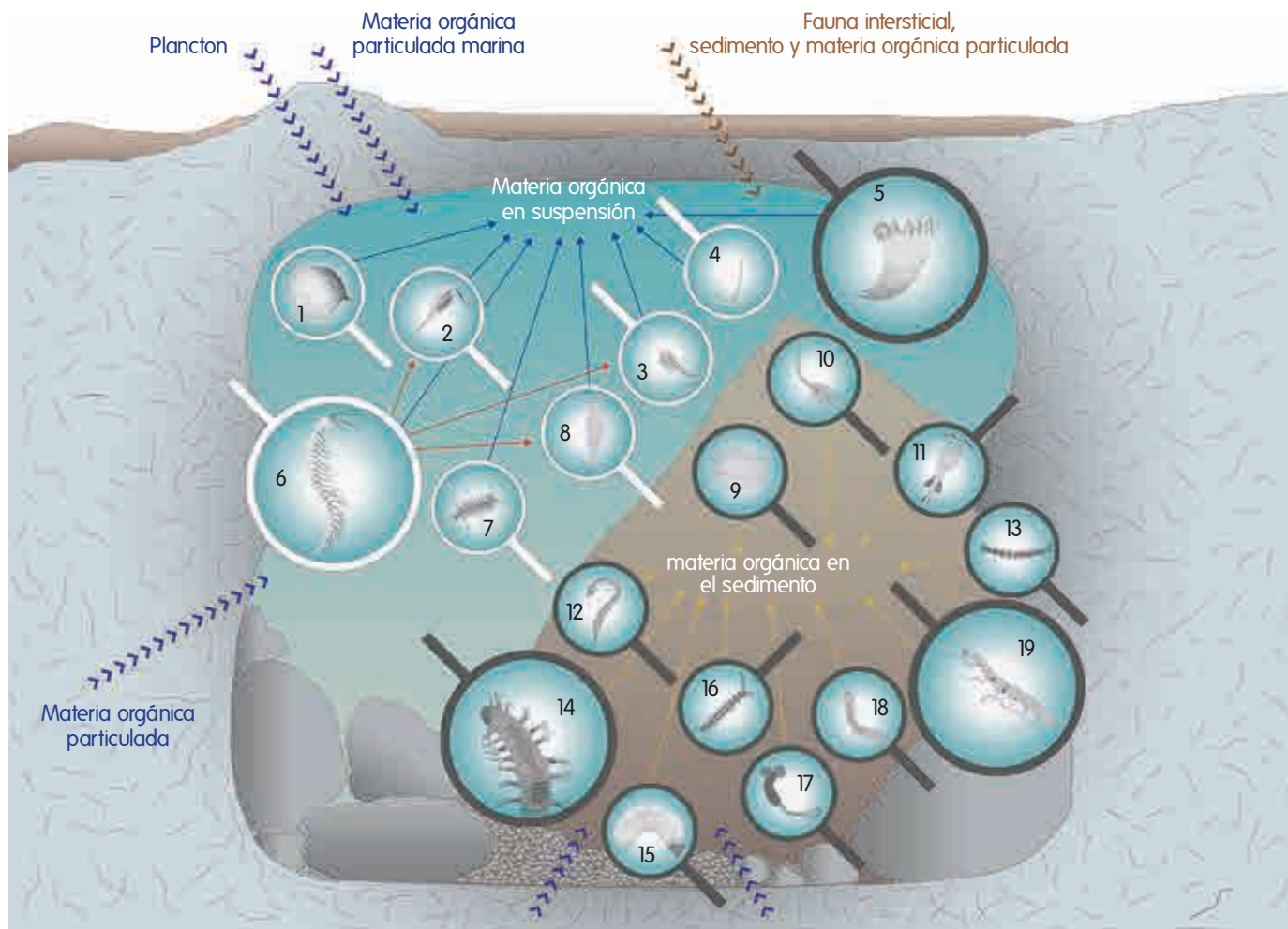


Figura 28. Relaciones tróficas entre las comunidades de animales de Montaña de Arena y las del resto de la cueva. La materia orgánica que llega desde el mar es retenida por la duna, que actúa como filtro. Se representan en color oscuro las especies intersticiales de Montaña de Arena. **1** *Humphreysella*. **2** Misophrioida. **3** *Halosbaena fortunata*. **4** *Megadrilus pelagicus* **5** *Caryophyllia*. **6** *Morlockia*. **7** *Gesiella*. **8** *Neoechinophora*. **9** *Eusarsiella bedoyai*. **10** Cumacea. **11** Cyclopoida. **12** Draconematidae. **13** Nerillidae. **14** Syllidae. **15** *Fauveliopsis jameoaquensis*. **16** *Meganerilla cesari*. **17** *Tubiluchus lemburgi*. **18** Acrocirridae. **19** *Curassanthura canariensis*.

cromoluscos como *Cima minima*, *Caecum clarkii* y *Pseudorbis jameoensis*; y muchas especies de crustáceos copépodos, gammáridos e ingolfiélidos aún no estudiados. A pesar de esta gran diversidad de organismos, muchas de estas especies muestran abundancias relativamente bajas y también se encuentran en ambientes intersticiales similares fuera de la cueva, siendo capaces de sobrevivir en

la Montaña de Arena por la similitud entre este ambiente y otros hábitats intersticiales en el mar. Esta comunidad intersticial está probablemente mantenida por el aporte de materia orgánica marina, así como la producida por bacterias entre los granos de arena, que aprovechan los gradientes fisicoquímicos que se generan como consecuencia del régimen de flujo en el sedimento.

Charcos y pozos anquialinos



Los ambientes anquialinos en Lanzarote no están limitados al Tübo Volcánico de La Corona, sino que se distribuyen por toda la isla en forma de charcos y pozos anquialinos naturales y artificiales en los que afloran las aguas subterráneas. Estos ambientes, a pesar de su reducido tamaño, también albergan numerosas especies endémicas y en peligro de extinción, por lo que merecen una especial atención y protección.

Los charcos anquialinos se forman en varias zonas de Lanzarote, donde los terrenos costeros se encuentran por debajo del nivel del mar debido a la presencia de depresiones naturales o artificiales (Fig. 29), facilitando el afloramiento de aguas subterráneas influidas por las mareas. La mayoría de estos charcos se encuentra en Montaña Bermeja en la costa suroeste, y en Órzola en el extremo noreste de la isla. Mientras que estos hábitats son considerados como extensiones del cinturón anquialino de la isla, los factores abióticos que actúan sobre estos char-

cos expuestos son muy diferentes a los que actúan en la cueva, afectando a su ecología y a la estructura de sus comunidades. La mayor diferencia es la incidencia directa de luz solar durante el día que hace variar notablemente la temperatura y la salinidad, en ocasiones alcanzando valores extremos. Además, debido a su exposición al viento y a la lluvia, es normal que en el fondo de estos charcos se acumule sedimento fino y materia vegetal en diversos grados de descomposición. También es frecuente que haya crecimiento algal en estos ambientes, sobre todo de especies propias de zonas supralitorales como las algas verdes (*Ulva muscoides*, *Ulva prolifera*, *Valonia* sp., *Chaetomorpha* sp.) y cianobacterias (*Microcoleus lynbyacea*, *Schizotrix calcicola*). Los endemismos más comunes en estos ambientes son el anfípodo *Parhyale multispinosa* y el copépodo calanoide *Stephos canariensis*, que aparecen en los charcos incluso durante el día, soportando los cambios bruscos de temperatura y salinidad. Otros estigobios pasan

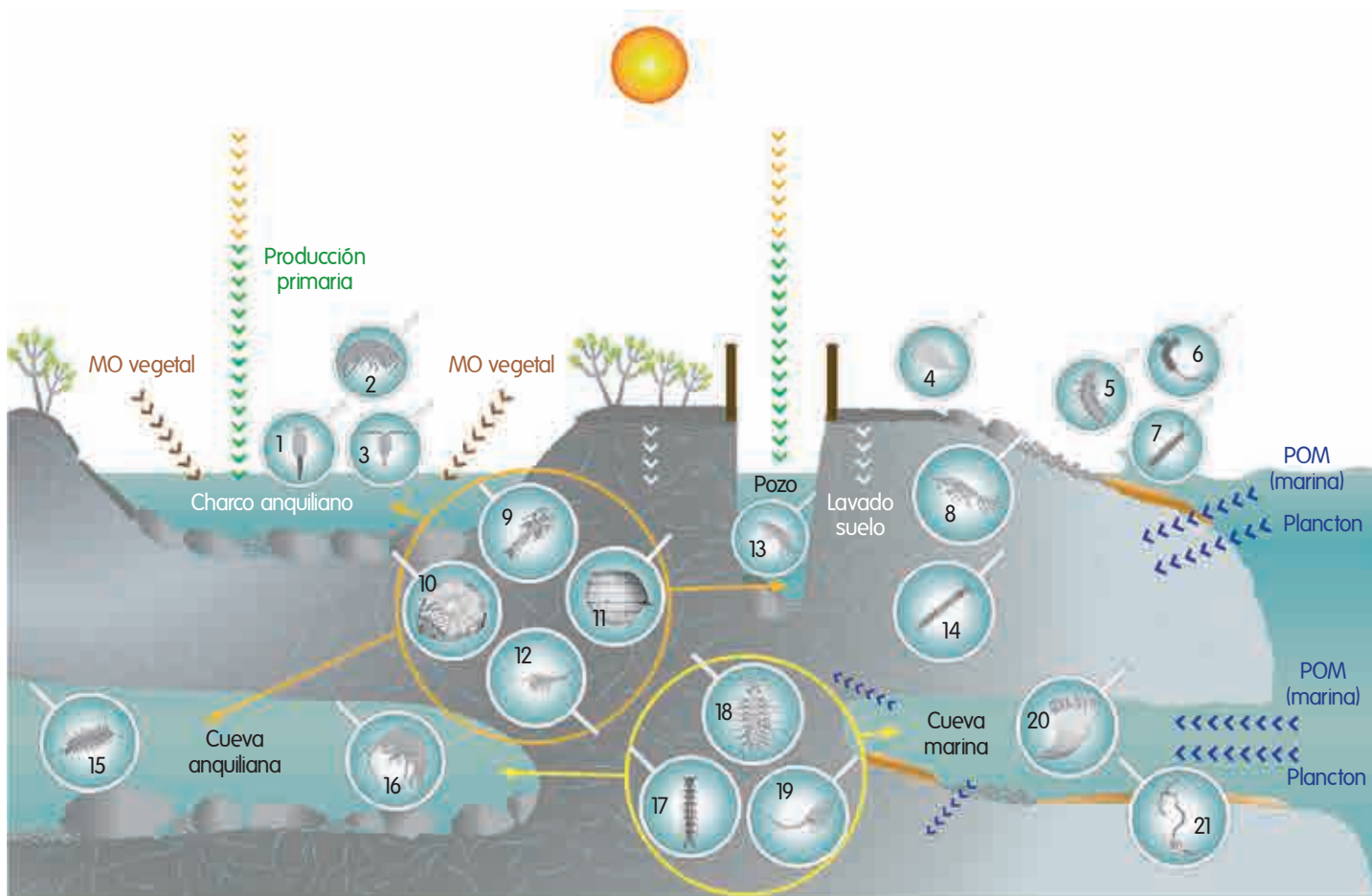


Figura 29. El medio anquialino de Lanzarote. La materia orgánica penetra desde el mar y se distribuye entre los distintos hábitats donde es aprovechada por varias comunidades de animales.

- 1 *Boxshallia bulbantennulata*. 2 *Parhyale multispinosa*. 3 *Calanoida*. 4 *Halosphiloscia*. 5 *Syllidae*.
 6 *Tubiluchus lemburgi*. 7 *Meganerilla*. 8 *Bogidiella uniramosa*. 9 *Heteromysoides cotti*. 10 *Munidopsis polymorpha*. 11 *Humphreysella*. 12 *Halosbaena*. 13 *Liagoceradocus acutus*. 14 *Harpacticoida*.
 15 *Gesiella jameensis*. 16 *Spelaeonicippe buchi*. 17 *Mesonerilla* sp. 18 *Leptonerilla diatomeophaga*.
 19 *Cumacea*. 20 *Caryophyllia smithii*. 21 *Bonellia viridis*.

el día escondidos entre las pequeñas grietas y fisuras del fondo de los charcos, y emergen solo durante la noche para alimentarse, cuando las temperaturas y el riesgo de depredación son más bajos. Entre estos estigobios los más comunes son *Heteromysoides cotti* y *Munidopsis polymorpha* (Fig. 27), aunque también pueden encontrarse algunas especies de misofrioides. Sorprendentemente, hay dos especies endémicas de Lanzarote que solo se conocen de charcos anquilinos: el copépodo ciclopoide *Boxshallia bulbantennulata* y el tantulocárido *Stygotantulus stocki*. Junto a los estigobios es común encontrar especies típicas de la franja intermareal marina, incluyendo la anémona *Aiptasia mutabilis*, los moluscos *Littorina striata*, *Botryphallus epidauricus*, *Cerithium lividulum*, *Ovatella myosotis*, *Lasaea rubra* y *Cardita calyculata*, los anélidos *Perinereis cultrifera*, *P. oliveirae*, *Ophryotrocha* sp., *Cirriformia cirrifera* y *Jauna paggersteni*, los anfipodos marinos *Amphitoe rubricata* y *Aora typica*, el camarón común *Palaemon elegans*, y la estrella de mar *Coscinasterias tenuispina*. Incluso es común encontrar peces en estas zonas, siendo el más común el blénido *Mauligobius madeirensis*. Además, en ocasiones aparece en estos ambientes la anguila europea *Anguilla anguilla*. Esta especie en peligro de extinción en toda Europa era relativamente abundante en Canarias en el pasado, donde utilizaba las desembocaduras de varios barrancos para desovar. Hoy en día la anguila es muy escasa en el archipiélago, por lo que su presencia en charcos anquilinos añade un valor extra a este tipo de localidades, enfatizando la importancia de su conservación.

A lo largo de los siglos XIX y XX se excavaron artesanalmente varios pozos en diversos puntos de la costa de Lanzarote, con el fin de bombear aguas marinas subterráneas a la superficie para extraer sal. Son pozos relativamente anchos, con un diámetro de 2-3 metros, y con una profundidad máxima de 10 m, y aunque muchos se encuentran actualmente inoperativos, sus restos permanecen cerca de varias poblaciones de la costa noreste de Lanzarote incluyendo Arrecife, Los Mármolles, Costa Teguise, Guatiza, Mala, Punta Mujeres, Arrieta y Órzola (Figs. 30 y 31). El agua en el interior de estos pozos es de origen marino y está afectada por las mareas pero, a diferencia de los charcos, se encuentra protegida de la luz solar y de los cambios extremos de temperatura y salinidad, así como de la entrada de grandes cantidades de materia orgánica. El fondo de estos pozos está normalmente formado por grava y barro, tiene poca agua (0,5-1,5 m) y está desprovisto de algas. Hay pocas especies de estigobios que habiten permanentemente estos pozos, siendo la más abundante el anfipodo *Liagoceradocus acutus*. Sin embargo, colocando trampas cebadas en el fondo es fácil recolectar otras especies, probablemente atraídas por el cebo desde los crevículos cercanos en los que habitan. Algunas de estas especies son los ostrácodos *Humphreysella wilkensi*, el termosbenáceo *Halobaena fortunata*, el misidáceo *Heteromysoides cotti*, y el jameño *Munidopsis polymorpha*. Junto a los estigobios, es común encontrar en estos pozos también especies marinas, sobre todo copépodos harpacticoides oculados y ostrácodos podocópidos.

-CUADRO 1 - La vida entre los granos de arena y el picón

Los ambientes intersticiales son aquellos que se forman en los espacios entre los granos de arena. El pequeño tamaño de estos espacios evita el flujo libre de agua, que está controlado por la acción de fuerzas capilares. La intensidad de estas fuerzas capilares depende del tamaño de los granos, de forma que granos de arena mayores generan espacios más amplios con mayor flujo. La angulosidad de los granos de arena también juega un papel importante en el flujo de agua, ya que un aumento de aquella favorece su compactación, reduciendo el tamaño de los espacios entre los granos. Debido a la acción de las fuerzas capilares los hábitats intersticiales pueden compararse a medios porosos, con un intercambio limitado con el agua libre suprayacente que depende en gran medida de la presencia de gradientes de presión. Además, las fuerzas capilares van frenando progresivamente el flujo de agua a través de los intersticios, favoreciendo la formación de gradientes verticales fisicoquímicos. Este régimen de circulación también facilita la deposición de materia orgánica, que es descompuesta por bacterias utilizando el oxígeno presente en el sedimento y formando una zona anóxica a unos pocos centímetros de la superficie. A pesar de estas condiciones extremas, existe una comunidad de animales microscópicos, colectivamente conocidos como meiofauna intersticial, que habita en estos ambientes, aunque están limitados a los primeros centímetros de la columna de sedimentos. La mayoría de estas especies son animales vermiformes que se alimentan de materia orgánica acumulada entre los granos, de bacterias o de otros pequeños animales.

Por el contrario los granos de picón, como los presentes a lo largo del Tubo Volcánico de La Corona, son mucho mayores que los granos de arena y forman substratos menos compactos que permiten al agua fluir más libremente. Debido a su tamaño, el papel de las fuerzas capilares en el picón es insignificante, y el flujo de agua está dominado por fuerzas inerciales. El flujo inercial facilita el intercambio de agua entre la columna de agua y el picón, evitando la formación de gradientes y dificultando la deposición de materia orgánica. Como consecuencia, los animales que viven en el picón experimentan condiciones más parecidas a las de la columna de agua que a las de verdaderos hábitats intersticiales. Estas especies creviculares son normalmente de mayor tamaño y presentan adaptaciones para capturar materia orgánica en suspensión y nadar, relacionado con el mayor flujo de agua presente en estos ambientes.





Brett C. Gonzalez

Figura 30. Salinas de Los Agujeros, cerca de Mala, una de las pocas salinas operativas de la isla.





Figura 31. Uno de los molinos de las Salinas de Los Agujeros.

Brett C. Gonzalez



Epílogo: el tesoro biológico bajo las lavas de Lanzarote

Conocemos 32 estigobios endémicos del Tubo Volcánico de La Corona (cinco aún no descritos): 21 crustáceos y 11 anélidos, la mayoría de los cuales son exclusivos de las secciones inundadas del Tubo Volcánico de La Corona. *Heteromysoides cotti*, *Munidopsis polymorpha*, *Halosbaena fortunata*, *Humphreysella wilkensi*, *Humphreysella phalanx*, *Liagoceradocus acutus* y *Bogidiella uniramosa* se encuentran, además, en pozos y charcos anquialinos a lo largo de la costa de Lanzarote; mientras que *Leptonerilla diatomeophaga*, *Muceddina multispinosa* y *Stygocyclopia balearica* han sido citados en otras cuevas de Tenerife y el Mediterráneo, respectivamente. Además, hay tres especies estigófilas endémicas de Lanzarote: *Mesonerilla* n. sp. 1, *Mesonerilla* n. sp. 2 y *Parahyale multispinosa*.

La diversidad del Tubo Volcánico de La Corona parece baja cuando se la compara con la de las principales áreas anquialinas del Atlántico como Bahamas (107 crustáceos, 2 anélidos), Bermuda (70 crustáceos, 1 anélido) y la Península de Yucatán (39 crustáceos, 2 anélidos). Sin embargo, estas regiones comprenden extensas áreas con numerosas cuevas y a menudo formadas por varias islas, mientras que la diversidad de Lanzarote se concentra en una sola localidad. La única cueva anquialina conocida con más especies que La Corona es Washington Cave System en Bermuda, con 37 estigobios descritos.

Las afinidades biogeográficas de los estigobios de Lanzarote son diversas. Los anélidos *Gesiella*

jameensis y *Speleobregma lanzaroteum*, y los copépodos *Enantronia canariensis* (Calanoida), *Oromiina fortunata* (Cyclopoida), *Dimisophría cavernicola* y *Palpophria aestheta* (Misophríoida) pertenecen a géneros monoespecíficos, siendo *Palpophria aestheta* la única especie descrita en la familia Palpophriidae, que es por tanto una familia endémica de Lanzarote.

Otros endemismos de La Corona pertenecen a géneros con interesantes patrones de distribución disjunta en cuevas situadas en regiones geográficas apartadas. Varios géneros presentan patrones de distribución anfiatlánticos, como los nerílidos del género *Longipalpa* (conocido en Yucatán, Bahamas y Bermuda), los anfípodos del género *Spelaeonicippe* (en Bahamas y Turks y Caicos) y los copépodos harpacticoides *Neoechinophora* (presentes en Bermuda y el Mediterráneo). Los ancestros de estas especies probablemente colonizaron cuevas o hábitats similares antes de la apertura del Atlántico, especiando por vicarianza en relación a los movimientos tectónicos. El género *Macrochaeta* presenta una segunda especie cavernícola en Yucatán. Sin embargo, el género se compone de numerosas especies marinas, sugiriendo eventos de colonización independiente desde el mar en México y Lanzarote. Otro géneros presentan patrones de distribución correspondientes con las costas del antiguo mar Tethys, incluyendo *Speleophríopsis*, *Curassanthura*, *Halosbaena*, *Humphreysella*, *Morlockia* y un clado dentro de

Prionospio. Todos estos grupos probablemente representen relictos del Mesozoico, cuyos ancestros colonizaron cuevas desde aguas poco profundas, divergiendo posteriormente por vicarianza relacionada con los movimientos de las grandes placas tectónicas durante el Terciario. La distribución de géneros *Liagoceradocus* y *Stygocyclopia*, presentes también en cuevas del Indopacífico, puede también explicarse por fenómenos geológicos semejantes.

Otros estigobios de La Corona muestran afinidades con especies de aguas profundas. Entre ellos se cuentan aquellos géneros formados exclusivamente por especies de aguas profundas y de cuevas o hábitats similares, como los anélidos *Gesiella*, *Fauveliopsis* y *Speleobregma*; los ostrácodos *Humphreysiella*; los misofrioides *Palpophria*, *Speleophriopsis*, *Dimisophria* y *Expansophria*; el calanoide *Paramisophria* y el decápodo *Munidopsis*. Sin embargo, estas afinidades no indican necesariamente que los ancestros de estos estigobios hayan colonizado las cuevas desde las profundidades del mar, como indican análisis filogenéticos independientes realizados en copépodos misofrioides (*Palpophria*, *Speleophriopsis*, *Dimisophria* y *Expansophria*) y calanoides (*Paramisophria*), ostrácodos (*Humphreysiella*) y anélidos (*Speleobregma*), que muestran que los estigobios de estos grupos derivan de ancestros de aguas someras. La posibilidad de colonización de cuevas desde aguas profundas solo queda abierta para *Gesiella jameensis* y *Munidopsis polymorpha*.

No existe por tanto un modelo biogeográfico único que pueda explicar la complejidad de patrones observados en el Tubo Volcánico de La Corona, y lo

más probable es que la fauna del tubo volcánico sea el resultado de procesos independientes a lo largo de la compleja historia geológica de Lanzarote.

Desde un punto de vista evolutivo, los estigobios de La Corona son el resultado de miles de años de adaptación al ambiente subterráneo de Lanzarote. Especies como *Gesiella jameensis*, *Munidopsis polymorpha*, *Speleonicippe buchi* y *Heteromysoides cotti*, entre otras, se han adaptado a través de la reducción y pérdida de estructuras, como ojos y pigmentación, para conseguir un ahorro energético que les permita sobrevivir ante la falta de recursos tróficos de la cueva. Estas adaptaciones contrastan con las de especies como *Megadrilus pelagicus*, *Longipalpa* n. sp., *Speleobregma lanzaroteum* y *Palpophria aestheta*, que han invertido en el desarrollo de nuevas estructuras que les permiten acceder a los escasos recursos presentes en la columna de agua de la cueva. El estudio de los diferentes mecanismos y respuestas adaptativas de varios grupos nos permite entender procesos evolutivos más generales en otros ambientes de la Tierra.

La conservación de los ecosistemas subterráneos de Lanzarote es esencial para preservar todo este tesoro biológico, pues se trata del único hábitat conocido de estas especies que suponen no solo parte del Patrimonio Natural de Lanzarote sino también fuente de conocimientos para todos. Sin embargo, los beneficios del estudio de esta fauna van más allá de los valores científicos o aplicados, permitiéndonos saciar nuestra curiosidad innata al aportarnos el placer de saber un poco más sobre enigmáticos seres que, desde antes que cualquier humano, merodean en la oscuridad de estas grutas inundadas.

Resumen de las especies de estigobios presentes en el tubo de La Corona

	Distribución					Hábitats				Afinidades		Congéneres en					Origen			
	Cueva de los Lagos	Jameos del Agua	Túnel de la Atlántida	Montaña de Arena	Otros ambientes anquialinos de la isla	Picón	Columna de Agua	Epibéntico	Arena	Nº de especies en el género	Nº de especies estigobias en el género	Caribe	Atlántico	Mediterráneo	Pacífico	Índico	Tethiano	Aguas profundas	Aguas someras	Interstitial
Annelida, Aphroditiformia																				
<i>Gesiella jameensis</i>										1	1									
Annelida, Terebelliformia																				
<i>Fauveliopsis jameoaquensis</i>										17	3									
Annelida, Scolecida																				
<i>Speleobregma lanzaroteum</i>										1	1									
<i>Prionospio n. sp.</i>										1000	5									
Annelida, Protodrilida																				
<i>Megadrilus pelagicus</i>										7	1									
Annelida, Terebellida																				
<i>Macrochaeta n. sp</i>										13	2									
Annelida, Polychaeta incertae sedis																				
<i>Mesonerilla n. sp</i>										10	1									
<i>Leptonerilla diatomeophaga</i>										9	5							?		?
<i>Longipalpa n. sp</i>										5	5									
Annelida, Phyllodocida																				
<i>Sphaerosyllis iliffei</i>										68	1									
Ostracoda, Halocyprida																				
<i>Eupolycope pnyx</i>										7	1									
<i>Humphreysella wilkensi</i>										11	11									
<i>Humphreysella phalanx</i>										11	11									

	Distribución					Hábitats			Afinidades		Congéneres en					Origen				
	Cueva de los Lagos	Jameos del Agua	Túnel de la Atlántida	Montaña de Arena	Otros ambientes anquialinos de la isla	Picón	Columna de Agua	Epibéntico	Arena	Nº de especies en el género	Nº de especies estigobias en el género	Caribe	Atlántico	Mediterráneo	Pacífico	Índico	Tethiano	Aguas profundas	Aguas someras	Intersticial
Copepoda, Cyclopoida																				
<i>Oromiina fortunata</i>										1	1								?	
<i>Muceddina multispinosa</i>										1	1									
Copepoda, Calanoida																				
<i>Enantronia canariensis</i>										1	1								?	
<i>Paramisophria reducta</i>										18	6									
<i>Stygocyclopia balearica</i>										3	3								?	
Copepoda, Harpacticoida																				
<i>Neoechinophora karaytugi</i>										5	5								?	?
Copepoda, Misophrioida																				
<i>Expansophria dimorpha</i>										3	3									
<i>Dimisophria cavernicola</i>										1	1									
<i>Speleophriopsis canariensis</i>										3	3									
<i>Palpophria aestheta</i>										1	1									
Pericarida, Mysida																				
<i>Heteromysoides cotti</i>										4	4									
Pericarida, Thermosbaenacea																				
<i>Halosbaena fortunata</i>										4	4									
Amphipoda, Gammaridea																				
<i>Bogidiella uniramosa</i>										110	110									
<i>Liagoceradocus acutus</i>										6	6									
<i>Spelaeonicippe buchi</i>										2	2									
Isopoda, Anthuroidea																				
<i>Curassanthura canariensis</i>										4	4									
Decapoda, Anomura																				
<i>Munidopsis polymorpha</i>										300	1									
Remipedia, Nectiopoda																				
<i>Morlockia atlantida</i>										4	4									
<i>Morlockia ondinae</i>										4	4									

Bibliografía

Capítulo 1

- Acosta, J., Uchupi, E., Muñoz, A., Herranz, P., Palomo, C., Ballesteros, M., Group, Z. W. 2003. Geologic evolution of the Canarian Islands of Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria and La Gomera and comparison of landslides at these islands with those at Tenerife, La Palma and El Hierro. *Marine Geophysical Research* 24, 1-40.
- Araña, V., Carracedo, J. C. 1979. Lanzarote y Fuerteventura. Editorial Rueda.
- Bogaard, P. van den. 2013. The origin of the Canary Island Seamount Province-New ages of old seamounts. *Nature Scientific Reports* 3, 2107.
- Bravo, T. 1964. El volcán y el malpaís de la Corona, La Cueva de los Verdes y los Jameos. Publicaciones del Cabildo Insular de Lanzarote.
- Carracedo, J. C., Day, S., Guillou, H., Rodríguez Badiola, E., Canas, J. A., Pérez Torrado, F. J. 1998. Hotspot volcanism close to a passive continental margin: the Canary Islands. *Geological Magazine* 135, 591-604.
- Carracedo, J. C., Rodríguez Badiola, E. 1993. Evolución geológica y magmática en la isla de Lanzarote (Islas Canarias). *Revista de la Academia Canaria de las Ciencias* 5, 25-58.
- Carracedo, J. C., Singer, B., Jicha, B., Guillou, H., Rodríguez Badiola, E., Meco, J., Pérez Torrado, F. J., Gimeno, D., Socorro, S., Láinez, A. 2003. La erupción y el tubo volcánico del Volcán Corona (Lanzarote, Islas Canarias). *Estudios Geológicos* 59, 277-302.
- García-Valdecasas, A. 1985. Estudio faunístico de la cueva submarina "Túnel de la Atlántida", Jameos del Agua, Lanzarote. *Naturalia Hispanica* 27, 1-56.

- Martínez, A., Palmero, A. M., Brito, M. C., Núñez, J., Worsaae, K. 2009. Anchialine fauna of the Corona lava tube (Lanzarote, Canary Islands): diversity, endemism and distribution. *Marine Biodiversity* 39, 169-187.
- Mendo, A., Ortega, L. 1988. El Túnel de la Atlántida: retorno a la Prehistoria. *Geo* 14, 9-25.
- Wilkins, H., Iliffe, T. M., Oromí, P., Martínez, A., Tysall, T. N., Koenemann, S. 2009. The Corona lava tube, Lanzarote: geology, habitat diversity and biogeography. *Marine Biodiversity* 39, 155-167.

Capítulo 2

Conceptos generales

- Culver, D. C., Pipan, T. 2009. The biology of caves and other subterranean habitats. Oxford University Press.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. London: Murray.
- Denoël, M., Joly, P. 2000. Neoteny and progenesis as two heterochronic processes involved in paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia: Caudata).
- Fanenberg, M., Harzsch, S., Wägele, J. W. 2004. The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proceedings National Academy Sciences USA* 101, 3868-3873.
- Fosshagen, A., Iliffe, T. M. 1988. A new genus of Platicopioidea (Copepoda) from a marine cave on Bermuda. *Hydrobiologia* 167/168, 357-361.
- Koenemann, S., Schram, F. R., Bloechl, A., Iliffe, T. M., Hoenemann, M., Held, C. 2007. Post-embryonic development of remipede crustaceans. *Evolution & Development* 9, 117-121.
- Nagalingum, N., Marshall, C., Quental, T., Rai, H., Little, D., Mathews, S. 2011. Recent synchronous radiation of a living fossil. *Science* 334, 796-799.
- Neiber, M. T., Hartke, T. R., Stemme, T., Bergmann, A., Rust, J., Iliffe, T. M., Koenemann, S. 2011. Global biodiversity and phylogenetic evaluation of Remipedia (Crustacea). *PLoS ONE* 6, e19627.

Regier, J. C., Shultz, J. W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzer, R., Martin, J. W., Cunningham, C. W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463, 1079-1083.

Schiner, I. R. 1854. Fauna der Adelsberger-, Luegger-, and Magdalenen Grotte. In: Schmidl, A. (Ed.) *Die Grotten und Hölen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas*. Braunmüller. Wien, Austria, pp. 231-272.

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

Yager, J. 1981. Remipedia, a New Class of Crustacea from a Marine Cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 1, 328-333.

El ambiente anquialino

Gonzalez, B.C., Iliffe, T.M., Macalady, J., Schaperdoth, I., Kakuk, B. 2011. Microbial hotspots in anchialine blue holes: initial discoveries from the Bahamas. *Hydrobiologia* 677, 149-156.

Holthuis, L. B. 1974. Subterranean Crustacea Decapoda Macrura collected by Mr. L. Botosaneanu during the 1973 Cuban-Roumanian Biospeleological Expedition to Cuba. *International Journal of Speleology* 6, 231-242.

Holthuis, L. B. 1987. Anchialine versus Anchihaline; The Correct Spelling of a Recently Introduced Ecological Term. *Crustaceana* 53, 107-108.

Neisch, J. A., Pohlman, J. W., Iliffe, T. M. 2012. The use of stable and radiocarbon isotopes as a method for delineating sources of organic material in anchialine systems. *Natura Croatica* 21, 83-85.

Pohlman, J. W. 2011. The biogeochemistry of anchialine caves: progress and possibilities. *Hydrobiologia* 677, 33-51.

Pohlman, J. W., Cifuentes, L. A., Iliffe, T. M. 2000. Food web dynamics and biogeochemistry of anchialine caves: a stable isotope approach. *Ecosystems of the World*, 345-358.

Pohlman, J. W., Iliffe, T. M., Cifuentes, L. A. 1997. A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 155, 17-27.

- Riedl, R., Ozretic, B. 1969. Hydrobiology of marginal caves. Part I. General problems and introduction. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 54, 661-683.
- Sket, B. 1996. The ecology of anchihaline caves. *Trends Ecology and Evolution* 11, 221-225.
- Stock, J. H., Iliffe, T. M., Williams, W. D. 1986. The concept of "anchialine" reconsidered. *Stygologia* 2, 90-92.

Sobreviviendo en ambientes anquialinos

- Bishop, R., Kakuk, B., Torres, J. 2004. Life in the hypoxic and anoxic zones: metabolism and proximate composition of Caribbean troglobitic crustaceans with observations on the water chemistry of two anchialine caves. *Journal of Crustacean Biology* 24, 379-392.
- Bishop, R. E., Iliffe, T. M. 2009. Metabolic rates of stygobiontic invertebrates from the Túnel de la Atlántida, Lanzarote. *Marine Biodiversity* 39, 189-194.
- Bishop, R. E., Iliffe, T. M. 2012. Ecological physiology of the anchialine shrimp *Barbouria cubensis*: a comparison of epigean and hypogean populations. *Marine Biodiversity* 42, 303-310.
- Harms, v. W. 1921. Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendecapoden *Munidopsis polymorpha* Koelbel aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Lanzarote. *Zoologischer Anzeiger* 52, 101-115.
- Iliffe, T. M., Kornicker, L. 2009. Worldwide diving discoveries of living fossil animals from the depths of anchialine and marine caves. In: Lang, M. A., Macintyre, I. G., Rützler, K. (Eds.), *Proceedings of Biological Society of Washington*. Smithsonian Institution Scholarly Press, pp. 269-280.
- Kohlhage, K., Yager, J. 1994. An analysis of swimming in remipede crustaceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 346, 213-221.
- Martínez, A., Di Domenico, M., Worsaae, K. 2013. Evolution of cave *Axiobuitta* and *Speleobregma* (Scalibregmatidae, Annelida). *Zoologica Scripta* 42 (6): 623-636.
- Martínez, A., Di Domenico, M., Rouse, G., Worsaae, K. 2015. Phylogeny of Protodrilidae inferred by total evidence analyses. *Cladistics* 31(3): 250-276
- Parzefall, J. 1986. Behavioral preadaptations of marine species for the colonisation of caves. *Stygologia* 2, 144-155.

- Romero, A. 2009. Cave biology: life in darkness. Cambridge University Press.
- Romero, A. 2011. The evolution of cave life. *American Scientist* 99, 144-151.
- Romero, A., Green, S. M. 2005. The end of regressive evolution: examining and interpreting the evidence from cave fishes. *Journal of Fish Biology* 67, 3-32.
- Wilkins, H., Parzefall, J. 1974. Die Oekologie der Jameos del Agua (Lanzarote) zur Entwicklung Limnischer Hoehlentiere aus Marinen vorfahren. *Annals of Speleology* 29, 419-434.
- Wilkins, H., Parzefall, J., Ribowski, A. 1990. Population Biology and Larvae of the Anchialine Crab *Munidopsis polymorpha* (Galatheidæ) from Lanzarote (Canary Islands). *Journal of Crustacean Biology* 10, 667-675.
- Worsaae, K., Sterrer, W., Illife, T. M. 2004. *Longipalpa saltatrix*, a new genus and species of the meiofaunal family Nerillidae (Annelida: Polychaeta) from an anchihaline cave in Bermuda. *Proceedings of Biological Society of Washinton* 117, 360-376.

Capítulo 3

Introducción Histórica y Cuadros

- Ashlock, P. D. 1974. The uses of cladistics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 81-99.
- Brusca, R. C., Brusca, G. J. 1990. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Calman, W. T. 1904. On *Munidopsis polymorpha* Koelbel, a cave dwelling marine crustacean from the Canary Islands. *Annals Magazine Natural History sér. 7*, 14, 213-218.
- Edgecombe, G. D., Giribet, G., Dunn, C. W., Hejnol, A., Kristensen, R. M., Neves, R. C., Rouse, G. W., Worsaae, K., Sørensen, M. V. 2011. Higher-level metazoan relationships: recent progress and remaining questions. *Organisms Diversity and Evolution* 11, 151-172.

- Fage, L., Monod, T. 1936. La faune marine du Jameo de Agua, lac souterrain de l'île de Lanzarote (Canaries). *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 78, 97-113.
- García-Valdecasas, A. 1985. Estudio faunístico de la cueva submarina "Túnel de la Atlántida", Jameos del Agua, Lanzarote. *Naturalia Hispanica* 27, 1-56.
- Giere, O. 2009. *Meiobenthology. The microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Springer Berlin.
- Hickman, C. P. 2001. *Integrated Principles of Zoology*. MacGraw Hill.
- Higgins, R. P., Thiel, H. 1988. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C. J., Williams, D. M. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. Oxford University Press Oxford.
- Koelbel, K. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Crustaceen der Canarischen Inseln. *Annalen des kaiserlich-koeniglichen Naturhistorischen Hofmuseums Wien* 7, 105-116.
- Regier, J. C., Shultz, J. W., Zwick, A., Hussey, A., Ball, B., Wetzer, R., Martin, J. W., Cunningham, C. W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463, 1079-1083.
- Wilkens, H., Parzefall, J. 1974. Die Oekologie der Jameos del Agua (Lanzarote): zur Entwicklung limnischer Hoehlentiere aus marinen Vorfahren. *Annals of Speleology* 29, 419-434.
- Wilkens, H., Parzefall, J., Iliffe, T. M. 1986. Origin and age of the marine stygofauna of Lanzarote, Canary Islands. *Mitteilungen Hamburgisches Zoologisches Museum und Institut* 83, 223-230.

Animales no artrópodos

- Aguado, M. T., Nygren, A., Siddall, M. E. 2007. Phylogeny of Syllidae (Polychaeta) based on combined molecular analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Cladistics* 23, 552-564.
- Aguado, M. T., San Martín, G., Siddall, M. E. 2012. Systematics and evolution of syllids (Annelida, Syllidae). *Cladistics* 28, 234-250.

- Bertelsen, R. D. 1986. *Speleobregma lanzaroteum*, a new genus and species of Scalibregmatidae (Polychaeta) from a marine cave in the Canary Islands. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 99, 375-379.
- Besteiro, C., Núñez, J., Martínez, A. 2012. Nerillidae Levinsen 1883. Fauna Ibérica. Polychaeta III.
- Bribiesca-Contreras, G., Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., Zaldívar-Riverón, A. 2013. Identification of echinoderms (Echinodermata) from an anchialine cave in Cozumel Island, Mexico, using DNA barcodes. *Molecular Ecology Resources*.
- Brito, A., Ocaña O. 2004. Corales de las Islas Canarias: Antozoos con esqueleto de los fondos litorales y profundos. Francisco Lemus Editores.
- Brito, M. d. C., Martínez, A., Núñez, J. 2009. Changes in the stygobiont polychaete community of the Jameos del Agua, Lanzarote, as a result of bioturbation by the echiurid *Bonellia viridis*. *Marine Biodiversity* 39, 183-188.
- García-Valdecasas, A. 1984. Morlockiidae, new family of Remipedia (Crustacea) from Lanzarote (Canary Islands). *Eos* 60, 329-333.
- García-Valdecasas, A. 1985. Estudio faunístico de la cueva submarina "Túnel de la Atlántida", Jameos del Agua, Lanzarote. *Naturalia Hispanica* 27, 1-56.
- Glasby, C. J., Fiege, D., Van Damme, K. 2014. Stygobiont polychaetes: notes on the morphology and the origins of groundwater *Namanereis* (Annelida: Nereididae: Namanereidinae), with a description of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171, 22-37.
- Martínez, A., Di Domenico, M., Rouse, G., Worsaae, K. 2015. Phylogeny of Protodrilidae infer by total evidence analyses. *Cladistics* 31 (3): 250-276
- Martínez, A., Di Domenico, M., Worsaae, K. 2013. Evolution of cave *Axiokebuita* and *Speleobregma* (Scalibregmatidae, Annelida). *Zoologica Scripta* 42 (6): 623-636.
- Martínez, A., Di Domenico, M., Worsaae, K. 2013. Gain of palps within a lineage of ancestrally burrowing annelids (Scalibregmatidae). *Acta Zoologica* 95(4):421-429.
- Martínez, A., Núñez, L., Monterroso, Ó., Núñez, J. 2004. Tanatocenosis de moluscos gasterópodos en sedimentos de una cueva submarina de la costa oeste de Tenerife (Islas Canarias). *Revista de la Academia Canaria de Ciencias* 16, 161-177.

- Moolenbeek, R., Faber, M., Iliffe, T. M. 1988. Two new species of the genus *Caecum* (Gastropoda) from marine caves on Bermuda. *Studies in Honour of Dr. Pieter Wagenaar Hummelinck* 123, 209-216.
- Núñez, J., Martínez, A., Brito, M. C. 2009. A new species of *Sphaerosyllis* Claparède, 1863 (Polychaeta: Syllidae: Exogoninae) from the Atlantida Tunnel, Lanzarote, Canary Islands. *Marine Biodiversity* 39, 209-214.
- Núñez, J., Ocaña, O., Brito, M. C. 1997. Two new species (Polychaeta: Fauveliopsidae and Nerillidae) and other polychaetes from the marine lagoon cave of Jameos del Agua, Lanzarote (Canary Islands). *Bulletin of Marine Science* 60, 252-260.
- Pettibone, M. H. 1985. Polychaete worms from a cave in the Bahamas and from experimental wood panels in deep water of the North Atlantic (Polynoidae, Macellicephalinae, Harmothoinae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 98, 127-149.
- Pomory, C. M., Carpenter, J. H., Winter, J. H. 2011. *Amphicutis stygobita*, a new genus and new species of brittle star (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiurida: Amphilepididae) found in Bernier Cave, an anchialine cave on San Salvador Island, Bahamas. *Zootaxa* 3133, 50-68.
- Rodríguez, A., Hernández, J. C., Clemente, S., Coppard, S. E. 2013. A new species of *Diadema* (Echinodermata: Echinoidea: Diadematidae) from the eastern Atlantic Ocean and a neotype designation of *Diadema antillarum* (Philippi, 1845). *Zootaxa* 3636, 144-170.
- Rouse, G. W., Pleijel, F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press, Oxford.
- Rubio, F., Rodríguez-Babío, C. 1991. Sobre la posición sistemática de *Pseudorbis granulum* Brugnone, 1873 (Mollusca, Archeogastropoda, Skeneidae) y descripción de *Pseudorbis jameoensis* n. sp., procedente de las Islas Canarias. *Iberus* 9, 203-207.
- San Martín, G., Peral, G. S. M. 2003. Annelida, Polychaeta II: Syllidae. Editorial CSIC-CSIC Press.
- Schmidt-Rhaesa, A., Rothe, B. H., Martínez, A. G. 2013. *Tubiluchus lemburgi*, a new species of meiobenthic Priapulida. *Zoologischer Anzeiger* 253(2): 158-163.
- Swedmark, B., Teissier, G. 1958. *Halammohydra* et *Otohydra*, hydrozoaires de la microfaune des sables et l'ordre des Actinulides. *Proceedings International Congress of Zoology*. 15, 330-332.
- Todaro, M. A., Shirley, T. C. 2003. A new meiobenthic priapulid (Priapulida, Tubiluchidae) from a Mediterranean submarine cave. *Italian Journal of Zoology* 70, 79-87.

- Wilson, R., Humphreys, W. 2001. *Prionospio thalanji* sp. nov. Polychaeta: Spionidae) from an anchialine cave, Cape Range, northwest Western Australia. Records of the Western Australian Museum Supplement 64, 105-113.
- Worsaae, K. 2005. Phylogeny of Nerillidae (Polychaeta, Annelida) as combined 18S rDNA and morphological inferred from data. Cladistics 21, 143-162.
- Worsaae, K. 2005. Systematics of Nerillidae (Polychaeta, Annelida). Meiofauna Marina 14, 49-74.
- Worsaae, K., Martínez, A., Núñez, J. 2009. Nerillidae (Annelida) from the Corona lava tube, Lanzarote with description of *Megamerilla cesari* n. sp. Marine Biodiversity 39, 195-207.
- Worsaae, K., Sterrer, W., Iliffe, T. M. 2004. *Longipalpa saltatrix*, a new genus and species of the meiofaunal family Nerillidae (Annelida: Polychaeta) from an anchihaline cave in Bermuda. Proceedings of Biological Society of Washington 117, 360-376.

Artrópodos

- Andres, H. G. 1975. *Nicippe buchi*, sp. n., ein Pardaliscide aus einem Lavatunnel auf Lanzarote (Amphipoda, Crustacea). Mitteilungen Hamburgisches Zoologisches Museum und Institut 72, 91-95.
- Andres, H. G. 1978. *Liagoceradocus acutus* sp. n., ein Gammaride aus den Jameos del Agua auf Lanzarote (Amphipoda, Crustacea). Mitteilungen Hamburgisches Zoologisches Museum und Institut. 75, 249-253.
- Baltanás, A. 1992. *Eusarsiella bedoyai* (Myodocopida, Sarsiellidae) a new ostracode species from a marine lava cave in the Canary Islands. Bijdragen tot de Dierkunde 61, 251-255.
- Bowman, T. E. 1989. *Lovenula (Neolovenula) alluaudi* (Guerne and Richard, 1890) in the Canary Islands (Copepoda: Calanoida: Paradiaptomidae). Stygofauna of the Canary Islands, 19. Bijdragen tot de Dierkunde 59, 239-241.
- Bowman, T. E., Iliffe, T. M. 1986. *Halosbaena fortunata*, a new thermosbaenacean crustacean from the Jameos del Agua marine lava cave, Lanzarote, Canary Islands. Stygologia 2, 84-89.

- Boxshall, G. A. 1989. New Tantulocarid, *Stygotantulus stocki*, Parasitic on Harpacticoid Copepods, with an Analysis of the Phylogenetic Relationships within the Maxillopoda. *Crustaceana* 9, 126-140.
- Boxshall, G. A., Iliffe, T. M. 1987. Three new genera and five new species of misophrioid copepods (Crustacea) from anchialine caves on Indo-West Pacific and North Atlantic Islands. *Zoological Journal of the Linnean Society* 91, 223-252.
- Boxshall, G. A., Stock, J. H., Sánchez, E. 1990. Stygofauna of the Canary Islands, 16. A new of *Stephos* Scott, 1892 (Copepoda, Calanoida) from an anchialine lava pool on Lanzarote, Canary Islands. *Stygologia* 5, 33-41.
- Calman, W. T. 1904. On *Munidopsis polymorpha* Koelbel, a cave dwelling marine crustacean from the Canary Islands. *Annals Magazine Natural History sér. 7*, 14, 213-218.
- Calman, W. T. 1932. A cave-dwelling crustacean of the family Mysidae from the island of Lanzarote. *Annals and Magazine of Natural History* 10, 127-131.
- Corbera, J. 2002. Amphi-Atlantic distribution of the Mancocumatinae (Cumacea: Bodotriidae), with description of a new genus dwelling in marine lava caves of Tenerife (Canary Islands). *Zoological Journal of the Linnean Society* 134, 453-461.
- García-Valdecasas, A. 1984. Morlockiidae, new family of Remipedia (Crustacea) from Lanzarote (Canary Islands). *Eos* 60, 329-333.
- González Pérez, J. 1995. Catálogo de los crustáceos decápodos de las Islas Canarias. Gambas. Langostas. Cangrejos, Ediciones Turquesa.
- Fosshagen, A., Boxshall, G. A., Iliffe, T. M. 2001. The Epacteriscidae, a cave-living family of calanoid copepods. *Sarsia* 86, 245-318.
- Hanamura, Y., Kase, T. 2001. A new species of *Heteromysoides* (Mysidaceae: Mysidae) from submarine caves of Okinawa, southwestern Japan, with a key to the world species. *Crustacean Research* 30, 65-71.
- Harms, v. W. 1921. Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendecapoden *Munidopsis polymorpha* Koelbel aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Lanzarote. *Zoologischer Anzeiger* 52, 101-115.

- Hartmann, G. 1985. *Danielopolina wilkensi* n. sp. (Halocyprida:Thaumatoocyprididae): ein neuer Ostracode aus einem marinen Lava-Tunnel auf Lanzarote (Kanarische Inseln). Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 82, 255-261.
- Hoenemann, M., Neiber, M. T., Humphreys, W. F., Iliffe, T. M., Li, D., Schram, F. R., Koenemann, S. 2013. Phylogenetic analysis and systematic revision of Remipedia (Nectiopoda) from Bayesian analysis of molecular data. Journal of Crustacean Biology 33, 603-619.
- Humphreys, W. F., Kornicker, L., Danielopol, D. L. 2009. On the origin of *Danielopolina baltanasi* sp. n. (Ostracoda, Thaumatoocypridoidea) from three anchialine caves on Christmas Island, a seamount in the Indian Ocean. Crustaceana 82, 1177-1203.
- Huys, R. 1988. *Boxshallia bulbantennulata* gen. et spec. nov. (Copepoda: Misophrioida) from an anchialine lava pool in Lanzarote, Canary Islands. Stygologia 4, 138-154.
- Huys, R. 1996. Superornatiremidae fam. nov. (Copepoda: Harpacticoida): an enigmatic family from North Atlantic anchialine caves. Scientia Marina 60, 497-542.
- Iglikowska, A., Boxshall, G. A. 2013. *Danielopolina* revised: Phylogenetic relationships of the extant genera of the family Thaumatoocyprididae (Ostracoda: Myodocopa). Zoologischer Anzeiger 252(4):469-485.
- Jaume, D. 2008. Global diversity of spelaeogriphaceans & thermosbaenaceans (Crustacea; Spelaeogriphacea & Thermosbaenacea) in freshwater. Hydrobiologia 595, 219-224.
- Jaume, D., Boxshall, G. A. 1996. Two new genera of cyclopinid copepods (Crustacea) from anchialine caves on western Mediterranean and eastern Atlantic islands. Zoological Journal of the Linnean Society 117, 283-304.
- Jaume, D., Boxshall, G. A. 1997. Two new genera of cyclopinid copepods (Cyclopoida: Cyclopinidae) from anchialine caves of the Canary and Balearic Islands, with a key to genera of the family. Zoological Journal of the Linnean Society 120, 79-101.
- Jaume, D., Fosshagen, A., Iliffe, T. M. 1999. New cave-dwelling pseudocyclopiids (Copepoda, Calanoida, Pseudocyclopiidae) from the Balearic, Canary, and Philippine archipelagos. Sarsia 84, 391-417.

- Koenemann, S., Bloechl, A., Martínez, A., Iliffe, T. M., Hoenemann, M., Oromí, P. 2009. A new, disjunct species of *Speleonectes* (Remipedia, Crustacea) from the Canary Islands. *Marine Biodiversity* 39, 215-225.
- Kornicker, L., Iliffe, T. M. 1995. Ostracoda (Halocypridina, Cladocopina) from an anchialine lava tube in Lanzarote, Canary Islands. *Smithsonian Contributions to Zoology* 568, 1-32.
- Kornicker, L., Iliffe, T. M. 1998. Myodocopid Ostracoda (Halocypridina, Cladocopina) from anchialine caves in the Bahamas, Canary Islands, and Mexico. *Smithsonian Contributions to Zoology* 599, 1-93.
- Kornicker, L., Danielopol, D. L., Humphreys, W. F. 2005. Description of the anchialine ostracode, *Danielopolina* sp. from Christmas Island, Indian Ocean. *Crustaceana* 79, 77-88.
- Kornicker, L., Iliffe, T. M., Harrison-Nelson, E. 2007. Ostracoda (Myodocopa) from Anchialine Caves and Ocean Blue Holes. *Zootaxa* 1565, 1-151.
- Maddocks, R. F., Iliffe, T. M. 1986. Podocopid Ostracoda from Bermudian caves. *Stygologia* 2, 27-78.
- Maddocks, R. F., Iliffe, T. M. 1991. Anchialine podocopid Ostracoda of the Galapagos Islands. *Zoological Journal of the Linnean Society* 103, 75-99.
- Neiber, M. T., Hartke, T. R., Stemme, T., Bergmann, A., Rust, J., Iliffe, T. M., Koenemann, S. 2011. Global biodiversity and phylogenetic evaluation of Remipedia (Crustacea). *PLoS ONE* 6, e19627.
- Ohtsuka, S., Fosshagen, A., Iliffe, T. M. 1993. Two new species of *Paramisophria* (Copepoda, Calanoida, Arietellidae) from anchialine caves on the Canary and Galápagos Islands. *Sarsia* 78, 57-67.
- Poore, G., Humphreys, W. 1992. First record of Thermosbaenacea (Crustacea) from the Southern Hemisphere: a new species from a cave in tropical Western Australia. *Invertebrate Systematics* 6, 719-725.
- Rondé-Broekhuizen, B. L. M., Stock, J. H. 1987. Stygofauna of the Canary Islands, 4. *Liagoceradocus acutus* Andres, 1978. A blind anchialine amphipod from Lanzarote: redescription, taxonomic status and occurrence. *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam* 11, 25-37.
- Stock, J. H. 1987. Stygofauna of the Canary Islands, 5. A hypogean population of *Parhyale* (Amphipoda) in the Jameos del Agua LAva Tunnel (Lanzarote), a supposed case of recent evolution. *Stygologia* 3, 167-184.

- Wagner, H. P. 1994. A monographic review of the Thermosbaenacea (Crustacea: Peracarida). A study on their morphology, taxonomy, phylogeny and biogeography. Zoologischer Verhandelingen von Leiden 291, 1-338.
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. Journal of Crustacean Biology 1, 328-333.

Capítulo 4

- Brito, M. C., Martínez, A., Núñez, J. 2009. Changes in the stygobiont polychaete community of the Jameos del Agua, Lanzarote, as a result of bioturbation by the echiurid *Bonellia viridis*. Marine Biodiversity 39, 183-188.
- Cabezas, P., Bloor, P., Acevedo, I., Toledo, C., Calvo, M., Macpherson, E., Machordom, A. 2008. Development and characterization of microsatellite markers for the endangered anchialine squat lobster *Munidopsis polymorpha*. Conservation Genetics 10 (3):673-676.
- Fage, L., Monod, T. 1936. La faune marine du Jameo de Agua, lac souterrain de l'île de Lanzarote (Canaries). Archives de Zoologie Expérimentale et Générale 78, 97-113.
- García-Valdecasas, A. 1985. Estudio faunístico de la cueva submarina "Túnel de la Atlántida", Jameos del Agua, Lanzarote. Naturalia Hispanica 27, 1-56.
- Hartmann-Schröder, G. 1988. Stygofauna of the Canary Islands, 13. Die Polychaeten der Sammelreisen 1985 und 1987. Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam 11, 177-184.
- Iliffe, T. M., Parzefall, J., Wilkens, H. 2000. Ecology and species distribution of the Monte Corona lava tunnel on Lanzarote (Canary Islands). In: Wilkens, H., Culver, D. C., Humphreys, W. F. (Eds.), Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam.
- Iliffe, T. M., Wilkens, H., Parzefall, J., Williams, D. 1984. Marine lava cave fauna: composition, biogeography and origins. Science 225, 309-311.

- Koelbel, K. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Crustaceen der Canarischen Inseln. Annalen des kaiserlich-königlichen Naturhistorischen Hofmuseums Wien 7, 105-116.
- Martínez, A., Palmero, A. M., Brito, M. d. C., Núñez, J., Worsaae, K. 2009. Anchialine fauna of the Corona lava tube (Lanzarote, Canary Islands): diversity, endemism and distribution. Marine Biodiversity 39, 169-187.
- Wilkens, H., Iliffe, T. M., Oromí, P., Martínez, A., Tysall, T. N., Koenemann, S. 2009. The Corona lava tube, Lanzarote: geology, habitat diversity and biogeography. Marine Biodiversity 39, 155-167.
- Wilkens, H., Ocaña, Ó., Medina, A. L. 1993. La fauna de unos biotopos anquialinos en Lanzarote. (I. Canarias). Memoires de Biospéologie 20, 283-285.
- Wilkens, H., Parzefall, J. 1974. Die Oekologie der Jameos del Agua (Lanzarote): zur Entwicklung limnischer Höhlentiere aus marinen Vorfahren. Annals of Speleology 29, 419-434.
- Wilkens, H., Parzefall, J., Iliffe, T. M. 1986. Origin and age of the marine stygofauna of Lanzarote, Canary Islands. Mitteilungen Hamburgisches Zoologisches Museum und Institut 83, 223-230.
- Wilkens, H., Parzefall, J., Ribowski, A. 1990. Population Biology and Larvae of the Anchialine Crab *Munidopsis polymorpha* (Galatheidae) from Lanzarote (Canary Islands). Journal of Crustacean Biology 10, 667-675.

