

CRUSTÁCEOS DEL ULLAL DE MIRAVET (CASTELLÓN, ESPAÑA): VIAJEROS EN EL ESPACIO Y EN EL TIEMPO

Salvador Herrando-Pérez, BIOESTUDIOS SAGANTA, Onda, España (salherra@ono.com)
Giuseppe Messana, Istituto per lo Studio degli Ecosistemi del CNR, Firenze, Italia.
Boris Sket, Oddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, Ljubljana, Eslovenia.

INTRODUCCIÓN

Las cuevas son hábitats fragmentados, pequeños laboratorios donde la ausencia de luz, la oligotrofia de los cuerpos de agua subterránea y la estabilidad ambiental han desencadenado la aparición de fauna acuática estrictamente cavernícola (estigofauna o estigobionte). Para poder explicar la biogeografía de la estigofauna necesitamos información tanto sobre la historia geológica del agua subterránea como sobre la historia evolutiva de los ancestros que colonizaron el subsuelo desde sus hábitats epigeos (Holsinger 1994). Además es importante considerar que, aunque las cuevas actúan por sí mismas como enclaves que facilitan la fragmentación de las poblaciones y su posterior especiación, los ancestros epigeos pudieron ya presentar distribuciones fragmentadas debido a la aparición de barreras geológicas (vicaría) o por la dispersión espacial, activa o guiada por corrientes de agua, de algunos individuos. Finalmente, situar la edad geológica de ancestros sólo a partir de comparaciones de estructuras corporales entre especies contemporáneas se ve dificultado por la convergencia morfológica en respuesta a las condiciones homogéneas de las cuevas en cualquier parte del mundo, y por la dificultad de acceso y estudio de las aguas subterráneas donde, todavía hoy, no podemos hacer estimaciones del número de especies que todavía restan por descubrir. Todo ello ha provocado que la biogeografía de los animales cavernícolas sea habitualmente una disciplina controvertida que da cabida a hipótesis variadas.

Este trabajo describe la biología y el contexto biogeográfico de tres especies estigobiontes de macrocrustáceos descritos en el Ullal de la Rambla de Miravet (Castellón, España) (Herrando-Pérez 2005), que incluyen el camarón *Typhlatya miraventensis* Sanz y Platvoet 1996, y los isópodos *Typhocirrolana troglobia* de Grave y Herrando-Pérez 2003 y *Kensleylana briani* Bruce y Herrando-Pérez 2005. El Ullal aflora en el cauce del río Chinchilla, dentro del valle del Barranco de Miravet, en el límite norte del Paraje Natural del Desierto de Las

Palmas. Esta región representa la estribación más oriental del Sistema Ibérico donde importantes afloramientos de areniscas (rodano) y pizarras paleozoicas, sus materiales más antiguos, alternan con estratos calizos que se originaron a lo largo del triásico, jurásico y cretácico, como resultado de varias transgresiones y regresiones marinas. El Ullal es en realidad una surgencia que alivia el exceso de agua que no puede ser asimilada por el sistema kárstico local, de dimensiones desconocidas, durante fuertes tormentas invernales. La topografía de esta surgencia ha sido descrita por Arenós (1997), y básicamente tiene una forma de "T" invertida, con una entrada vertical de alrededor de 30 metros, tortuosa y estrecha hasta los 30 cm en algunos pasajes, y una galería horizontal con unos 250 metros aéreos explorables sólo en verano hasta los dos sifones terminales presentes todo el año. En ese tramo, la mayor profundidad de agua puede ser de 6.5 m en la sala principal donde la galería vertical se bifurca en la galería horizontal. El fondo de toda la cavidad alterna roca desnuda con importantes depósitos de arena fangosa y gravas, donde de manera irregular se acumula materia orgánica particulada, fundamentalmente vegetal, en distintos estados de descomposición. Como corresponde a un sistema trófico semicerrado, la entrada de materia orgánica en el Ullal depende completamente de aportes desde el exterior, y esos restos vegetales unidos a las biopelículas que cubren las rocas constituyen las fuentes originales de alimento para toda la cadena trófica cavernícola (Simon y col. 2003)

MACROCRUSTÁCEOS DEL ULLAL

Género *Typhlatya*: Este género se incluye, junto a más de 30 géneros distintos, dentro la familia de camarones ácidos (Atyidae) y comprende 15 especies, todas ellas de vida cavernícola (cuevas, cenotes y cursos anchihalinos en karst y tubos de lava). La taxonomía del género está pendiente de revisión (Damià y Brehier 2005). Su distribución geográfica se extiende a lo largo de va-



Figura 1.- *Typhlatya miravetensis* (Sanz y Platvoet 1995). Camarón átido sólo conocido para el Ullal de Miravet, cuyo género tiene distribución anfiatlántica. Salvador Herrando Pérez y Carlos González Pérez, Febrero 2004.

rias islas del Caribe (Barbudas, Bermudas, Caico, Cuba, Mona, Puerto Rico, República Dominicana), Atlántico Central (Ascensión) y Pacífico Central Oriental (Galápagos), y en zonas continentales de la Península del Yucatán (México), España y Francia (Figura 1).

Los individuos de *T. miravetensis* son blancos, poseen ojos sin pigmento, su forma está aplanada lateralmente, y ostentan un tamaño entorno a los 2 cm. Se los observa con frecuencia sobre el sedimento, donde se alimentan. Posados, los animales generan corrientes de agua con los pleópodos y escrutan la arena con las brochas de pelos en las que terminan sus primeros pereiópodos y con los largos pelos que recubren sus piezas bucales. También son nadadores activos, elegantes y diestros para cambiar rápidamente de dirección en la columna de agua. Se propulsan mediante el movimiento vigoroso de los pleópodos como una batería de remos coordinados. Las antenas del animal, más largas que el cuerpo completo, durante la natación están flexionadas hacia atrás como un tupé, de manera que parecen funcionar como una estructura estabilizadora. La cola presenta urópodos aplanados que también pueden funcionar como alerones estabilizadores durante el desplazamiento. Es curioso que los animales parecen acercarse a los focos de luz de las linternas, pues la fotofobia está ampliamente reportada entre la estigofauna.

Género *Typhlocirolana*: la especiosa familia Cirolanidae engloba 21 géneros y más de 350 especies de isópodos, de las cuales 1/5 son estigobiontes. El trabajo pionero de Wägele (1990) ya detecta la presencia de un linaje genético homogéneo bautizado como grupo *Typhlocirolana*. En este grupo todas las especies son estigobiontes de agua dulce (karst, pozos y acuíferos) y con distribución anfiatlántica representada por los géneros *Typhlocirolana*, *Marocolana* y *Turcolana* en la cuenca mediterránea y por el género *Cirolanides* en Norte América. En esa misma dirección, también Botosaneanu y col. (1986) detectaron similitudes entre especies cavernícolas a ambos lados del Atlántico dentro del que llamaron grupo *Sphaeromides*, con los géneros europeos *Sphaeromides*, *Turcolana* y *Typhlocirolana*, y los géneros americanos *Antrolana*, *Bahalana*, *Cirolanides*, *Mexilana*, *Onchilorpheus* y *Speocirolana*. Las 9 especies descritas hasta la fecha dentro del género *Typhlocirolana* propiamente abarcan Argelia, Marruecos, Italia y España (Alicante, Castellón y Menorca) (Figura 1). Quedan varias especies por describir recolectadas en Marruecos y Túnez, y la taxonomía del grupo está pendiente de revisión (de Grave y Herrando-Pérez 2005).

Los individuos de *Typhlocirolana troglobia* son blancos, sin ojos, aplanados dorso-



Figura 2.- *Typhlocirolana troglobia* (de Grave y Herrando-Pérez 2003). Isópodo cirolánido sólo conocido para el Ullal de Miravet, cuyo género tiene distribución mediterránea. Salvador Herrando Pérez y Carlos González Pérez, Febrero 2004.

ventralemente (típico de la mayoría de isópodos), y un tamaño alrededor de 1 cm. Sus patas torácicas son bastante largas, terminadas en uñas robustas, y actúan en la locomoción, mientras que los gnatópodos son prensiles, un rasgo importante para un predador. Los individuos se detectan fácilmente pues se mueven continuamente tanto en el fondo como en las paredes de las piscinas, en una estrategia de búsqueda típica de un predador. En una ocasión se muestreó un camarón *T. miravetensis* y uno de estos isópodos en un pequeño tubo de ensayo, y el isópodo decapitó al camarón de manera precisa y rápida, por lo tanto se sospecha que entre ellos puede existir una relación predador-presa. Los animales eluden la luz de las linternas, sin embargo no dudan en subirse a la mano, una reacción conocida como tigmotaxis frecuente en fauna cavernícola.

Género *Kensleylana*: La especie del Ullal de la Rambla de Miravet ha servido de hecho para la creación de este nuevo género, muy próximo a *Faucheria*, otro género monotípico descrito en aguas subterráneas francesas cercanas a Nimes (Dollfus y Viré 1900). Contar con sólo dos especies con un parentesco evidente impide hacer valoraciones biogeográficas consistentes. Sin embargo, se reconoce la existencia de un grupo *Faucheria* (Botosaneanu

1986; Wägele 1990) que comprendería *Faucheria* y, ahora, *Kensleylana* en Europa, *Skotobaena* en Africa y *Sphaerolana* en América. Una especie de *Faucheria* está por describir en la localidad tipo de *Typhlatya arfeae* (Damià y Bréhier 2005, ver más abajo).

Los individuos de *Kensleylana briani* también son blancos, sin ojos, aplanados dorsoventralmente y con un tamaño que oscila alrededor de los 3 mm. En su cuerpo destacan dos grandes urópodos cilíndricos (Figura 1) que parecen ayudar al desplazamiento sobre los fondos blandos de las piscinas, de hecho los animales se mueven como un *bulldozer* dejando un tenue rastro sobre la arena. También es característica del género la fusión de segmentos (pleonitos) en la parte final del cuerpo. Estos isópodos se han observado principalmente en pendientes de arena próximas a las orillas de los charcos que se forman durante la bajada estival del nivel del agua a lo largo de la galería horizontal, aunque esto puede denotar la dificultad de observarlos a más profundidad por su pequeño tamaño. Cuando son molestados son capaces de enrollarse en una bolita como mecanismo de protección. Se han podido capturar individuos en trampas de fondo con carne sugiriendo hábitos carroñeros.

DISCUSIÓN

En una revisión de la biogeografía de los crustáceos anfípodos estigobiontes a escala mundial, Holsinger (1994) traza 3 vías evolutivas de invasión y adaptación de especies acuáticas a ríos subterráneos: 1/ taxones que invaden desde cursos de agua dulce superficiales inconexos con agua marina; 2/ taxones que invaden desde cursos de agua dulce superficiales originados por precipitación de las sales en cuerpos de agua marina atrapados por accidentes geográficos tras una regresión del mar; y 3/ taxones que invaden directamente desde cuerpos de agua marina someros o incluso, como sugieren Wilkens y col. (1986), abisales para estigobiontes crustáceos de islas oceánicas. Estas tres vías podrían bien generalizarse a todos los crustáceos estigobiontes. En particular, la transición de animales desde un hábitat marino a un hábitat dulceacuícola ha desencadenado radiación y especiación de muchos taxones, algunos de los cuales adoptaron vida cavernícola con posterioridad (Lee y Bell 1999). Para determinar el tiempo de las invasiones, junto a la información sobre la historia geológica de los cuerpos de agua, es indispensable aportar datos sobre relaciones filogenéticas entre las especies contemporáneas y entre éstas y los posibles ancestros. Así, por ejemplo, las distribuciones actuales de varias especies de crustáceos tradicionalmente explicadas como reliquias de ancestros marinos de las glaciaciones ocurridas a finales del Terciario y durante buena parte del Cuaternario (~1-3 Millones de Años, [M.A.]), después de aportar datos filogenéticos se identificó mayor proximidad con ancestros dulceacuícolas datados

de varios millones antes de esas glaciaciones (Väinölä 1990). También el trabajo de Zakšek y col. (2007) sobre varios géneros de camarones estigobiontes europeos (*Troglocaris*, *Speleocarid*, *Dugastella* y *Typhlatya*), *T. miravetensis* inclusive, cuestiona la hipótesis de las reliquias marinas para *Dugastella* y *Troglocaris* en Europa, dado que filogenéticamente parecen tener ancestros de agua dulce de posible ocurrencia durante buena parte del Terciario.

El hecho de que todas las especies actuales dentro de los tres géneros comprendidos en el Ullal de la Rambla de Miravet (*Typhlatya*, *Typhlocirolana*, *Kensleylana*, Figura 4) son cavernícolas dificulta la identificación de posibles ancestros epigeos y de su contexto geológico de especiación. También los hábitats potenciales no presentan grandes variaciones entre especies en cada género, de modo que la mayoría de ellas son dulceacuícolas con gran tolerancia a la salinidad. Finalmente, las diferencias morfológicas interespecíficas son relativamente pequeñas y los estudios genéticos están todavía en su infan-



Figura 3.- *Kensleylana briani* (Bruce y Herrando-Pérez 2005). Isópodo cirolánido sólo conocido para el Ullal de Miravet, nuevo género para la ciencia. Espécimen junto a punta de alfiler. Salvador Herrando Pérez y Carlos González Pérez, Febrero 2004.

cia (Baratti y col. 2004; Zakšek y col. 2007), aun siendo imprescindibles pues para varias especies de crustáceos se han constatado amplias divergencias genéticas a pesar de su parecido morfológico (Sbordoni y col. 2000; Lavery y col. 2004). De este modo, Zakšek y col. (2007) reubican *Spelaeocaris pretneri* dentro del género *Troglocaris* y así corrigen a Sanz y Platvoet (1995) que incluyeron esa especie dentro del género *Typhlatya* en base sólo a semejanzas morfológicas. Sin embargo, la eurihalinidad dentro de los géneros *Typhlatya*, *Typhlocirolana* y *Kensleylana-Faucheria*, y su distribución actual en islas y franjas costeras parece soportar bien la hipótesis de un origen marino (reliquias marinas o talasoides) y permite considerar estas especies como indicadores paleocosteros. La invasión del karst del Ullal a partir de cuerpos de agua marina atrapados en una regresión del mar sería posible desde la orogénesis de los Alpes y el Sistema Ibérico en el último tercio del periodo Terciario (~20 M.A.). Alternativamente se desconoce si desde entonces existió o no una conexión marina que permitiera a la fauna marina acceder gradualmente al sistema kárstico del Ullal de la Rambla de Miravet desde el mar (Sanz y Platvoet 1995).

En un principio se planteó un ancestro marino atlántico para *Typhlatya* spp., propio de aguas abiertas, que se dispersó por el Caribe y llegó a Galápagos antes del cierre del istmo de Panamá (Ilfiffe 1986), y que probablemente todavía no se había extinguido durante buena parte del periodo Cuaternario (~1 M.A.) (Chace y Manning 1972). Con la descripción de la especie española *T. miravetensis*, se propuso un ancestro marino costero, cuyo origen se retrasó hasta el mar de Tethys (Sanz y Platvoet 1995). Éste fue el primitivo Mediterráneo presente desde principios del periodo Triásico hace ~200 M.A. (Blondel y Aronson 1999, p. 1), cuando sólo era una brecha entre Laurasia y Gondwana, precedente a la masiva fractura y deriva continental que iba a sufrir el supercontinente Pangea hasta nuestros días. Estudios genéticos con otros crustáceos (Sturmbauer y col. 1996; Zakšek, com. pers.) sitúan el momento de la fragmentación poblacional de muchas especies marinas ancestrales durante la Crisis Mesiniana de salinidad en el último tercio del periodo Terciario (5 ~M.A.). En ese momento el Mar Mediterráneo se secó casi completamente, sólo dejando reductos de fauna acuática en lagos alcalinos atrapados en depresiones del relieve (Blondel y Aronson 1999, p. 5). Muy recientemente Damià y Bréhier (2005) han descrito la segunda especie europea reconocida

para *Typhlatya*, esta vez en un sistema anchihalino asociado a una laguna litoral en Perpignan (Francia), bautizada como *T. arfeae*. El hecho de que *T. arfeae* presenta un extraordinario parecido morfológico con *T. miravetensis*, sólo diferenciable por el tamaño del rostro (prolongación anterior de la cabeza) y de la uña del quinto par de patas torácicas, plantea un ancestro común que ya era estigobionte antes de especiar y que vivía en ambientes costeros someros del Levante español y el Roussillon francés (Damià y Bréhier 2005). Este ancestro desaparecería del mar Mediterráneo con el comienzo de la glaciación del Hemisferio Norte a finales del periodo Terciario (~3 M.A.). La barrera de Pirineos (originados hace ~20-30 M.A., alcanzando su máxima altura actual hace ~6 M.A.) descartaría la posibilidad de que una especie procediera de individuos de la otra que consiguieron dispersarse. Hay acuerdo en que el ancestro original del género *Typhlocirolana* vivió en franjas costeras someras del Mar de Tethys. Usando diferencias morfológicas entre especies y datos geológicos se estima que, al menos para las especies marroquíes, la población ancestral quedaría atrapada en aguas estancadas durante las regresiones marinas del periodo Cretácico (~90 M.A.) (Boutin y col. 2002). Sin embargo, estudios genéticos de algunas especies descritas y por describir dentro del género separan claramente las especies del norte de Marruecos de las de Baleares y Sicilia con un periodo de divergencia más tardío, de mediados del Terciario (~30 M.A.) (Baratti y col. 2004). La próxima inclusión de información genética de *T. troglobia* y *K. briani* permitirá refinar y actualizar esas estimaciones.

Finalmente, las especies de camarones átididos del complejo de géneros *Antecaridina-Typhlatya-Typhlopatsa-Stygiocaris* son los restos contemporáneos de las especies ancestrales que realizaron la transición desde el mar hasta aguas continentales (Sket 1996), y al mismo tiempo desde la superficie a los ambientes subterráneos. Este dato pone de manifiesto que los tiempos citados para los procesos de aislamiento y especiación de los ancestros de los crustáceos estigobiontes del Ullal de la Rambla de Miravet probablemente influyeron a ensamblajes de especies. Tales procesos se producirían de manera independiente en distintas áreas geográficas (politopía) y conllevaría diferentes periodos de adaptación (policronía) que determinarían patrones variables de supervivencia y especia-

ción de taxones y poblaciones, como se ha reportado para otros crustáceos estigobiontes como el isópodo dulceacuícola *Asellus aquaticus* Linne (Sket 1994).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Conselleria de Territorio y Vivienda el apoyo prestado durante la realización de las investigaciones en el Ullal de la Rambla de Miravet, y junto al grupo GECEN apoyaron la divulgación de los contenidos del presente manuscrito y de un póster adicional durante el Primer Congreso de Espeleología de la Comunidad Valenciana celebrado en Alcoy (Abril-Mayo 2006). El proyecto completo ha contado con la participación de numerosos expertos que acompañaron con enorme diligencia la identificación de los especímenes y el desarrollo de las estrategias de muestreo, todo mi agradecimiento (SH-P) para Enrique Baquero, Roberto Bertolani, Niel Bruce, Ralph Deichsel, Christer Erséus, Frank Fiers, Sammy

de Grave, Tom Illiffe, Rafael Jordana, Ivana Karanovic, John Pohlman, María Teresa Vinciguerra y los dos co-autores de esta publicación Beppe Messana y Boris Sket, mientras que el arranque de las investigaciones fue posible con el apoyo de los miembros de la desaparecida asociación TROGLOBIA.

BIBLIOGRAFÍA

- Arenós, J., 1997. Itinerario kárstico: Forat de L'Horta y Els Ullals (Cabanès, Castelló). Berig 3, 35-41.
- Baratti, M., M. Yacoubi Khebiza y G. Messana, 2004. Microevolutionary processes in the stygobitic genus *Typhlocirolana* (Isopoda: Flabellifera: Cirolanidae) as inferred by partial 12S and 16S rDNA sequences. *Journal of Zoology, Systematics and Evolutionary Research* 42, 27-32.
- Blondel, J. y J. Aronson, 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean region.

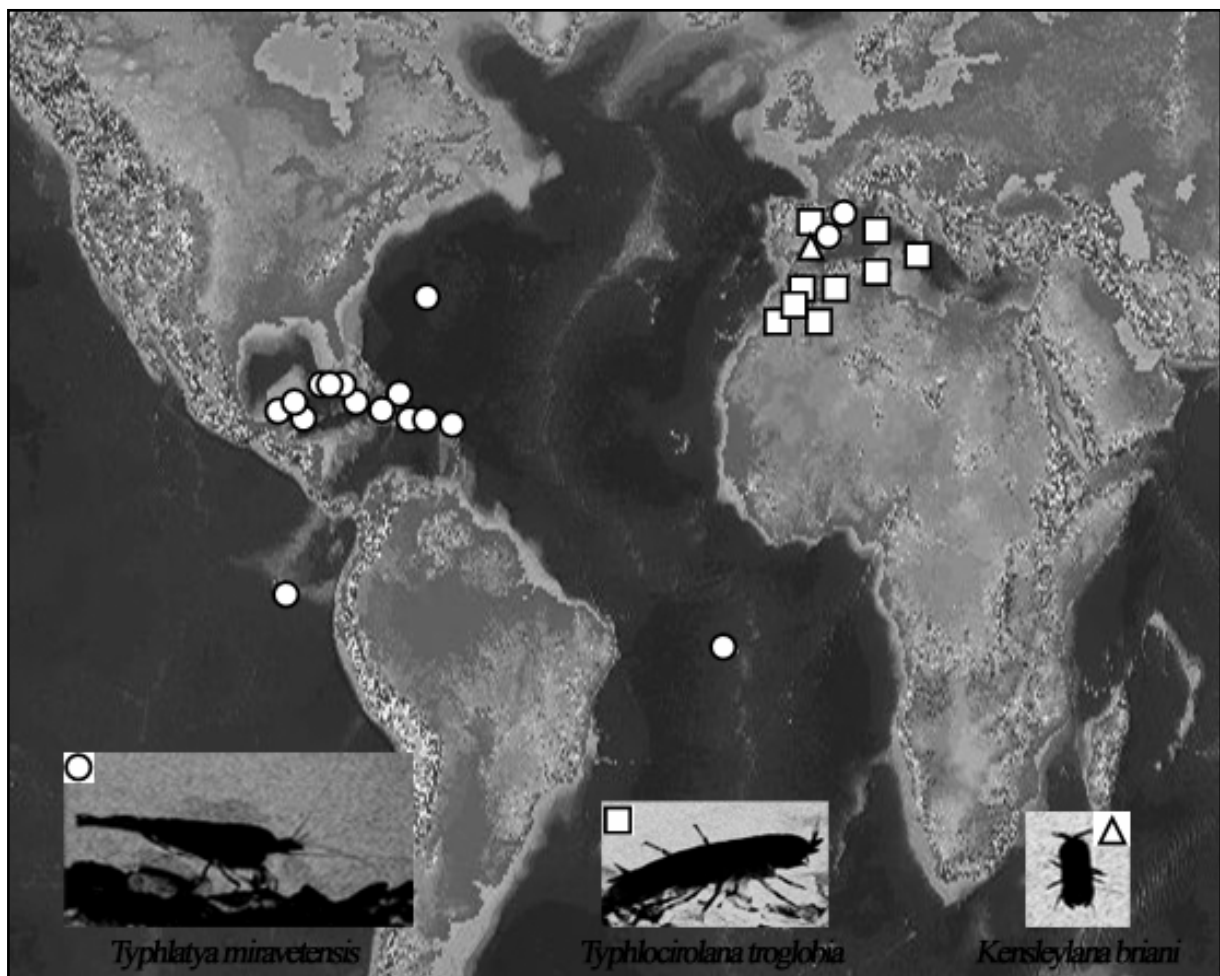


Figura 4.- Distribución geográfica mundial de los géneros *Typhlatya* spp., *Typhlocirolana* spp. y *Kensleylana briani*. Ver al pie del mapa las fotografías de las especies cuya localidad tipo es el Ullal de Miravet.

- Oxford University Press, Nueva York (USA), 328 p.
- Botosaneanu, L., N.L. Bruce y J. Notenboom, 1986. Isopoda: Cirolanidae. En: L. Botosaneanu (ed.). *Stygofauna mundi*, a faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters, including the marine interstitial, p. 412-422. E.J. Brill / W. Backhuys, Leiden.
- Boutin, C., M. Boulanouar, N. Coineau y M. Messouli, 2002. Biodiversity in the stygobiotic cirolanids (Crustacea: Isopoda) from the Mediterranean Basin. I. A new species of *Typhlocirolana* in Morocco, taxonomic, ecological and biogeographic data. *Journal of Natural History* 36, 797-817.
- Bruce, N. L. y S. Herrando-Pérez, 2005. *Kensleylana briani*, a new genus and species of freshwater cave-dwelling cirolanid (Crustacea: Isopoda) from Spain. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118, 74-83.
- Chace, F. A. y R.B. Manning, 1972. Two new caridean shrimps, one representing a new family, from marine pools on Ascension Islands (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology* 131, 1-18.
- Damià, J. y F. Bréhier, 2005. A new species of *Typhlatya* (Crustacea: Decapoda: Atyidae) from anchialine caves on the French Mediterranean coast. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144, 387-414.
- de Grave, S. y S. Herrando-Pérez, 2003. A new species of *Typhlocirolana* (Isopoda, Cirolanidae) from the Ullal de la Rambla de Miravet, Spain. *Zootaxa* 393, 1-11.
- Dollfus, A. y A. Viré, 1900. Sur une nouvelle espèce d'Isopode souterrain, le *Caecosphaeroma faucheria*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 80, 1564-1566.
- Herrando-Pérez, S., 2005. Ullal de Miravet, tesoro natural bajo tierra. *Quercus* 230, 20-26.
- Holsinger, J.R., 1994. Pattern and process in the biogeography of subterranean amphipods. *Hydrobiologia* 287, 131-145.
- Iliffe, T.M., 1986. The zonation model for the evolution of aquatic faunas in anchialine waters. *Stygologia* 2, 2-9.
- Lavery, S., T.Y. Chan, Y.K. Tam y K.H. Chu, 2004. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the genus *Penaeus* s.l. derived from mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31, 39-49.
- Lee, C.E. y M.A. Bell, 1999. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals. *Tree* 14, 284-288.
- Sanz, S. y D. Platvoet, 1995. New perspectives on the evolution of the genus *Typhlatya* (Crustacea, Decapoda): first record of a cavernicolous atyid in the Iberian peninsula, *Typhlatya miravetensis* n. sp. *Contributions to Zoology* 65, 79-99.
- Sbordoni, V., G. Allegrucci y D. Cesaroni, 2000. Population genetic structure, speciation and evolutionary rates in cave dwelling organisms. En: H. Wilkens, D.C. Culver y W.F. Humphreys (eds), *Subterranean Ecosystems, Ecosystems of the World* 30, Capítulo 24, pp. 453-477. Elsevier, Amsterdam.
- Simon, K.S., E.F. Benfield y S.A. Macko, 2003. Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology* 84, 2395-2406.
- Sket, B., 1994. Distribution of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda: Asellidae) and its hypogean populations at different geographic scales, with a note on *Proasellus istrianus*. *Hydrobiologia* 287, 39-47.
- Sket, B., 1996. The ecology of the anchialine caves. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 221-225.
- Sturmbauer, C., J.S. Levinton y J. Christy, 1996. Molecular phylogeny analysis of fiddler crabs: test of the hypothesis of increasing behavioral complexity in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93, 10855-10857.
- Väinölä, R., 1990. Molecular time scales for evolution in *Mysis* and *Pontoporeia*. *Annales Zoologici Fennici* 27, 211-214.
- Wägele, J.W., 1990. Aspects of the evolution and biogeography of stygobiont isopoda. *Bijdragen tot de Dierkunde (Amsterdam)* 60, 145-150.
- Wilkens, H., J. Parzefall y T.M. Iliffe, T.M., 1986. Origin and age of the marine stygofauna of Lanzarote, Canary Islands. *Mitteilungen Hamburgisches Zoologisches Museum und Institut* 83, 223-230.
- Zakšek, V., B. Sket y P. Trontelj, 2007. Phylogeny of the cave shrimp *Troglocaris*: evidence of a young connection between Balkans and Caucasus. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42(1), 223-35.