



La fauna de les coves anquialines

Damià Jaume

Institut Mediterrani d'Estudis Avançats (CSIC-UIB), Esporles, Mallorca

THE FAUNA OF ANCHIALINE CAVES. – Anchialine habitats are flooded caves and smaller voids opened within coastal aquifers that are affected by seawater intrusions. Most anchialine animals are undeniably of marine origin and are commonly blind and unpigmented. Many represent long-term survivors of ancient lineages, and display extremely disjunct and localized distributions, probably as a result of vicariance driven by plate tectonics. Such disproportionate representation of phylogenetically ancient taxa compared to the rest of the marine realm may depend not only on the large-scale historical and spatial continuity of the extended network of flooded fissures, cracks and caves constituting the anchialine environment, but also on the high environmental buffering effect of the network. A few anchialine animals appear to be related to deep-sea forms, suggesting a deep-sea origin. However, most data suggest a shallow water origin for the majority of anchialine animals. Numerous new species, genera, families and even a new class of crustaceans have been described from anchialine caves. This makes anchialine habitats uniquely important, although the restricted distribution and isolation of such species also renders them extremely vulnerable to the touristic exploitation that is threatening coastal zones.

Vida sota la franja costanera

A l'hora de decidir on anar de vacances, la gent sent una irrefrenable atracció per les illes. Cada any, milions de turistes –tretze sols a les Balears l'any 2013– trien les illes del Mediterrani, el Carib, les Bahames o arxipèlags oceànics més llunyans com Hawaii per tal de “desconnectar” i recuperar-se de l'estressant dia a dia de la vida moderna, urbana. I una vegada allà, gairebé tots es concentren a la franja costanera. És el denominat turisme de sol i platja.

Aïllades de les grans masses continentals des de temps més o menys remots, aquestes illes representen l'única llar per a nombrosos endemismes animals i vegetals. Pocs són els turistes –i malauradament encara menys, els nadius– que són conscients d'aquesta riquesa biològica i dels problemes inherents a llur conservació.

Cal dir que l'ocupació de les illes pels humans i la pervivència de la seva biota primigènia –les plantes i animals que les poblaven abans de l'arribada de la gent– són difícilment compatibles. La modificació intensa de l'hàbitat aparellada a la colonització (tala de boscos, foc, agricultura), la introducció deliberada –o no– de noves plantes i animals, fins i tot de malalties, fan de l'extinció el destí més probable dels primitius habitants de les illes. No cal esmentar gaires exemples: tots hem sentit parlar del dodo (*Raphus cucullatus*), un colom

d'ales atrofiades i devers un metre d'alçada que vivia a l'illa de Maurici, o dels gegantins moas (ocells de la família Dinornithidae) de Nova Zelanda, tots ells extingits en temps històrics rere la colonització pels humans d'aquests indrets oceànics.

Però no tanta gent relaciona la distribució relictiva de la sargantana de les Gimnèsies *Podarcis lilfordi*, avui limitada als petits illots que envolten Mallorca i Menorca, amb la introducció del mustel (*Mustela nivalis*) pels antics pobladors talaiòtics (Valenzuela i Alcover, 2013). O que la inexplicable distribució de l'alfals arbori (*Medicago citrina*), un arbust de fins a dos metres d'alçada reclòs als illots més esquerps del voltant de Cabrera, Eivissa i el litoral valencià, és probablement resultat de la pressió exercida sobre la planta per rates i conills, animals també introduïts pels humans (Latorre *et al.*, 2012).

Amb aquests antecedents, semblaria il·lusori que encara restés per descobrir qualche “món perdut” insular, una mena de càpsula del temps poblada per animals estranys, dels quals no es tingués cap referència prèvia i dels que fos difícil esbrinar els parents propers. I això és justament el que ha esdevingut a un hàbitat molt peculiar: les coves anquialines.

L'exploració d'aquestes cavernes, sovint amb kilòmetres de cambres i passadissos totalment submergits, era inimaginable fins fa ben poc (fig. 1). Ha estat possible d'abordar gràcies als moderns equips d'immersió de circuit tancat



Figura 1. Els avenços tècnics recents al voltant de l'equipament de busseig han permès l'exploració del medi anquialí, un hàbitat marí críptic situat a la zona litoral. Prospecció d'un passadís submergit a la cova de sa Gleda, Mallorca (Foto © A. Cirer).

("rebreathers"), que reciclen els gasos i permeten perllongar les immersions de forma gairebé indefinida, alhora que no alliberen bombolles (que provoquen la pluja de sediments des del sòtil de les cavitats i enterboleixen les aigües); a l'ús de mescles de gasos (Trimix), que redueixen el risc dels bussejadors de patir embòlia gasosa, permetent-los així assolir grans fondàries; i de potents i lleugers equips d'il·luminació basats en tecnologia LED, tot combinat amb l'ús de "scooters", petits propulsors elèctrics amb què transportar un gran volum d'estris (ampolles d'aire, sondes oceanogràfiques, bateries, etc.), o estalviar molt temps als recorreguts subaquàtics.

En aquest tipus de coves s'ateny una riquesa faunística remarcable. S'han descrit nombroses espècies noves de cucs, algunes de peixos, però sobretot de crustacis (crancs, gambes i afins), al voltant de 400 fins aleshores, moltes representant categories taxonòmiques de rang superior, incloent una nova classe (i sols n'hi ha cinc en total, de classes de crustacis), tres nous ordres, i fins a 75 famílies noves per a la ciència (Iliffe, 2000). Aquest alt grau de novetat faunística atorga als ambients anquialins una gran rellevància científica, però és la distribució extremadament restringida d'aquestes espècies, freqüentment limitada a una única cova o a una sola illa, el que les fa tan vulnerables i amb necessitat de protec-

ció. A molts indrets, el desenvolupament turístic, l'extracció d'àrids (pedreres) i la pol·lució dels aqüífers representen amenaces molt greus per a la pervivència d'aquesta fauna (Iliffe, 1979; Iliffe i Jickells, 1984).

El medi anquialí

Amb aquest terme (derivat del grec *anquialos* = proper a la mar) els biòlegs vénen designant les coves i altres espais subterranis de dimensions més petites situats al si dels aqüífers costaners, on de forma natural es produeix el contacte entre l'aigua subterrània dolça i marina (Stock *et al.*, 1986) (fig. 2). Aquí, el nivell de base ve determinat pel nivell marí, per la qual cosa l'aigua oscil·la amb les marees, encara que amb una amplitud progressivament menor, i un retard en la propagació de l'oscil·lació mareal major, a mesura que ens allunyem de la costa. L'aigua marina, que és més densa, penetra formant una falca per sota de la dolça, i la columna d'aigua subterrània, lliure en tot moment de les pertorbacions induïdes per l'onatge, el vent o els corrents marins, es manté en un estat de permanent estratificació (Mylroie i Mylroie, 2011). La fondària a què s'estableix el contacte entre l'aigua dolça i la marina ve determinada pel principi de Ghyben-Herzberg, que a l'engròs ve a dir que per cada metre d'aigua dolça subterrània

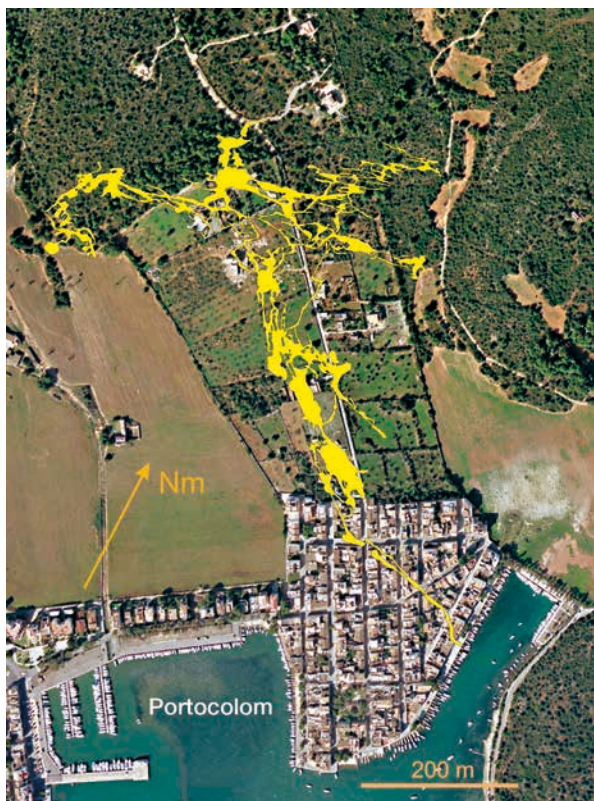


Figura 2. Extensió del sistema anquialí de la cova des Coll, a Portocolom, Mallorca. Les porcions totalment submergides d'algunes coves que semblaven de dimensions modestes, ultrapassen amb escreix les de les emergides (Foto © F. Gràcia).

situat per sobre del nivell de la mar n'hi ha quaranta més per sota abans de contactar amb l'aigua marina. Entre ambdues masses se situa una zona de mescla, que pot assolir des d'uns pocs centímetres a diversos metres i on la salinitat i altres variables ambientals canvien abruptament. Els espeleobussejadors la coneixen bé, doncs aquí la visió es torna borrosa a causa de la inestabilitat en les propietats òptiques de l'aigua (fig. 3).

L'haloclina, o en termes més generals picroclina, que és com es denomina aquesta zona de gradients geoquímics acusats (solen donar-se aquí també canvis marcats en la temperatura, el contingut d'oxigen i el potencial redox de les aigües, entre d'altres paràmetres ambientals), juga un paper molt rellevant en el metabolisme de les cavitats anquialines. Aquí, l'increment sobtat de la densitat de l'aigua facilita la retenció i concentració de la matèria orgànica particulada que sedimenta des de les capes superiors, el que afavoreix el desenvolupament d'una intensa activitat biològica, tant animal com microbiana (Pohlman, 2011).

Com a altres ambients subterranis, i per raons òbvies d'accessibilitat, la major part de les prospeccions faunístiques al medi anquialí s'han concentrat a coves. Les coves anquialines típiques difereixen de les coves submarines i litorals –connectades directament amb la mar– en presentar la columna d'aigua permanentment estratificada a causa de la connexió restringida amb l'exterior. Però és freqüent que diferents trams d'un mateix sistema cavernícola es trobin sota diferents règims, anquialí o marí ordinari, en general depenent de la topogra-



Figura 3. Bussejador travessant l'haloclina a la cova de sa Gleda, Mallorca. A la zona de mescla per difusió entre l'aigua dolça i marina la visió es torna borrosa, conseqüència de la inestabilitat en les propietats òptiques de l'aigua (Foto © A. Cirer).



Figura 4. Típic paisatge anquialí a la cova d'en Bassol, Mallorca. Noteu les franges d'estalactites de perfil piriforme pel sobrecreixement d'aragonita, que assenyalen l'alçada assolida per passats nivells marins. Aquest tipus d'espeleotemes és característic de les coves anquialines (Foto © M. A. Perelló).

fia de la caverna. Al primer cop d'ull, l'espeleobus-sejador distingeix aquests dos tipus basant-se en l'absència d'animals sèssils filtradors a les parets de les anquialines: les aigües estancades no permeten la vida d'aquest tipus d'organismes, d'altra banda tan comuns en els túnels i cavernes submarines, sotmesos a forts corrents.

A les coves excavades en roques carbonatades (calcàries i dolomies) —que són la majoria de les coves anquialines conegudes— la combinació d'estagnació i elevat contingut en diòxid de carboni de les aigües (captat durant la travessa per l'atmosfera de l'aigua meteòrica i la seva ulterior infiltració pel sol) crea un ambient geoquímic peculiar a les capes superficials dels llacs subterranis. Es propicia així l'aparició de dos dels trets fisiognòmics més característics del paisatge anquialí: els raïcs de calcita flotant i els sobrecreixements de calcita o aragonita sobre estalactites i estalagmites submergides. A causa de la lliure difusió del diòxid de carboni dissolt cap a l'atmosfera de la cavitat, l'aigua superficial se sobresatura en Ca^{2+} , i el consegüent reajustament químic porta a la precipitació de carbonat càlcic a la interfase aire-aigua, que queda coberta de raïcs de calcita flotant (Pomar *et al.*, 1976). La calcita (o aragonita) també precipita en forma de banda horitzontal estreta al voltant de les estalactites i estalagmites parcialment submergides, que poden arribar a assolir un estrany perfil piriforme, o a les vores dels llacs subterranis, on forma una franja reminent del *trottoir* mediterrani (Pomar *et al.*, 1979). L'alçada d'aquesta banda horitzontal coincideix amb la màxima amplitud de l'oscil·lació del nivell de l'aigua a la cavitat (que alhora és la de la

mar), i és interessant de fer notar aquí que l'arxiu de bandes horitzontals preservat a les parets i sòtils de les cavernes costaneres és una eina de gran valor per estudiar els canvis pretèrits del nivell marí (Vesica *et al.*, 2000) (fig. 4).

Tipus d'ambients anquialins

Ja hem esmentat que els més ben coneguts es desenvolupen a dins coves càrstiques. Aquestes cavernes poden haver-se originat en principi en

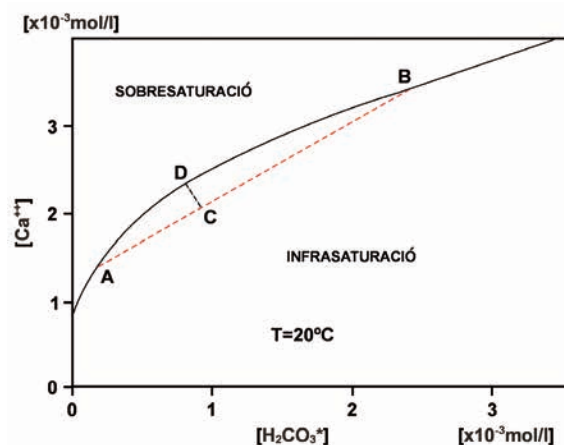


Figura 5. Dissolució a la zona de mescla: corba de saturació del carbonat càlcic en solució aquosa. Dues masses diferents d'aigua, A i B, malgrat que saturades en CaCO_3 a les seves respectives condicions inicials, deixen d'estar-ho en mesclar-se (C), de forma que la dissolució de la roca pot progressar fins a atènyer D. (Segons Mylroie i Mylroie, 2011, modificat).

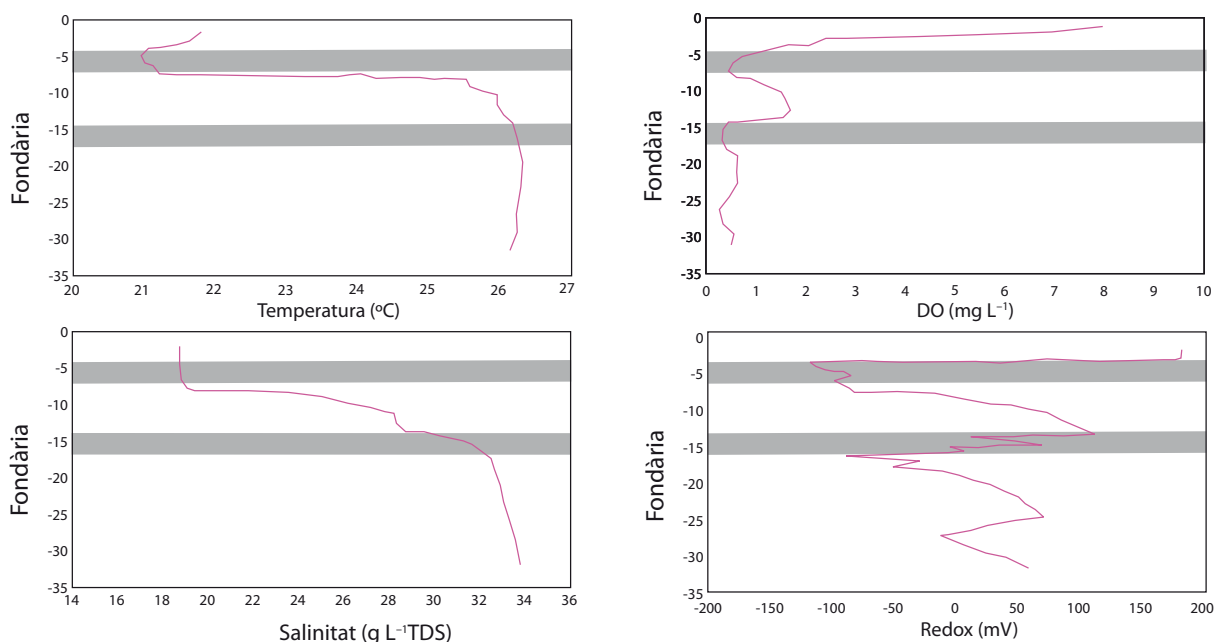


Figura 6. Perfil de la columna d'aigua al Bundera Sinkhole, un abisament anquialí d'Austràlia nord-occidental. Noteu els acusats gradients a tots els paràmetres. Les bandes grises denoten les zones amb elevada concentració de sulfur d'hidrogen. (Modificat de Humphreys *et al.*, 1999)

condicions subaèries, com hi indica la presència d'estalactites i estalagmites submergides, estructures que no es formen sota l'aigua. Però el més freqüent és que la dissolució de la roca hagi tingut lloc de forma total o parcial al medi freàtic (permanentment inundat per aigua subterrània): la zona de mescla entre aigua dolça i marina als aqüífers costaners és molt corrosiva i pot arribar a originar cavitats, o contribuir a l'eixamplament d'altres prèviament existents (Mylroie i Mylroie, 2011) (fig. 5).

Un exemple típic de cova anquialina el poden representar les coves del Drac, a Mallorca. Aquesta cavitat turística (rep al voltant del milió de visitants anuals!) l'integren una xarxa de sis kilòmetres de cambres i passadissos, dels quals al voltant de quatre es troben totalment submergits. Però n'hi ha de molt més grans. Així, la cova de sa Gleda, recorregut a Mallorca, ateny els 13,5 kilòmetres de recorregut subaquàtic (Gràcia *et al.*, 2010), mentre que el rècord mundial l'ostenta el sistema Sac Actún ("Cova Blanca"), al Yucatán (Mèxic), amb 230 kilòmetres de passadissos explorats.

A més de a les coves càrstiques, els ambients anquialins poden desenvolupar-se també a tubs de lava negats per la mar. Els pocs coneguts es localitzen a illes oceàniques com les Galápagos, Canàries, Samoa Occidental i Hawaii. El més llarg, a Lanzarote, es fa 1.680 m mar endins fins a atènyer els 50 m de fondària, mentre que una altra porció parcialment submergida, que s'inicia als populars i turístics "Jameos del Agua", penetra terra endins uns 600 m addicionals (Wilkens *et al.*, 2009).

Altres hàbitats anquialins es localitzen al fons dels cruïssos tectònics presents a molts espadats

costaners, o a depressions del terreny separades de la mar per una barra d'escòria volcànica o grava, i on aflora l'aigua subterrània (els denominats "anchialine pools"; Holthuis, 1973).

Si bé coves i tubs de lava són els ambients on l'aigua anquialina és més accessible, cal tenir present que la major part roman inabordable a l'observació directa al cor dels aqüífers costaners, on ocupa les petites fissures i buits de la roca. En aquest cas, el mostreig indirecte mitjançant els pous de sondatge és l'única via d'estudi de les comunitats subterrànies (fig. 7).

Distribució

Malgrat que la distribució dels ambients anquialins no sembla ajustar-se a un patró geogràfic definit, el cert és que es concentren majoritàriament a illes i plataformes carbonàtiques situades a latituds intertropicals. Sabem, d'una banda, que el desenvolupament d'un règim anquialí depèn de la intrusió marina als aqüífers costaners, que alhora ve determinada per la conductivitat hidràulica de la roca, entre d'altres variables. Les terrasses coral·lines fòssils, especialment aquelles molt recents (del Quaternari) i encara no diagenèticament madures, presenten una elevada porositat i són per tant més propenses a la intrusió marina que no els afloraments calcaris més antics, formats per carbonats cristal·lins més densos. Aquests darrers són gairebé impermeables, i l'aigua marina sols pot penetrar al seu través per fissures o conductes càrstics preexistents. Conseqüentment, la probabilitat d'establiment d'un règim anquialí en afloraments cristal·lins antics és molt baixa. Ja que els



Figura 7. Gambes vermelles *Metabetaeus lohena* i pou a l'illa de Pasqua. La major part de l'aigua anquialina roman inabordable a l'observació directa al cor dels aqüífers costaners, on ocupa les petites fissures i buits de la roca. En aquest cas, el mostreig indirecte a pous de sondatge és l'única via d'estudi de les comunitats subterrànies.

coralls hermatípics es desenvolupen únicament a la franja intertropical, vet aquí una explicació de la profusió actual d'ambients anquialins en aquesta zona (Mylroie i Mylroie, 2011).

D'altra banda, la intrusió de la falca marina a la franja costera depèn també de la pluviometria regional. Els aqüífers de zones àrides o semiàrides són en general més afectats de patir la intrusió que aquells situats a regions plujoses, on l'aigua dolça que flueix subterràniament cap a la mar obstaculitza la penetració de l'aigua marina. Així, cal esperar una sobrerrepresentació d'ambients anquialins també a les illes, on la relació entre la superfície insular (que replega la pluja) i el perímetre de costa és comparativament inferior a l'atesa a les regions continentals.

Fonts de matèria orgànica i relacions tròfiques

Com ocorre a tots els ecosistemes subterranis, a les coves anquialines no hi ha productors primaris fotosintètics, i les xarxes tròfiques s'estableixen únicament d'acord amb la matèria orgànica que penetra des de l'exterior. Aquesta, en forma dissolta o particulada, ho fa directament pels petits cruïls i fissures de la roca, per boques més àmplies com avencs i abisaments ("cenotes"), o des

de la mar amb les pulsions mareals; també quan la dissolució de la roca del sòtil de les cavitats captura paleosòls relictos. En general, es poden diferenciar porcions del sistema comparativament eutròfiques, com les àmplies boques d'entrada on la llum permet l'establiment de plantes aquàtiques, fitoplàncton i comunitats associades d'altres organismes epigeus, de l'oligotròfia imperant a les parts més fondes o allunyades de les entrades.

On hi ha acumulació rellevant de detrits —com ocorre sovint a les picnoclines—, el seu consum per part d'animals i microorganismes aeròbics pot arribar a esgotar l'oxigen dissolt. En aquestes condicions, la degradació de la matèria orgànica continua per l'acció de bacteris reductors de sulfat, que utilitzen el present a l'aigua de mar en lloc de l'oxigen com a acceptor d'electrons, alhora que alliberen sulfur d'hidrogen com a producte secundari (fig. 6). Malgrat aquest és una poderosa toxina que s'absorbeix fàcilment a través de l'epidermis i altres superfícies respiratòries —interfereix amb la citocrom c-oxidasa, un enzim crític en la fase de transport electrònic del metabolisme aeròbic—, és freqüent trobar denses poblacions de crustacis cavernícoles pul·lulant en aquests indrets. Tal volta els acusats gradients químics de les picnoclines, on es juxtaposen aigües anòxiques amb altres hipòxiques o oxigenades, els permeten de

more's ràpidament entre les capes oxigenades i les tòxiques i anòxiques on s'alimenten. Hom ha plantejat fins i tot que podrien portar bacteris simbiotes amb capacitat d'oxidar i treure la toxicitat al sulfur d'hidrogen, com ocorre a molts animals de les xemeneies hidrotermals marines. De fet, recentment s'han reportat els primers casos, a remipedis i decàpodes habitants de coves eutròfiques del Yucatán (Pakes *et al.*, 2014; Pakes i Mejía-Ortiz, 2014).

La difusió d'aquest sulfur d'hidrogen –així com de l'amoni que hagi pogut ésser alliberat durant la degradació de la matèria orgànica– cap a les capes d'aigua hipòxiques o oxigenades adjacents, obre la porta a la seva utilització com a font primària d'energia per altres microbis quimiotsintètics aeròbics, que podrien així fixar carboni i suportar el seu creixement i metabolisme. De fet, estudis recents basats en l'anàlisi dels isòtops estables del carboni a coves anquialines d'Austràlia i del Yucatán, malgrat que es confirmi la preponderància de la via detrítica en aquests ambients, han revelat que una proporció no menyspreable del carboni orgànic que sustenta el sistema és fixat *in situ* per microorganismes quimioautòtrofs, i que aquesta producció passa al menys de forma parcial a nivells tròfics superiors (crustacis) (Pohlman, 2011).

Les xarxes tròfiques anquialines són malgrat tot simples, amb un màxim de tres o quatre (si hi ha peixos cavernícoles involucrats) nivells tròfics. El parasitisme és virtualment desconegut, l'únic cas reportat fins aleshores és el d'un crustaci tantulocàrid ectoparasit de diverses espècies de

copèpodes a una bassa anquialina de Lanzarote (Boxshall i Huys, 1989). La majoria dels animals anquialins són detritívors o necròfags oportunistes, com han revelat els estudis basats en isòtops estables, les observacions *in situ* dels animals, i l'atracció generalitzada que senten per tot tipus d'esca. Només els crustacis com els remipedis (fig. 9) o els copèpodes calanoids de la família dels epacteriscids semblen ésser depredadors especialitzats. Ambdós presenten apèndixs periorals molt elaborats que usen per capturar altres crustacis, i no són mai atrets pels esquers.

Característiques de la fauna anquialina

La seva situació terra endins i l'absència de connexió directa amb la mar, juntament amb la presència d'aigua dolça en alguns trams, podrien suggerir d'incloure el medi anquialí entre els ambients límnics. Però el cert és que des d'un punt de vista zoològic, hi ha pocs dubtes que ens trobem al regne marí. Prenent els crustacis com a referència –són els metazous predominants a les aigües subterrànies–, els limnòlegs no trobaran gaires representants dels grups de rang taxonòmic superior que caracteritzen el plàncton i el bentos de les aigües continentals. Així, no hi ha branquiòpodes (cladòcers i afins) ni sincàrids, i els copèpodes no pertanyen als grups típicament dolçaquícules (Diaptomidae, Cyclopinae, Eucyclopinae). No hi ha gairebé representació de les famílies d'amfípodes hipogeus típicament continentals (Crangonyctidae, Niphargidae, Gammaridae),

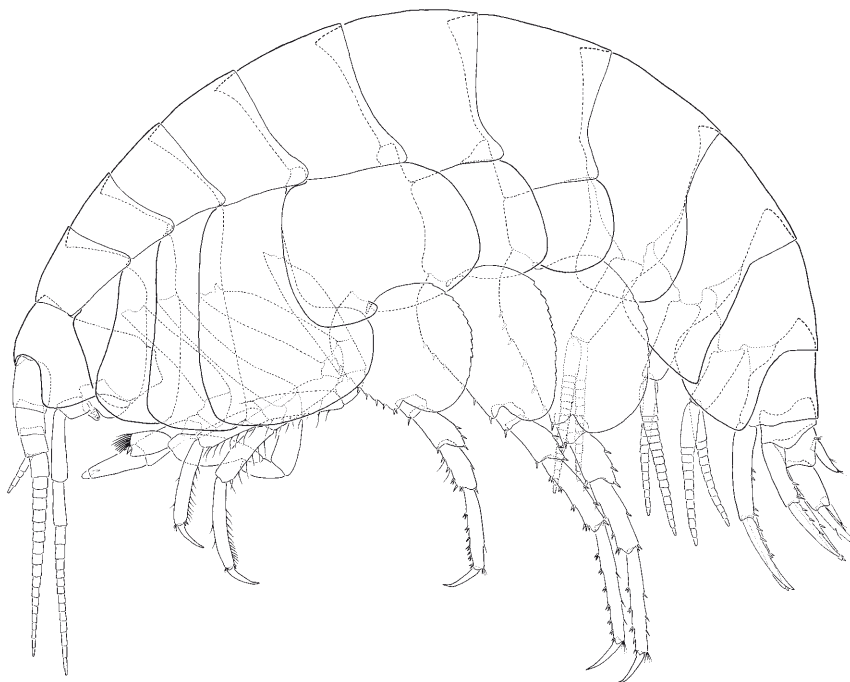


Figura 8. *Ottenwalderia kymbalion*, l'únic representant de la família de crustacis amfípodes marins Lysianassidae que ha penetrat a les aigües continentals, dels trams dolçaquícules del medi anquialí de la República Dominicana. La condició marina de les coves anquialines és evident si hom atén al seu poblament faunístic, on virtualment tots els membres tenen un origen marí indubtable.

i el mateix cal dir dels isòpodes, on són absents els Asellidae i els Stenasellidae. Els zoòlegs marins es trobaran en canvi en un entorn familiar, on pràcticament tots els tàxons mostren afinitats marines manifestes (pertanyen a gèneres o famílies típicament marins), àdhuc aquells que ocupen els trams de més baixa salinitat dels sistemes cavernaris (fig. 8). A més, la diversitat faunística és aquí molt més elevada que a les aigües continentals: en termes generals, la fauna marina és molt més diversa en composició de grups taxonòmics i nombre d'espècies que la dolçaquícola, de forma que les coves anquialines –en contraposició a les d'aigua dolça– han comptat amb un ventall molt més ampli de colonitzadors potencials.

El bestiar anquialí és, com hem dit, divers: s'han descrit sponges, hidrozous, anèl·lids poli-quets i oligoquets, i fins i tot quetògnats exclusius d'aquest medi, a més de comptar amb una classe i un ordre exclusius de crustacis (remipedis i mictacis, respectivament), així com molts representants d'altres grups com els ostràcodes, copèpodes, tantulocàrids, termosbenacis, misidacis, bocusacis, isòpodes, amfípodes, fil·locàrides i decàpodes. A més, es coneixen fins ara set espècies de peixos estrictament anquialines (Iliffe, 2000).

La majoria d'aquests animals presenta un aspecte "troglòbititzat", és a dir, un conjunt de trets morfològics, fisiològics i de comportament que semblen adaptacions a la vida en les condicions extremes i faltes de nodriment de les caveres. Entre els més conspicus cal esmentar la falta de pigmentació corporal, la regressió total o parcial dels ulls, o la hipertròfia d'altres òrgans dels sentits alternatius a la visió, com el sistema de la línia lateral dels peixos, o l'elongació de les antènules als crustacis. De totes maneres, tenir un aspecte

troglòbititzat no és aquí d'obligat compliment: moltes gambes anquialines són d'un característic color vermell intens, i retenen els ulls totalment desenvolupats (Holthuis, 1973) (fig. 7).

Relíquies filogenètiques

Per molt remarcables que puguin semblar, els trets troglomòrfics no són exclusius dels animals anquialins, i es manifesten també a molts membres de la fauna cavernícola ordinària, de l'edàfica, i fins i tot de la de les grans fondàries marines. En canvi, la sobrerepresentació de formes filogenèticament primitives que es troba entre els taxons anquialins no té parangó a la mar. Sembla com si aquestes coves haguessin actuat com una mena de càpsula del temps, permetent la persistència de plans corporal o trets primitius que ja han desaparegut sense deixar rastre a la resta de fauna marina. Aquest rol refugial que semblen haver jugat les coves anquialines no significa que es tracti d'hàbitats amb una persistència temporal excepcional en termes de temps geològic. De fet, la majoria d'elles eren seques fa sols uns milers d'anys, durant la darrera regressió marina associada a les glaciacions del Quaternari (recordem que el nivell de la mar es trobava uns 120 m per sota de l'actual fa sols 20.000 anys). A més, l'aigua anquialina no és aigua "fòssil": el seu temps de residència és llarg en comparació al de l'aigua marina que omple les coves submarines o litorals, però en general no excedeix de l'any. L'explicació per aquesta sobrerepresentació de formes primitives podria raure en la continuïtat a gran escala, tant temporal com espacial, i la gran capacitat de tamponament enfront dels canvis ambientals, de l'extensa xarxa de cruïes i fissures negades present



Figura 9. *Xibalbanus tulumensis*, crustaci remipedi de les coves del Yucatán, a Mèxic. Els remipedis representen una nova classe de crustacis completament restringits al medi anquialí, descoberta el 1981. L'homologia serial dels seus somits corporals ressembla el pla corporal postulat pels crustacis més primitius (Foto © S. Richards).



Figura 10. *Tethysbaena scabra*, termosbenaci de les coves anquialines de les Balears. Els termosbenacis són un grup de crustacis exclusivament subterranis, peculiars per transportar les femelles els embrions a la esquena, en contraposició a altres grups propers, que els transporten entre les cames. El medi anquialí és refugi d'estirps antigues, totalment desaparegudes avui dia del medi superficial.

als aquífers costaners, on les coves anquialines no representen més que una minúscula porció (Myroie i Myroie, 2011; Maciolek, 1983; Kensley i Williams, 1986). Aquesta xarxa pot haver persistit des de l'aparició de terres emergides a la Terra, independentment del desplaçament de les línies de costa per efecte de la deriva continental, o seguint les transgressions i regressions marines.

D'entre els organismes anquialins, el grup més espectacular és el dels remipedis (Remipedia), una classe de crustacis descoberta l'any 1981 (Yager, 1981) (fig. 9). Els remipedis són crustacis allargassats semblants a primera vista a un quilòpode (=centpeus), i poden arribar a atènyer els 4 centímetres de llargària corporal, que és una mida considerable per a un crustaci subterrani (aquests no solen ultrapassar els 10 mil·límetres). Els remipedis mostren un pla corporal molt primitiu, amb una homologia serial dels somits corporals que s'ajusta al que es pensa podria ésser la dels crustacis ancestrals. Semblantment als centpeus, són depredadors actius, capturant i immobilitzant les seves preses amb uns ullals connectats a glàndules injectores de verí; de fet, són els únics crustacis verinosos coneguts (von Reumont *et al.* 2014). Els remipedis són animals molt conspicus, i el fet que hagin defugit a ésser descoberts fins fa tan poc és un testimoni de la inaccessibilitat del seu hàbitat.

Entre un altre grup de crustacis, el dels copèpodes (Copepoda), les formes més primitives conegudes habiten també en aquests ambients. Així,

Antrisocopia prehensilis, un platicopioid diminut (ateny sols 0.37 mm de llargària corporal) endèmic de les coves de Bermuda, s'ajusta en molts aspectes al que devia ésser el copèpode ancestral (Fosshagen i Iliffe, 1985). I el mateix cal dir de *Erebonectes nesioticus*, un altre "fòssil vivent", aquest cop pertanyent a l'ordre dels calanoids, que es troba a les mateixes coves.

La condició d'hàbitat refugi de les coves anquialines es fa palesa també en la restricció completa o gairebé completa d'altres grups de crustacis com els mictacis (ordre Mictacea; Bowman i Iliffe, 1985), bocusacis (ordre Bochsacea) o termosbenacis (ordre Thermosbaenacea) (fig. 10) a aquests ambients. Unes deu famílies diferents de crustacis semblen ésser exclusives d'aquest hàbitat tan peculiar (Iliffe, 2000).

Relíquies biogeogràfiques

Els llinatges anquialins són remarcables a més per la seva distribució extremadament disjunta i localitzada (Stock, 1993). Els integrants d'un mateix gènere poden aparèixer separats per un oceà sencer —en viure a les Balears i a les Bahames, per exemple—, o sovint estar-ho per mig món, com ocorre entre les Canàries i les illes Galápagos. Aquest patró de distribució disjunta extrema es repeteix de forma reiterada a molts grups, fins al punt de fer la composició faunística d'aquests indrets altament predictable: no importa quant allunyada i isolada es trobi una nova localitat anquia-



Figura 11. *Gesiella jameensis*, annèlid poliquet de la família Polynoidae, típica de les grans fondàries marines, del tub volcànic del volcà Corona (Lanzarote). Alguns tàxons anquialins pertanyen a llinatges majoritàriament d'aigües fondes, tot i que d'això no s'en pot derivar l'origen (Foto © J. Valenciano).

lina de la resta, que gairebé sempre descobrirem enllà representants del mateix conjunt de gèneres (Humphreys i Danielopol, 2006). Aquesta observació, combinada amb altres línies d'evidència com la manca de potencial dispersiu a gran distància dels animals cavernícoles, i l'existència de barreres enormes (masses continentals i conques oceàniques) entre localitats ocupades per espècies congenèriques, apunten més a la vicariància que no a la dispersió com el procés determinant dels seus patrons de distribució actuals. De fet, l'ajustament gairebé perfecte d'aquestes distribucions a les àrees que van ésser cobertes per les aigües dels mars epicontinental del final del Mesozoic i Terciari suggereix que podrien ser resultat de vicariància per tectònica de plaques (Stock, 1993). A més, els pocs estudis que han tractat d'esbrinar les relacions filogenètiques entre espècies d'aquest tipus a partir de seqüències genòmiques i l'aplicació de rellotges moleculars per datar els temps de divergència, són del tot compatibles amb aquest escenari (Bauzá-Ribot *et al.*, 2012). Així, aquests animals estigobionts podrien haver derivat de tàxons marins d'aigües somes que haurien colonitzat el medi subterrani durant èpoques molt remotes.

Origen de la fauna anquialina

No tots els animals anquialins tenen ancestres tan remots: l'edat de la fauna anquialina és molt heterogènia. Aquest habitat rep un flux gairebé continu de colonitzadors, amb els nous vinguts afegint-se i coexistint amb un substrat integrat pels tàxons filogenèticament primitius i relictos esmentats anteriorment. La majoria deriva d'ancestres marins bentònics d'aigües somes. De fet, alguns (p.e. els calanoides *Exumella*, *Ridgewayia*, *Metacalanus* o *Paramisophria*) encara mantenen congèneres als intersticis de la grava i arena gruixuda sublitoral, especialment a mars tropicals, o a la capa d'aigua adjacent al fons marí —el denominat medi suprabèntic. La fauna d'aquests indrets sovint ha d'enfrontar-se amb condicions similars a les que prevalen al medi anquialí, com l'oligòxia i els canvis sobtats de salinitat, i podria estar per tant preadaptada a viure a les coves anquialines. De fet, la xarxa de fissures i cruïes contigua a aquestes coves entra dins del rang de tolerància ambiental de moltes d'aquestes espècies, i representa sols una mera extensió del seu hàbitat primari (Danielopol, 1990; Namiotko *et al.*, 2004).

Altres espècies anquialines tenen congèneres a aigües subterrànies dolces allunyades de la costa, malgrat que sempre en territoris que han estat coberts per la mar en qualque moment del passat. Un cas paradigmàtic el representen els amfípodes metacrangoníctids, on les diferents espècies ocupen un ampli ventall d'ambients, des d'anquialins (a Mallorca i La Hispaniola) a fonts de muntanya a més de 1.000 metres d'alçada (a l'alt Atlas del Marroc), o a pous d'aigua dolça situats a illes oceàniques (Fuerteventura) (Bauzá-Ribot *et al.*, 2012). Mentre que en uns pocs casos (per exemple en el gènere d'amfípodes *Niphargus*) aquests tàxons límnicis poden ésser considerats els ancestres dels seus congèneres anquialins, la norma és que representin l'avançada de la colonització de les aigües continentals per part de la fauna marina, essent el medi anquialí un dels portals principals per a la penetració d'aquesta fauna a les aigües dolces. Així, l'aïllament de poblacions anquialines terra endins durant les regressions marines pot haver conduït la seva adaptació a condicions límnicques, i eventualment, acabar en especiació (Notenboom, 1991).

Uns pocs animals anquialins pertanyen a gèneres típicament batials, i són els únics representants dels seus llinatges respectius a aigües somes. Per exemple, el cranc galateid *Munidopsis polymorpha*, del tub de lava dels Jameos del Agua a Lanzarote, compta únicament amb congèneres a aigües profundes. Altres animals anquialins mostren aquestes afinitats de forma menys rotunda, però encara evident. Així, els annèl·lids polinoids *Gesiella* (fig. 11) i *Pelagomacellicephal*, de coves de Lanzarote i les illes Caicos, o els amfípodes pardaliscids *Spelaeonicippe* (presentes a coves de Lanzarote i Caicos) i *Anthronicippe* (Galápagos), pertanyen a famílies principalment batials malgrat no comptar avui amb congèneres a grans fondàries.

Aquests aparents lligams amb la mar fonda s'han usat en conjunció amb les presumptes similituds entre la vida a les cavernes i a les grans fondàries marines (amb trets comuns com la foscor permanent, temperatura comparativament baixa i constant, i escassetat d'aliment; Margalef, 1976) per proposar que la fauna anquialina deriva de la marina de gran fondària. Fins i tot s'ha arribat a postular l'existència d'una ruta que connectaria els grans fons oceànics amb les coves mitjançant la xarxa de cruïes associat al sistema global de dorsals oceàniques, i que eventualment pot atènyer la superfície de la mar a les illes oceàniques (Hart *et al.*, 1985). L'interès d'aquesta proposta rau en què la xarxa crevicular permetria als organismes de gran fondària penetrar-hi, alhora que estableix una connexió –i oportunitats per a l'intercanvi faunístic– entre localitats anquialines molt allunyades. Això ofereix una explicació simple pels patrons de distribució extremadament disjunts exhibits per molts llinatges anquialins.

De totes maneres, hi ha una sèrie d'evidències que juguen en contra d'aquesta hipòtesi (Stock, 1986). Entre elles, la presència de fauna anquialina de presumpta derivació profunda (p.e. copèpodes misofrioids misofríids) a illes situades enfora del sistema circumglobal de dorsals oceàniques, i que no hi han estat mai connectades amb aquest (per exemple a les illes del Mediterrani occidental; Boxshall i Jaume, 2000). A més, les relacions filogenètiques a dins dels grups que inclouen tant espècies batials, com d'aigües somes i anquialines (p.e. els copèpodes calanoids del gènere *Paramisophria*), mostren que tant les d'aigües profundes com les cavernícoles són comparativament derivades respecte a les d'aigües somes suprabentiques (Jaume *et al.*, 2000). Tot això apunta que l'origen de la fauna anquialina es troba a les aigües somes i no al mar profund.

Bibliografia

- Bauzá-Ribot, M.M., Juan, C., Nardi, F., Oromí, P., Pons, J. i Jaume, D. (2012). Mitogenomic phylogenetic analysis supports continental-scale vicariance in subterranean thalassoid crustaceans. *Current Biology*, 22: 1-6. doi:10.1016/j.cub.2012.09.012
- Boxshall, G.A. i Huys, R. (1989). New tantulocarid, *Stygotantulus stocki*, parasitic on harpacticoid copepods, with an analysis of the phylogenetic relationships within the Maxillopoda. *Journal of Crustacean Biology*, 9: 126-140. doi:10.2307/1548454
- Boxshall, G.A. i Jaume, D. (2000). Discoveries of cave misophrioids (Crustacea: Copepoda) shed new light on the origin of anchialine cave faunas. *Zoologischer Anzeiger*, 239: 1-19.
- Bowman, T.E. i Iliffe, T.M. (1985). *Mictocaris halope*, a new unusual peracaridan crustacean from marine caves on Bermuda. *Journal of Crustacean Biology*, 5: 58-73. doi:10.2307/1548220
- Danielopol, D.L. (1990). The origin of the anchialine fauna – the “deep sea” versus the “shallow water” hypothesis tested against the empirical evidence of the Thaumatoctyprididae (Ostracoda). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 60: 137-143.
- Gràcia, F., Clamor, B., Gamundí, P. i Fornós, J.J. (2010). El sistema de cavitats Gleda-Camp des Pou (Manacor, Mallorca). *Endins*, 34: 35-68.
- Fosshagen, A. i Iliffe, T.M. (1985). Two new genera of Calanoida and a new order of Copepoda, Platycopioidea, from marine caves on Bermuda. *Sarsia*, 70: 345-358.
- Hart, C.W., Manning, R.B. i Iliffe, T.M. (1985). The fauna of Atlantic marine caves: evidence of dispersal by sea floor spreading while maintaining ties to deep waters. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 98: 288-292.
- Holthuis, L.B. (1973). Caridean shrimp found in land locked saltwater pools at four Indo-West Pacific localities (Sinai Peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one new genus and four new species. *Zoologische Verhandlungen*, 128: 3-55.
- Humphreys, W.F. i Danielopol, D.L. (2006). *Danielopolina* (Ostracoda, Thaumatoctyprididae) on Christmas Island, Indian Ocean, a sea mount island. *Crustaceana*, 78: 1139-1352.
- Humphreys, W.F., Poole, A., Eberhard, S.M. i Warren, D. (1999). Effects of research diving on the physico-chemical profile of Bundera Sinkhole, an anchialine remiped habitat at Cape Range, Western Australia. *Journal*

- of the Royal Society of Western Australia, 82: 99-108.
- Iliffe, T.M. (1979). Bermuda's caves: A non-renewable resource. *Environmental Conservation*, 6: 181-186.
[doi:10.1017/S037689290000299X](https://doi.org/10.1017/S037689290000299X)
- Iliffe, T.M. (2000). Anchialine Cave Ecology. In: Wilkens H., Culver D.C., Humphreys W.F. (eds.), *Ecosystems of the World, Vol. 30. Subterranean Ecosystems*, pp. 59-76. Elsevier, Amsterdam.
- Iliffe, T.M. i Jickells, T.D. (1984). Organic pollution of an inland marine cave from Bermuda. *Marine Environmental Research*, 12: 173-189.
[doi:10.1016/0141-1136\(84\)90002-3](https://doi.org/10.1016/0141-1136(84)90002-3)
- Jaume, D., Cartes, J.E., Boxshall, G.A. (2000). Shallow-water and not deep-sea as most plausible origin for cave-dwelling *Paramisophria* species (Copepoda: Calanoida: Arietellidae), with description of three new species from the Mediterranean bathyal hyperbenthos and littoral caves. *Contributions to Zoology*, 68: 205-244.
- Kensley, B. i Williams, D. (1986). New shrimps (Families Procarididae and Atyidae) from a submerged lava tube on Hawaii. *Journal of Crustacean Biology*, 6: 417-437.
[doi:10.2307/1548182](https://doi.org/10.2307/1548182)
- Latorre, L., Larrinaga, A. i Santamaría, L. (2012). Combined impact of multiple exotic herbivores on different life stages of an endangered plant endemism, *Medicago citrina*. *Journal of Ecology*, 101: 107-117.
[doi:10.1111/1365-2745.12005](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12005)
- Maciolek, J.A. (1983). Distribution and biology of Indo-Pacific insular hypogeal shrimps. *Bulletin of Marine Science*, 33: 606-618.
- Margalef, R. (1976). Analogía entre la vida en las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 21: 10-20.
- Myroie, J.E. i Myroie, J.R. (2011). Void development on carbonate coasts: creation of anchialine habitats. *Hydrobiologia*, 677: 15-32.
[doi:10.1007/s10750-010-0542-y](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0542-y)
- Namiotko, T., Wouters, K., Danielopol, D.L. i Humphreys, W.F. (2004). On the origin and evolution of a new anchialine stygobitic *Microceratina* species (Crustacea, Ostracoda) from Christmas Island (Indian Ocean). *Journal of Micropalaeontology*, 23: 49-59.
[doi:10.1144/jm.23.1.49](https://doi.org/10.1144/jm.23.1.49)
- Notenboom, J. (1991). Marine regressions and the evolution of groundwater dwelling amphipods (Crustacea). *Journal of Biogeography*, 18: 437-454.
[doi:10.2307/2845485](https://doi.org/10.2307/2845485)
- Pakes, M.J. i Mejía-Ortiz, L. (2014). Chemosynthetic ecot symbiosis reported in the predatory anchialine cave endemic, *Xibalbanus tulumensis* (Yager, 1987) (Remipedia). *Crustaceana*, 87: 1657-1667.
[doi:10.1163/15685403-00003376](https://doi.org/10.1163/15685403-00003376)
- Pakes, M.J., Weis, A.K. i Mejía-Ortiz, L. (2014). Arthropods host intracellular chemosynthetic symbionts, too: cave study reveals an unusual form of symbiosis. *Journal of Crustacean Biology*, 34: 334-341.
[doi:10.1163/1937240X-00002238](https://doi.org/10.1163/1937240X-00002238)
- Pohlman, J.W. (2011). The biogeochemistry of anchialine caves: progress and possibilities. *Hydrobiologia*, 677: 33-51.
[doi:10.1007/s10750-011-0624-5](https://doi.org/10.1007/s10750-011-0624-5)
- Pomar, L., Ginés, A. i Fontarnau, R. (1976). Las cristalizaciones freáticas. *Endins*, 3: 3-25.
- Pomar, L., Ginés, A. i Ginés, J. (1979). Morfología, estructura i origen de los espeleotemas epicauáticos. *Endins*, 5: 3-17.
- Stock, J.H. (1986). Deep sea origin of cave faunas: an unlikely supposition. *Stygologia*, 2: 105-111.
- Stock, J.H. (1993). Some remarkable distribution patterns in stygobiont Amphipoda. *Journal of Natural History*, 27: 807-819.
[doi:10.1080/00222939300770491](https://doi.org/10.1080/00222939300770491)
- Stock, J.H., Iliffe, T.M. i Williams, D. (1986). The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia*, 2: 90-92.
- Valenzuela, A., Alcover, J.A. (2013). Radiocarbon evidence for a prehistoric deliberate translocation: the weasel (*Mustela nivalis*) in Mallorca. *Biological Invasions*, 15: 717-722.
[doi:10.1007/s10530-012-0321-y](https://doi.org/10.1007/s10530-012-0321-y)
- Vesica, P.L., Tuccimei, P., Turi, B., Fornós, J.J., Ginés, A. i Ginés, J. (2000). Late Pleistocene paleoclimates and sea-level change in the Mediterranean as inferred from stable isotope and U-series studies on overgrowths on speleothems, Mallorca, Spain. *Quaternary Science Reviews*, 19: 865-879.
[doi:10.1016/S0277-3791\(99\)00026-8](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(99)00026-8)
- von Reumont, B.M., Blanke, A., Richter, S., Alvarez, F., Bleidorn, C. i Jenner, R.A. (2014). The first venomous crustacean revealed by transcriptomics and functional morphology: remipede venom glands express a unique toxin cocktail dominated by enzymes and a neurotoxin. *Molecular Biology and Evolution*, 31: 48-58.
[doi:10.1093/molbev/mst199](https://doi.org/10.1093/molbev/mst199)
- Wilkens, H., Iliffe, T.M., Oromí, P., Martínez, A., Tysall, T.N. i Koenemann, S. (2009). The Corona lava tube, Lanzarote: geology, habitat diversity and biogeography. *Marine Biodiversity*, 39: 155-167.
[doi:10.1007/s12526-009-0019-2](https://doi.org/10.1007/s12526-009-0019-2)
- Yager, J. (1981). Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology*, 1: 328-333.
[doi:10.2307/1547965](https://doi.org/10.2307/1547965)