

Nuevas perspectivas sobre la evolución del género *Typhlatya* (Crustacea, Decapoda): primer registro de un atyído cavernícola en la Península Ibérica, *Typhlatya miravetensis* n.sp.

Sebastián Sanz¹ & Dirk Plavoet²

¹ *Unitat d'Ecologia, Facultat de ciències Biològiques, Universitat de València, E-46100 Burjassot, València, Spain.* ² *Institute for Systematics and Population Biology (Zoological Museum, Amsterdam), University of Amsterdam, P.O. BOX 94766, 1090 GT Amsterdam, The Netherlands.*

Palabras clave: *Typhlatya*, Decapoda, España, aguas subterráneas, sistemática, zoogeografía, vicariancia, evolución, clave del género.

Resumen

En diversas ocasiones se capturaron camarones pertenecientes a una nueva especie del género *Typhlatya* en una cueva de la provincia de Castelló (España). Esta constituye la primera cita del género en la Península Ibérica. La especie es descrita y se discute sobre la validez, la distribución, y la zoogeografía del género, así como sobre el estatus del género *Spelaeocaris*. Se revisan anteriores modelos sobre la evolución del género y la serie, así como el sistema de clasificación interna de los atyídos y su significado biogeográfico. Respecto a la edad y evolución del género, desarrollamos un nuevo modelo basado en principios de vicariancia que considera la evolución posterior de cada especie después de la disrupción del rango ancestral. Esto permite aportar nuevas estimaciones respecto a la edad del género. De acuerdo con este modelo, otras propuestas, como dispersión reciente por el mar, deberían desestimarse para este género. Se comenta el desarrollo evolutivo de esta especie en base a la historia geológica de la zona y la distribución mundial del género, del grupo de géneros, y de la familia.

Abstract

On several occasions, shrimps belonging to a new species of the genus *Typhlatya* were collected in a cave in the province of Castelló, Spain. This is the first record of the genus in the Iberian Peninsula. The species is described and the validity, distribution, and zoogeography of the genus, as well as the status of the genus *Spelaeocaris*, are discussed. Former models for the evolution of the genus *Typhlatya* and its genus group are reviewed, as well as the system of inner classification of the Atyidae and its biogeographical meaning. For the age and evolution of the genus we developed a new model based on vicariance principles that involves further evolution of each species after the

disruption of the ancestral range. This allows new estimations for the age of the genus. Accordingly, we suppose that other proposals, such as recent dispersal through the sea, should be disregarded for this genus. The evolutionary development of this species is discussed in the context of the geological history of the area and the world distribution of the genus, the genus group, and the family.

Introducción

Entre 1993 y 1994 en diversas ocasiones fueron capturados camarones en una cueva cercana a Cabanes, (Castelló, España). Los especímenes pertenecen al género *Typhlatya* Creaser, 1936, con miembros conocidos en las Islas Galápagos, Isla Ascensión, Bermudas, y el área del Caribe (Méjico, Cuba, República Dominicana, Isla Mona, Barbuda, Puerto Rico, Islas Caicos, Bonaire y Curaçao) (cf. Holthuis, -1986; Banarescu, 1990; Stock, 1993). Hasta el momento, los miembros de este género no se habían encontrado en Eurasia.

Diversos estudios han tratado el origen y biogeografía del grupo de géneros, el género, o algunas de sus especies (Monod & Cals, 1970; Croizat et al., 1974; Monod, 1975; Rosen, 1976; Iliffe et al., 1983; Banarescu, 1990; Stock, 1993).

A pesar de los modelos coherentes de vicariancia sugeridos por varios de los autores citados más arriba, no se ha llegado a un consenso sobre la historia evolutiva del género. En otras palabras, ha sido propuesta una dispersión reciente a través del mar (Chace & Hobbs, 1969; Peck, 1974; Hart et al., 1985; Stock, 1986). La presencia en la Península Ibérica de un miembro del género nos hace reconsiderar las diferentes teorías y presentar nuestras ideas sobre la evolución tanto de esta nueva especie como del género en conjunto.

Parte sistemática

Typhlatya miravetensis

(Figs. 1- 4)

Material examinado.- Holotipo macho, 20.7mm, allotipo hembra, 18.5mm, y dos paratipo hembras, 11.9 y 13.3 mm (coll. No. ZMA De. 201475, a, b, c). Cueva "Ullal de la Rambla de Miravet" entre los pueblos de Cabanes y Orpesa, provincia de Castelló, este de España (coordenadas UTM: 30T YK 504447), 30 de Junio de 1993. Conductividad 615.2 μ mhos; cloruro 25 mg/l, pH 7.01; temp. del agua 24°C. Fauna acompañante: *Typhlocirolana* sp. (Isopoda: Flabellifera).

Otro material: misma localidad, 10 especímenes, Marzo 1994.

Descripción del holotipo. – Habitus ilustrado (Fig. 1a). Longitud 20.7 mm. Rostrum corto, sin sobrepasar el pedúnculo ocular y casi ausente. Ojos no pigmentados. El primer segmento peduncular de la anténula tan largo como el segundo y el tercero combinados, flagelos subiguales en longitud, entre la mitad y las dos terceras partes de la longitud del cuerpo (Fig. 1a, b), flagellum externo con los catorce segmentos proximales hinchados. Estilocerito delgado, sin sobrepasar el primer segmento peduncular. Escafocerito antenal (Fig. 1e) sobrepasando plenamente el pedúnculo; diente distal 35% más largo que el cuerpo. Flagelo externo con segmentación única y extremadamente reducido.

Mandíbulas con filas de pelos entre el molar y el incisivo (Figs. 1c, d). Palpo ausente. Pequeña proyección presente en la base del lóbulo superior del primer maxilar (Fig. 1f), margen interno con filas de sétulas cerca de la base de los dientes duros. Carena inferior del lóbulo inferior con largas setas de longitud variable. Palpo unisegmentado con tres pequeñas setas cerca del ápice. Estructura membranosa a mitad del segundo maxilar (Fig. 2b) cerca de la conexión entre el escafocerito y el palpo. Primer maxilípodo (Fig. 2a) con el lóbulo flagelar largo; lóbulo distal del exopodito reducido. Epipodito pequeño pero distinguible, en forma de pulgar. Segundo maxilípodo como en la ilustración (Fig. 2a). Flagellum del exopodito del tercer maxilípodo (Fig. 3a) con podobranquia y epipodito pequeño. Segmentación entre la base y el iskiun indistinta.

Exopoditos de los pereopodos decrecientes en longitud relativa desde el anterior al posterior

(Fig. 3b-e, 4a). Iskiun y merus separados en todos los pereopodos. iskiun siempre más corto que el merus. Exopodito del quinto pereopodo alcanzando más allá del iskiun (Fig. 4a). Epipoditos presentes en los pereopodos 1 a 4. Dactylus del quinto pereopodo distinguiblemente más largo que los pereopodos 3 y 4. Pereopodo 5 el más largo.

Primer pleopodo (Fig. 4b) con ramus interno corto; sin apéndice interno. Segundo pleopodo (Fig. 4e) con apéndice interno y apéndice masculino corto con nueve sétulas implantadas cerca del ápice. Pleopodos 3 (Fig. 4c) a 5 con rami subigual y apéndices internos. Uropodos (Fig. 4d) grandes y finos. Diaresis con espina corta en la esquina posterodistal y tres sétulas. Telson (Fig. 2d) con un par de espinas laterales y 13 espinas en el margen posterior, entremezcladas con dos pequeñas setae. Dos filas longitudinales de sétulas en la superficie dorsal.

Hembra: a excepción del segundo pleopodo, donde las hembras carecen del appendix masculina, no se encontró diformismo sexual.

Notas.- Esta especie encaja bien en la definición del género (ver Creaser, 1936; Monod & Cals, 1970; Hobbs et al., 1977) ausencia de espinas en el caparazón, el rostro nunca sobrepasa el pedúnculo antenular y carece de espinas, desde el primer al quinto pereopodo con exopoditos, del primero al cuarto pereopodos con epipoditos.

El diagnóstico específico se basa en una combinación de caracteres que la diferencia del resto de especies del género (ver abajo): rostro muy corto, ausencia de pigmento ocular, iskiun y merus de los pereopodos no fusionados, exopodito del quinto pereopodo bien desarrollado. Una clave de las especies de *typhlatya* se da en el apéndice.

Derivatio nominis. – El nombre específico, *miravetensis*, se refiere al nombre medieval "Tinença de Miravet", donde esta localizada la cueva.

Iskiun merus fusión.- En algunas especies de *Typhlatya*, aparece fusión del iskiun y el merus en los pereopodos (tabla I). En muchos grupos, como en los anfípodos, un carácter como este se considera de valor genérico. Esto implicaría que el género *Typhlatya* podría dividirse hasta en seis subgrupos. Sin embargo, puesto que otros

caracteres (rostro, pigmentación ocular, reducción del exopodito P5) no soportan tal división, consideramos el género *Typhlatya*, por el momento, como un taxón por desarrollar.

***Typhlatya pretneri* (Matjašic, 1956) nuevo rango.**

El género *Spelaeocaris* (*S. pretneri* Matjašic, 1956), el cual se localiza en Hercegovina (antigua Yugoslavia), se distingue de *Typhlatya* por la reducción de los exopoditos de los periopodos (Monod & Cals, 1970). No obstante, en su revisión de la “série Typhlatyenne”, estos autores no señalan que en *Typhlatya monae* Chace 1954 y *T. pearsei* Crease, 1936, los exopoditos de los pereopodos se reducen gradualmente desde P1 a P5. Otro carácter usado por Monod & Cals para mantener el género *Spelaeocaris* es el número de espinas distales en el telson. Desde su estudio, dos especies más han sido asignadas al género *Typhlatya*: *T. iliffei* Hart & Manning, 1981 y *T. miravetensis*. Estas dos portan diez o más espinas distales en el telson; así pues, estas especies de *Typhlatya* muestran un cierto solapamiento con el género *Spelaeocaris*.

Teniendo esto en cuenta, el estatus del género *Spelaeocaris* se hace dudoso. Reducciones convergentes de los exopoditos ocurren frecuentemente en los decápodos. A partir de un cuidadoso examen de las dos especies de *S. Pretneri* (proveniente de Kifinoselo, Hercegovina) en el Museo de Historia Natural de Leiden, decidimos considerar *Spelaeocaris* como sinónimo anterior de *Typhlatya*.

Descripción del área de estudio

(Figs. 5, 6 y Tablas II, IV)

En febrero de 1993, miembros del Grupo Espeleológico Oropesa del Mar (G.E.O.M.), perteneciente a la Federació Valenciana d'Espeleologia, capturaron dos camarones en la boca de la cueva, llamada por ellos “Ullal de la Rambla de Miravet”, cerca de Cabanes (Castelló, España). En Junio de 1993, el primer autor descendió a la cueva acompañado por Julio Perpinyà (miembro del G.E.O.M.), y se recogieron dos especímenes más. En febrero y marzo de 1994, se visitó de nuevo la cueva y varios camarones fueron capturados.

La boca de la cueva está situada S.S.E del pueblo de Cabanes, al este de España (ver Fig.5), junto a la carretera de Cabanes a Orpesa. La boca (140-160 m sobre el nivel del mar) está en el lecho de un arroyo estacional conocido como Rambla de Miravet o riu de Xinxilla. Ya que parte de la cavidad está permanentemente inundada, solo ha sido explorada parcialmente. En la Fig.6 se muestra un croquis aproximado de la cavidad. Antes de 1992 la entrada era una grieta estrecha por donde surtía el agua después de intensas precipitaciones. Miembros del G.E.O.M. removieron las piedras, pudiendo tener acceso al interior de la cavidad. El nivel del agua y el número de camarones capturados en cada visita se indican también en la figura 6. El nivel fue bastante variable. Algunos de los parámetros ambientales registrados durante el primer muestreo y datos geográficos se muestran en la Tabla II.

Aunque la cavidad está explorada solo parcialmente, la información disponible indica que no solo recoge las aguas infiltradas del suelo sino también por penetración directa del agua de superficie: (1) aunque el agua era bastante transparente, los sedimentos contenían materia orgánica, y no solo partículas finas, sino también semillas y fragmentos de hojas; (2) la respuesta a la lluvia es muy rápida; (3) sobre 2.5 km. hacia el nordeste (tierra adentro) hay una zona endorreica llamada Plà de Cabanes (altitud sobre 260 m), sin drenaje en superficie y con dos agujeros kársticos en el centro por donde desaparece el agua de lluvia (ver Fig.5). Hay una descripción más detallada del área en un boletín del “Espeleo Club Castelló” (1985). La cueva descrita en este artículo es, probablemente, una salida secundaria de este sistema hidrológico.

Carácter no anquihalino de la cavidad

El término anquihalino (ver Stock et al., 1986; Iliffe, 1992) se utiliza para bolsas de agua salada, frecuentemente con exposición restringida al aire libre, con influencias marinas y terrestres. Muchas especies de *Typhlatya* aparecen en dichos hábitats (ver Tabla III).

En Marzo de 1994, después de un periodo intenso de sequía, se registró el nivel más bajo desde el principio de las exploraciones. Entonces, la cueva fue muestreada de nuevo para intentar detectar influencias marinas. Para ello, solo se

analizaron los principales iones del agua. Los resultados del análisis aparecen en la Tabla IV. No se detectó conexión con el agua marina, ya fuese por túneles o por elementos químicos del agua.

La altitud habría hecho circular el agua hacia el mar en caso de haber una conexión; sin embargo, el agua estaba en reposo. Otra posibilidad es que una topografía compleja permitiese al agua quedarse en sifones. En el supuesto improbable de que hubiera una conexión marina, sería de poca importancia, temporal y sin influencia sobre el cuerpo principal de la cavidad, los movimientos de la fauna o sobre los cambios químicos del agua.

Además, la entrada de la cavidad es el único sitio en una amplia área que presenta el característico patrón de surgencia de agua abundante en periodos lluviosos y nada en periodos secos. Creemos que la cavidad que penetramos es la principal (y probablemente la única) salida a superficie de un sistema subterráneo de drenaje alimentado por un área endorreica superior. El lavado por agua de lluvia de esta zona parece suministrar la materia orgánica que soporta el ecosistema. De cualquier modo, la cavidad no se ajusta a la definición de hábitat anquihalino.

Geología, historia geológica, y paleogeografía

A parte de algunos sedimentos arrastrados por la corriente, la Rambla de Miravet esta constituida por materiales cretáceos. El Plà de Cabanes esta cubierto por una fina capa de depósitos cuaternarios continentales yacientes en concordancia con depósitos arcillosos más gruesos y antiguos del terciario. Esta depresión endorreica esta rodeada por montañas formadas por plegamiento y elevación de depósitos marinos. (IGME, 1973)

El conjunto del área representa una transición entre los sistemas Ibérico y Costero Catalán. Aunque estos sistemas tienen orientaciones distintas, fueron originados por la misma orogenia, la cual afectó a toda la esquina N.E. de la Península Ibérica. Se formaron durante el terciario temprano. Durante este periodo, movimientos tectónicos relacionados con la orogenia alpina aproximaron las placas Ibérica, del Ebro y Europea, originando las cadenas montañosas Ibérica y Costero Catalana (Capote,

1983; Capote & Carbó, 1983, Santanach, 1983; Martínez López, 1989). Estas cordilleras habían sido básicamente zonas de ambiente marino y lacustre, poco profundas más que batiales, donde se dieron importantes procesos sedimentarios durante el Mesozoico (Rincón et al., 1983; Canerot, 1991). En el terciario más temprano, estos sedimentos se elevaron con relativamente poco plegamiento. Durante el resto del Paleógeno, esta esquina de la Península Ibérica se presentaba como un área elevada con escaso drenaje al mar. Como en la actualidad, en las áreas costeras prevalecían probablemente condiciones de aguas poco profundas (marismas, mares poco profundos).

La tectónica neógena afectó a todo el sistema Ibérico y a la Cordillera Catalana, siendo especialmente intensa en esta zona. En este periodo, compresiones y distensiones tectónicas de dirección E.S.E – N.N.W. condujeron a un nuevo alzamiento de las rocas Mesozoicas. Estas forman ahora series de montañas paralelas a la costa (S.S.E.-N.N.E.), desde Cabanes en nuestra zona de estudio, hasta el área de Flix/Gandesa, unos 150 Km. al norte (Simón Gómez, 1983; Anadón 1992). Entre estas montañas y las zonas interiores quedaron atrapados distintas series de pantanos o marismas. Los sedimentos del neógeno son de carácter limoso. En el Cuaternario, durante un periodo de regresión marina en combinación con condiciones ambientales más secas, la mayor parte de estos pantanos se vaciaron, algunos al mar, mientras que otros por trasvases transversales a ríos (como al Ebro), o bien se desecaron por evaporación.

El Plà de Cabanes es una zona llana rodeada por un área de compleja topografía (ver Fig.5). La zona no es atravesada por ningún río, siendo difícil el drenaje superficial. Puesto que el substrato sobre el que se asientan los sedimentos terciarios y cuaternarios esta constituido por roca caliza, es muy probable que el drenaje de esta zona empezó a través de un complejo kárstico que dirigía el agua a la boca de la cueva que exploramos.

Distribución

Hasta el momento, la familia atyidae, a la cual pertenece *Typhlatya*, estaba representada por solo dos miembros en aguas dulces de la Península Ibérica: *Atyaephyra desmaresti* (Millet, 1831) y

Dugastella valentina (Ferrer Galdiano, 1924). Ambas son especies epígeas de aguas dulces. La primera esta distribuida por la mayor parte de las cuencas de la Península Ibérica, tanto las atlánticas como las mediterráneas. *D. valentina* es un endemismo del este de la Península Ibérica, presente en una estrecha banda costera del Golfo de Valencia (Sanz & Gómez, 1984).

El género *Typhlatya* se ha detectado en las Islas Galápagos, Méjico (Yucatán), región del Caribe, Bermudas e Isla Ascensión. El grupo de géneros o “serie typhlatyenne” como fue definida por Monod & Cals (1970), se compone de los géneros *Antecaridina*, *Typhlatya*, el anterior *Spelaeocaris*, *Typhlopatsa* y *Stygiocaris*, y posee una distribución Tetiana disjunta: *Typhlatya* y *Spelaeocaris* en la parte occidental (región mediterránea, área del Caribe y Galápagos), mientras que *Antecaridina*, *Typhlopatsa* y *Stygiocaris* aparecen en el área Indo-Pacífica (ver Monod, 1975; Holthuis, 1986; Banarescu, 1990).

Por el momento, la nueva especie solo se ha encontrado en esta única cueva.

Discusión

Los miembros del género *Typhlatya* se han encontrado desde en aguas marinas (*T. rogersi* Chace & Manning, 1972) hasta completamente dulces (*T. miravetensis*, *T. garciai* Chace, 1942, *T. pearsei*), pero por regla general, aparecen cerca del mar. Aunque presenta habilidad osmótica para adaptarse al agua dulce, las especies de *Typhlatya* no parecen poder penetrar muy tierra adentro. A primera vista, el patrón de distribución parece asociado a los actuales mares y líneas de costa.

Existe una gran confusión y controversia sobre la biogeografía del género *Typhlatya*. Este ha sido ampliamente utilizado para la elaboración de teorías y modelos biogeográficos: modelo de vicariancia de Rosen para la biogeografía del Caribe (Rosen, 1976) y la refutación de Stock (Stock, 1986), un modelo para explicar la colonización de las cuevas anquihalinas en las islas atlánticas (Hart et al., 1985), y una aproximación alternativa de Stock (1993).

Pensamos que parte de la confusión es consecuencia de asumir que la evolución de *Typhlatya* siguió el mismo camino que otros géneros. Por ejemplo en el modelo de Rosen *Typhlatya* sigue la misma ruta evolutiva (aunque no exactamente la misma) que otros atyídos (*Atya*)

e incluso palaemónidos (*Macrobrachium*). Stock (1986) rechaza el uso de estos decápodos en base a características fisiológicas como, por ejemplo, la habilidad para la dispersión marina (ver más abajo). Pero señala que *Typhlatya* parece ajustarse mejor al modelo de Rosen, a excepción del hecho de que se conoce una especie en la Isla Ascensión.

Todos los *Atyidae* actuales son especies de agua dulce, aunque algunas de ellas presentan una elevada tolerancia a la salinidad. Hunte (1976a, b) documentó el desarrollo larvario completo de los atyídos *Mycratya poeyi* (Guérin Méneville, 1856) y *Atya innocous* (Herbst, 1792) criados en laboratorio.

Encontró un desarrollo larvario óptimo a salinidades de 32 y 30‰ respectivamente. En base a estos resultados de laboratorio, sugirió estados marinos en la evolución de estas especies y, quizás, de otros *Atyidae*. Desarrollos larvarios en estuarios han sido propuestos para *Atyoida estriolata* (McCulloch & Meneill, 1923)(cf. Smith & Williams, 1982). Por otra parte, la distribución de géneros próximos a *Atya* que han alcanzado islas remotas en el Pacífico, ciertamente no hacen pensar en efectos de vicariancia de antiguas distribuciones marinas (Ver Chace, 1983, para la distribución en el Indo-Pacífico).

Aun si todas las especies actuales de la familia *Atyidae* fuesen de agua dulce, el desarrollo evolutivo de la eurihalinidad, el resultado biogeográfico y la edad de cada género no necesariamente han de ser los mismos. Banarescu (1973) fue el primero en señalar que (parte de) la familia *Atyidae* evoluciono mucho antes a una vida dulceacuícola que otros grupos como los palamónidos. Al menos algunas de las especies de atyídos son bastante tolerantes a la sal y “la dispersión de algunas de ellas (p.e., las circumtropicales y aquellas que alcanzan islas remotas del Pacífico) ocurrió probablemente en tiempos recientes” (Banarescu, op.cit: 19). En caso contrario “debe ser asumido un origen y edad Tetiana” para *Spelaeocaris*, *Dugastella*, *Trolocris* y *Palaemonias*, y quizás también para *Parisia* (:19).

En nuestra opinión, una breve revisión de la clasificación de los atyídos arrojaría alguna luz a esta aparente controversia.

Clasificación de Atyidae : el concepto de “serie” y su significado biogeográfico

La principal revisión concerniente a la familia atyidae es de Bouvier (1925). Este autor clasificó los géneros conocidos en su tiempo en dos clases de “formes”: “forme acanthéphyroïde”, con *Xiphocaris* como único género, y “formes atyiennes typiques”. Dividió estas en tres “séries”: “paratyienne”, “cardellienne” y “caridienne”. A estas formas y series les dio un significado evolutivo. La “forme acanthéphyroïde” (V.g. *Xiphocaris*) podría representar la forma más primitiva, la más próxima al atyído ancestral. Entre las formas típicas de atyanidos, las series de *Caridella* y *Caridinia* podrían ser más evolucionadas y modernas, mientras que la serie *Paratya* representaría un estadio intermedio. Entre las familias recientes del suborden Caridea situó a los parientes más próximos de la familia Atyidae dentro de la familia “des Acanthéphyrés”, conocidos hoy en día como Oplophoridae. En realidad, Oplophoridae y Atyidae, junto con Nematocarcinidae, han sido agrupadas frecuentemente en la misma superfamilia, denominada Atyoidea (Bowman & Abele, 1982) o Oplophoroidea (Schram, 1986). No obstante, Chace (1992) situó estas tres familias en diferentes superfamilias. También separó *Xiphocaris* (el único representante de la “forme acanthéphyroïde” en la clasificación de Bouvier) de los Atyidae, y la elevó a una nueva familia, Xiphocarididae, la cual incluyó en la superfamilia Nematocarcinoidea.

Desde la publicación del trabajo de Bouvier hasta 1970, han sido descritos nuevos géneros de atyídos: *Caridines* Calman, 1926, *Antecaridina* Edmonson, 1954 (= *Mesocaris* Edmonson, 1935), *Typhlatya* Creaser, 1936, *Parisia* Holthuis, 1956, *Typhlopatsa* Holthuis, 1956, *Spelaecaris* Matjašić, 1956, *Potimirin* Holthuis, 1957 y *Stygiocaris* Holthuis, 1960. Algunos de estos géneros fueron difíciles de situar en el esquema de Bouvier. *Typhlatya* fue puesta en la serie “caridinienne” por Creaser (1936). Holthuis (1956:98) expuso que si se sigue estrictamente la clave de Bouvier, *Typhlatya*, *Antecaridina* y *Typhlopatsa* deberían situarse en la serie “caridinienne”, pero están más próximos a los géneros de la “série paratyienne” de Bouvier. Posteriormente, Holthuis (1965) prestó atención a la homogeneidad de estos géneros y su peculiar localización en la clasificación de Bouvier, y propuso la idea de una serie separada. Monod & Cals (1970) basaron su “série Typhlatyienne”, compuesta por *Typhlatya*, *Spelaecaris*, *Antecaridina*, *Typhlopatsa*, y *Stygiocaris* en esta

idea. Estos autores ofrecieron una revisión extensa de los rasgos morfológicos de estos géneros, dejando claro su coherencia y su proximidad a la serie *Paratya*, en lugar de a las series *Caridina* o *Caridiella*. Aunque sugirieron que la morfología y la distribución de la serie hace pensar en un origen antiguo, para *Typhlatya galapensis* autoc. Monod & Cals (1970) propusieron una dispersión reciente (Mioceno o Plioceno) por mar desde América Central.

Posteriormente, Monod (1975) dio un significado biogeográfico a esta serie recientemente constituida. Concluyó que la morfología y patrones de distribución surgieron a partir de un origen antiguo común a los miembros de la serie asociado a la paleogeografía triásica, refutando su trabajo anterior al incluir a *Typhlatya galapagensis* en este esquema.

Banarescu (1990) revisó el concepto de serie, estableciendo distribuciones biogeográficas diferentes para cada una de las cuatro series. Asumió un origen tropical para toda la familia, relacionando la distribución de cada serie a la posición de la zona tropical y a la distribución de los mares y masas de tierra durante el periodo en el cual los ancestros de cada serie abandonaron el mar. Por ejemplo, la serie *Atya/Caridina* (“série caridienne” en la clasificación de Bouvier) es de distribución pantropical y más o menos se corresponde con la actual distribución de la zona tropical (op.cit:511). Asumió que esta serie no abandonó el mar hasta al menos el Plioceno o Pleistoceno (:250). En el caso de la serie *Typhlatya* (la “série Typhlatyienne” de Monod & Cals 1970) las cosas serían diferentes: la serie completa tendría una “distribución disjunta con origen en el mar de Tetis” (:238).

Siguiendo a Banarescu (1990), las series *Paratya* y *Typhlatya* se habrían originado ambas desde linajes marinos antiguos. Puesto que estos linajes se formaron en poblaciones de mares poco profundos la separación de las masas terrestres característica del Mesozoico, hizo que los camarones “se quedaran fijados a la tierra cuando esta ascendió, mientras que los que se mantuvieron de vida marina se extinguieron posteriormente” (:250). Para el caso de *Typhlatya*, declaró: de un modo similar, la distribución disjunta de *Typhlatya* (Antillas, Yucatán, Galápagos y Isla Ascensión) se podría explicar por la colonización de cuevas salobres y dulces por representantes de el mismo linaje marino que habitó en aguas poco profundas, y no por contacto

directo con el continente o deriva de Galápagos y de Isla Ascensión desde la zona del Caribe” (:250). Cabe tener en cuenta que estas supuestas habilidades de dispersión conciernen a las especies de este “linaje marino”; V.g.. Los ancestros de las actuales especies, y no las especies (cavernícolas) actuales mismas.

Esquema de la familia

Conocemos relativamente poco sobre el origen y la biogeografía de *Atydae*, a excepción de que el desarrollo evolutivo de cada una de las series parece ser diferente (Banarescu, 1973, 1990).

Los *Atydae* actuales se distribuyen prácticamente solo por aguas dulces de zonas tropicales, y en menor medida por las de zonas templadas. Se cree que sus ancestros marinos están emparentados con la familia Oplophoridae (Bouvier, 1925), un grupo de camarones batiales. Los primitivos *Atydae* marinos surgieron en hábitats bentónicos costeros a lo largo de mares templados. A partir de aquí habrían dado lugar a los actuales linajes de *Atydae* dulceacuícolas.

Por el contrario, los actuales Palaemonidae tienen tantos representantes marinos como (*Palaemon*, *Pontonia*) como de agua dulce y salobre (*Macbrachium*, *Palaemonetes*). Según Banarescu (1990: 249-251) la distribución de la mayoría de los linajes dulceacuícolas de esta familia se corresponde con la distribución actual de los mares y tierras. Lo que es más, los palaemónidos de agua dulce están frecuentemente asociados a zonas costeras, mientras que los camarones atyídos suelen localizarse en las zonas ribereñas y tierra adentro.

Queda sin resolver la cuestión de en que momento tuvo lugar esta adaptación de los atyídos a la vida en aguas dulces y en que medida fue sincrónica para todas las series. Como ya hemos comentado arriba, la situación parece estar lejos de ser coherente y carecemos de un modelo válido para toda la familia. Si se acepta el desarrollo evolutivo de los palaemónidos como modelo para explicar el pasado de los atyídos, parece claro que los procesos evolutivos no fueron sincrónicos: entre los palaemónidos existen algunas especies que son totalmente dulceacuícolas, mientras que otros grupos tienen especies marinas, costeras o intermedias (salobres, estuarinas).

En resumen, los modelos de distribución de cada linaje de agua dulce dependerían de: (1) la

posición de las líneas costeras en el momento que iniciaron su adaptación a las aguas dulces; (2) la distribución marina de sus ancestros; (3) la duración del periodo de transición.

Llegado a este punto y respecto a la dificultad de explicar la distribución geográfica de animales como *Atydae*, o al menos sus series más antiguas, deberíamos pensar antes en una dispersión costera, teniendo en cuenta la disposición de las costas antiguas, que en otra dispersión pelágica marina, que resultaría bastante improbable al menos a grandes distancias (dispersión transoceánica) y/o para linajes adaptados a las aguas dulces por un largo período de tiempo.

Evaluación de propuestas previas concernientes a la evolución del género

Croizat, Nelson y Rosen (1974), utilizaron la distribución de *Typhlatya* como paradigmática en su “modelo de vicariancia”, V.g. como patrón de especiación que surge de la fragmentación de una distribución continua ancestral. Rosen (1976) estudiando las denominadas “rutas” para el área del Caribe, estableció cuatro clases de “rutas transoceánicas generalizadas”, entre las cuales la ruta de *Typhlatya* sería la más antigua. Esta podría haberse derivado a partir de una distribución marina antigua del Mesozoico tardío (ver Rosen, 1976: Fig. 5e, 6f). Llegó a esta conclusión ya que la ruta de *Typhlatya* era tanto anfi-americana (Galapagos-Caribe) como anfi-atlántica (Caribe-Africa Occidental).

Nuestro descubrimiento del género en la región mediterránea reafirma estas conclusiones, pero como se discute mas abajo, situamos su origen antes del Cretácico tardío. Al mismo tiempo, pensamos que solo ahora, después del descubrimiento del género en Europa, es posible asignar este tipo de ruta a *Typhlatya*. Rosen desarrollo sus ideas en base a la presencia de *T. rogersi*, refiriéndose a Isla Ascensión donde esta presente el género. Esta isla esta situada al oeste de la Dorsal Atlántica, y probablemente más relacionada a América que a Africa desde el punto de vista tectónico. Otros autores también apoyan modelos de vicariancia pero basados en la morfología y los patrones de distribución de la serie completa (Monod & Cals, 1970; Monod, 1975, Banarescu, 1970)

Todos estos modelos corresponderían a un ancestro marino que habitaba aguas poco profundas en el Mesozoico. La posterior

disrupción de su área de distribución podría haber producido el aislamiento de las poblaciones debido a su baja capacidad dispersiva. Esas razas podrían haber originado las especies cavernícolas actuales, así como formas de superficie las cuales se habrían extinguido; como se discute mas abajo, nuestro hallazgo se ajusta a esta línea argumental.

La presencia de *Typhlatya* en islas atlánticas, especialmente en islas jóvenes como en Isla Ascensión, llevó a algunos autores a distintas aproximaciones. Algunos basaron sus ideas en la dispersión, otros en la existencia de poblaciones ancestrales como “linajes marinos”; Chance & Hobbs (1969) y Peck (1974) señalan que en el caso de las Antillas, la especie se dispersó desde América Central en épocas recientes. Para explicar la presencia de *Typhlatya* en Isla Ascensión, Stock (1986) dio dos opciones: (1) Aunque la isla es joven, sería la reminiscencia de un archipiélago más antiguo; (2) el género tiene la capacidad de dispersión marina en estadio larval. Ya que la mayoría de especies de *Typhlatya* descritas hasta entonces, aunque no todas, se situaban en hábitats anquihalinos (conectados con el mar), apoyo la primera opción, sin descartar la primera. Chace y Manning (1972) refiriéndose a las especies de Ascensión, señalo que debido a la edad de la isla, *T. rogersi* debe ser un recién llegado a estas cuevas, el cual no se dispersó desde el continente, sino que se originó desde un “linaje marino “. No dieron indicaciones sobre la edad de este linaje antiguo, si era batial o pelágico, con o sin habilidades dispersivas y cual podría haber sido su distribución geográfica. Illife et al. (1983) a propósito de este problema y de la presencia de *T. illifei* en Las Bermudas, apunta que ambas especies podrían originarse desde un linaje marino asociado a la Dorsal Atlántica, donde habría persistido desde la “separación de las masas continentales de Africa y América”. No pensaron que este linaje era tan antiguo como el Tetis, a pesar de que enfatizaron que en estas cuevas aparecen especies relictas del Tetis como el camarón hipolítido *Somersiella sterrei* Hart & Manning (1981)

El modelo más dispersalista vino de Hart et al. (1985), quienes mientras revisaban la fauna de cuevas atlánticas, propusieron para la mayor parte de taxones una evolución dispersiva desde ancestros (muy antiguos), en su mayor parte de vida batial o pelágica. Incluyendo a *Typhlatya* en sus artículos, se pusieron en aprietos por ambigüedad: “sin embargo, es aun más difícil el

crear un escenario para su dispersión”(op.cit: 289). Como se discutirá más abajo, estamos convencidos de que no es el caso para *Typhlatya*.

El modelo promulgado por Stock (1993) parece ajustarse mejor a la situación de *Typhlatya*. Este autor presta atención al hecho de que “muchos stygobiontes tienen congéneres próximos en aguas marinas poco profundas”, y explica la presencia de varios taxones, incluyendo *Typhlatya*, en islas atlánticas: “las islas jóvenes deben de haber existido como bancos poco profundos o montañas submarinas en el periodo en el que el Atlántico comenzó a abrirse, y antes de la disgregación del Mar de Tetis.”(Stock, 1993: 807). Es importante fijarse en dos condiciones paleogeográficas argumentadas por este autor, ya que son importantes para establecer una estima de la edad del género: el Océano Atlántico se estaba abriendo y el Tetis no se había cerrado por completo. Nuestro hallazgo coincide con esto, al menos para *Typhlatya*. Además, este hecho traslada la ruta para *Typhlatya* desde la tercera ruta de Stock (anfi-atlantica / Pacífico Oriental) a una ruta más antigua (anfi-atlántica / Pacífico Oriental / Mediterráneo). Para un desarrollo mas detallado de estas ideas véase Stock (1994).

Troglobiosis

Existen diversos mecanismos y escenarios evolutivos que han servido para explicar la ocupación de hábitats subterráneos de aguas dulces. Para la fauna subterránea intersticial y habitante de grietas, los modelos existentes (Stock, 1980; Coineau & Boutin, 1992; Notenboom, 1991) suponen que los troglobites evolucionaron desde organismos marinos intersticiales (costeros) en áreas con cambios frecuentes de la línea costera. En cualquier caso, los animales nadadores de agua dulce cavernícolas, pueden no haber evolucionado directamente de sus ancestros marinos, sino de animales que vivían en aguas dulces superficiales.

Para los animales procedentes de hábitats anquihalinos antiguos, cabe una explicación diferente. Puede que el ambiente anquihalino perdiera toda conexión con las aguas marinas, por ejemplo por cambios en el nivel del mar. Si llega agua dulce, esta será el nuevo factor organizador del sistema. En este caso, no sería una evolución de la población en superficie hacia una especie de vida subterránea sino la cueva misma que cambio

de unas condiciones marinas a otras de aguas dulces. Como consecuencia, las poblaciones o rompen sus barreras osmóticas o desaparecen. Puesto que los verdaderos hábitats anquihalinos suelen tener salinidades muy variables (en función de las mareas, aportes de agua dulce, etc.), estas hipotéticas poblaciones habrían estado preadaptadas al cambio (Hutchinson, 1960; Peck, 1974).

Un modelo de la evolución del género

Ahora intentaremos ofrecer un modelo de la evolución del género integrando las ideas de los autores citados en secciones previas. Basamos el modelo en la paleogeografía y paleoceanografía del Tetis, en la ecología de las especies actuales y en el descubrimiento de un nuevo miembro del género en Europa, todo en el marco conceptual de la “serie”.

El hallazgo del género en Europa (según Monod, Banarescu y Stock) es una pista importante para asociar el origen del género *Typhlatya* al mar de Tetis. El ancestro fue probablemente un camarón costero que habitaba en mares de bajas latitudes, como el Mediterráneo, el Atlántico Central, El Golfo de Méjico y el Pacífico Oriental (la parte más occidental del Mar de Tetis). Estos mares cubrirían una área mucho menor durante el Mesozoico que en la actualidad. Los únicos descendientes vivos actualmente de esta especie se encuentran en cuevas. Monod (1975) relacionó la actual área de distribución de *Typhlatya* con la paleogeografía triásica. Las reconstrucciones paleogeográficas que hemos consultado no apoyan esta idea. Hace falta un examen detallado de la paleogeografía del Tetis si queremos determinar el momento en que se fragmentó el área de distribución continua de la especie ancestral.

A principios del Triásico, cuando el supercontinente Pangea comenzó a fragmentarse, la parte occidental del mar de Tetis se corresponde aproximadamente al actual Mediterráneo Oriental (Stampfli et al., 1991). La fragmentación progresiva del Pangea alcanzó a la Península Ibérica durante el Triásico medio.

En el Jurásico temprano se estaba desarrollando un sistema tipo ‘Rift Valley’ en el centro del Atlántico Norte (Jansa, 1991). Como resultado, en el Pliesbaquiano (hace 194-200 m.a.) se abrió un estrecho a través de América, contactando el Tetis

con el Pacífico Oriental (Riccardi, 1991). Desde este momento y durante el resto del Jurásico, el Atlántico Central continuó ensanchándose, produciendo un cambio de la circulación del agua, pasándose de un ambiente estuarino a un canal de circulación abierta (Jansa, 1991). La Península Ibérica estaba situada a mitad de este paso, rodeada por un canal al norte (Iberia-Europa = Mar de Vizcaya), y otro al sur (Iberia-Africa = Mar del Rift) (ver San Roman & Aurell, 1992; Schwentke & Khunt, 1992; Reicherter et al., 1994).

En el Cretácico temprano, la conexión Caribe-Atlántico Central entre el Tetis mediterráneo y el Pacífico Oriental estaba completamente abierta, y había otra conexión con el Artico a través del recientemente abierto Atlántico Norte (Scotese, 1991). Como consecuencia, siguiendo a Winterer (1991: 261): “El sistema circumglobal de corrientes ecuatoriales fluyente hacia el Oeste que se estableció en el Jurásico tardío, estaba ahora menos restringido a través del Mediterráneo, Atlántico Central y Caribe, y la más típica de todas las faunas del Tetis, los rudistas, se diseminaron ampliamente por todo el globo, desde los 30° N. Hasta los 30° S.”. También en el Cretácico temprano, el Atlántico Sur comenzó su fase de formación del Rift, de sur a norte. Este canal no se abriría hasta el Albiense-Cenomaniano (hace 90 m.a.) (Riccardi, 1991; Scotese, 1991). Más tarde, en el Turoniense, fueron posibles intercambios de fauna entre el sistema abierto del Pacífico Sur y el sistema Mediterráneo-Caribe-Pacífico Oriental, tanto por el establecimiento de un sistema de corrientes por todo el Atlántico, como por el Estrecho Sahariano. La paleogeografía del Cretácico tardío (desde el Santoniano al Maastrichtiano, hace 87-65 m.a.), marca el acmé del Océano (global) Tetiano. A partir de este momento, la tendencia es hacia la constricción a bajas latitudes (Winterer, 1991).

Creemos que el máximo desarrollo del área ancestral de distribución de *Typhlatya* debería situarse en algún punto entre el Turoniano (cuando se abrió el Atlántico Sur) y el Maastrichtiano tardío/Cenozoico temprano (final del Tetis global). Es muy probable que estos ancestros existieran antes de este periodo (distribuyéndose por el Mediterráneo-Caribe-Pacífico Oriental), y es entonces cuando alcanzaron su máxima expansión, colonizando también las aguas poco profundas del Atlántico

Sur. Un desarrollo considerable del género antes de este periodo es poco probable: hay dos géneros de la serie en el Tetis Occidental (*Typhlatya* y el anterior *Spaleocaris*) y tres más en el Tetis Oriental (*Antecaridina*, *Typhlopatsa* y *Stygiocaris*).

No creemos que el género *Typhlatya* pudiera haber evolucionado con posterioridad a este período. En ese caso, deberíamos enfrentarnos a nuevas complicaciones: los mares mencionados estaban separados por profundas cuencas Oceánicas con circulación restringida entre ellas. El hallazgo de un miembro de este género en la parte oriental de la Península Ibérica, aislada durante este periodo de las corrientes globales del Tetis, hace que esta opción sea muy improbable. Para superar esta dificultad, deberíamos postular un camarón atyído pelágico o batial con grandes habilidades de dispersión que hubiese dado lugar al actual *Typhlatya*. Como ya hemos discutido, la suposición de ancestros pelágicos o batiales para cualquier miembro de la familia (y más aun de la serie) es muy improbable.

Problemas adicionales de la suposición de una evolución relativamente reciente desde un atyído marino serían: (1) debería existir una morfología mucho más similar entre dos especies geográficamente próximas. (2) Aun con ciertas excepciones, como con *Munidopsis polymorpha* Koelbel, 1982, hay relativamente pocos animales anquihalinos relacionados con taxones batiales o pelágicos (Iliffe, 1992; Stock, 1993, 1994); (3) La dispersión a través de fondos marinos solo es posible para especies adaptadas al frío, y *Typhlatya* es tropical o templado, como la mayoría de los Atyidae.

No nos debería sorprender este origen tan remoto, ya que sabemos que las cuevas anquihalinas son ricas en fauna "antigua" (Iliffe, 1992; Iliffe et al., 1984; Stock, 1994). Por otro lado, la fauna de la Península Ibérica es rica tanto en taxones indudablemente tetianos o que poseen rutas anfi-atlántico-mediterráneas, p.: Atyidae de la serie *Paratya*, Stenasellidae, Cirolanidae (Isopoda), Bogidiellae, Hadziidae, Ingolfiellidae (Amphipoda), Parabathynellidae (Bathynellacea), y peces cyprinodontiformes (para una revisión ver Banarescu, 1991).

Suponemos que la disgregación del área de distribución del ancestro en diversas áreas aisladas (tanto por la tectónica de placas como por el cambio de sistemas de corrientes globales), ocurrió más o menos simultáneamente. Esto no

significa que un posterior desarrollo evolutivo de cada una de las poblaciones fuera simultáneo o del mismo tipo. Una vez se aisló en poblaciones costeras, separadas por anchos mares, cada una de las poblaciones locales podría haber evolucionado de manera diferente en función de: (1) factores físicos y geológicos: presencia de cuevas (de caliza o de lava) cerca de la costa, presencia de bolsas de agua dulce o salobre, profundidad y morfología de las costas, presencia de tierra emergida (en el caso de bancos poco profundos), etc.; (2) factores bióticos: presencia de competidores en el mar, presencia de competidores en aguas dulces cercanas a la costa, disponibilidad alimentaria en las cuevas, etc.

En la Fig. 7 mostramos una representación esquemática de nuestra propuesta para la evolución del género. Una especie marina podría haberse extendido por la línea de costa oriental del Mar de Tetis hacia el final del Cretácico. Esta especie representa el ancestro más próximo que comparte la especie actual. La apertura total del Océano Atlántico y el final de las corrientes globales del Tetis dividieron su área de distribución en al menos tres poblaciones. Las poblaciones de Europa y América Central quedaron en las costas, mientras que las poblaciones de la Dorsal Atlántica permanecieron en bancos poco profundos. Al igual que diversos autores (Iliffe et al., 1983; Banarescu, 1990; Stock, 1990), creemos que estos bancos marinos poco profundos podrían haber existido desde este período y posteriormente se hundieron. Winterer (1991) hizo una revisión de la evolución de guyots, arrecifes y montes submarinos de la cresta oceánica del Pacífico. Concluyó que muchos de estos montes submarinos eran tan viejos como del Barremiense (Cretácico temprano). Durante el Cretácico tardío "hubo un episodio importante de desarrollo de arrecifes y depósitos de carbonatos alrededor y sobre los montes marinos subsidiarios". Mas aun, durante el Eoceno estos montes submarinos cretácicos "fueron rejuveneciéndose y ascendieron por un renovado vulcanismo" (Winterer, 1991: 264)

Para las especies europeas, el periodo de existencia costera debe haber sido corto, o de lo contrario esperaríamos encontrar en esta área mas especies de *Typhlatya* actuales. Estas poblaciones desaparecieron rápidamente por razones desconocidas (clima frío, competencia...). Solo permanecieron las especies que evolucionaron rápidamente hacia ambientes cavernarios. En

América Central, el stock marino fue nuevamente dividido por la tectónica de placas en tres poblaciones principales: América Central continental, proto-Antillas y las Islas Galápagos (para una revisión de la historia geológica del área ver Rosen, 1976). Después de dar lugar a las actuales *Typhlatya* del área, estas poblaciones rápidamente desaparecieron. En algunos casos, especialmente en las especies continentales, pudiera ser que estas especies pasaran una fase de agua dulce. Las poblaciones que permanecieron marinas por un largo período de tiempo, fueron las asociadas a la Dorsal Atlántica. Estas alcanzaron las cuevas tras la emergencia de las islas en períodos relativamente recientes. Esto explicaría porque *T. rogersi* (Ascensión) y *T. iliffei* (Bermudas) todavía retienen pigmentación ocular y se hallan entre las especies más hialinas (ver Tablas I y III).

En la Fig. 8 se muestra un esquema de la evolución de las especies del género. Según este modelo, habrían existido dos rutas evolutivas hacia una vida cavernaria: (1) en cuevas anquihalinas o paleoanquihalinas directamente desde el mar; (2) evolucionando primero a aguas salobres, luego a dulces y finalmente a cuevas, como sería el caso de *T. Miravetensis* en nuestro escenario (ver abajo). Cabe señalar, que en el momento en que una especie evoluciona hacia un ambiente cavernario, se produce un aislamiento genético del resto de las poblaciones. Muchos géneros actuales no ocupan hábitats anquihalinos. No tenemos evidencia que lo pruebe, pero aun para especies anquihalinas verdaderas es difícil pensar en mecanismos de dispersión de una cueva a otra porque: (a) en la mayoría de los casos las cuevas están separadas por largas distancias y brazos marinos profundos (y estamos tratando con animales adaptados a aguas cálidas y poco profundas); (b) sería necesario progenies numerosas; (c) existen “parejas” de distintas especies que habitan localidades geográficamente cercanas (p. *T. garciai* y *T. consobrina* Botosaneanu & Holthuis, 1970). Aun así, debemos tener en cuenta como hipótesis una dispersión postespeciación para cuevas muy cercanas.

En nuestro modelo permitimos explicaciones dispersalistas solo en los pasos evolutivos previos a la troglobiosis. Los Ancestros cretácicos pudieron dispersarse, y probablemente se extendieron desde su área anterior Caribeño-Centro Atlántico-Mediterráneo hacia el recientemente abierto Atlántico Sur. Pero cuanto

más se separaban las distintas áreas, mas locales se hacían las corrientes, y las especies evolucionaron hacia formas salobres, dulces o cavernícolas, haciéndose imposible la dispersión transoceánica. Dentro de cada una de las tres áreas (ver Fig. 7), la dispersión a pequeña escala sería factible, por ejemplo entre islas de las Antillas. Pero nos referimos aquí a poblaciones marinas, salobres o incluso dulceacuícolas ancestrales en estadios evolutivos donde el comportamiento halino podría haber permitido dispersiones de corta distancia, como parece haber sucedido en tiempos recientes entre las especies del género *Atya*.

Patrones morfológicos

Algunos caracteres morfológicos de las especies actuales del género se muestran en la Tabla I. Aún sin haber listado demasiadas características, la ausencia de cualquier patrón puede ser fácilmente reconocida. Geográficamente, especies distantes frecuentemente muestran mayores similitudes que especies de la misma área. En este caso no hay patrones asociados a hábitats.

Quizás el modelo propuesto podría ofrecer una explicación sobre la ausencia de patrones. Una razón para explicar esto podría ser que el aislamiento parece haber tenido lugar pronto, no sólo entre los tres linajes principales, sino también pronto dentro de cada linaje. La otra razón podría ser que, con posterioridad a la división, los ancestros intermedios de cada especie actual podrían haber sido afectados por presiones selectivas bastante diferentes, dependiendo de cuánto tiempo pasaban en el mar, qué eventos les condujeron a la troglobiosis, etc. Como resultado, algunas especies han mantenido estados con caracteres plesiomórficos, mientras otras se hacían apomorfias (fusión del iskiun y merus, reducción del rostro, reducción del quinto pereopodo, pérdida de pigmento ocular, etc.).

Para aclarar estos patrones y catálogos, sería necesario usar tantos caracteres como sean posibles, cada evento evolutivo particular y un análisis cladístico detallado.

Escenario evolutivo para T. miravetensis.

Las ideas expuestas anteriormente son muy importantes como antecedentes para poder situar

la evolución de esta nueva especie en el espacio y el tiempo. Nuestro modelo se basa en la evolución paleogeográfica del área, y en el hecho de que los ancestros de *T.miravetensis* estaban aislados desde el Cretácico tardío y posteriormente. Estos ancestros podrían haberse extendido por las aguas poco profundas que ocupaban las actuales cordilleras Ibérica y Costero-Catalana. La orogenia Alpina elevó los sedimentos de esas aguas y dió lugar al nacimiento de las citadas cordilleras. La línea de costa se desplazó hacia la posición actual. A partir de este punto tenemos dos opciones: (1) algunas poblaciones quedaron atrapadas en áreas pantanosas o zonas fluviales bajas en el interior de las cordilleras o entre ellas y el mar (situación en la que se encontraba el Plà de Cabanes durante el Paleógeno); (2) Los ancestros de *T.miravetensis* siguieron al mar en su retroceso y ocuparon la costa mediterránea.

La tectónica Neogénica produjo la elevación de las zonas circundantes haciendo dificultoso el drenaje. La marisma comenzó a abrir un sistema kárstico en las rocas calizas subyacentes a los depósitos de limos. Esto condujo a un lento drenaje de la marisma. Bolsas de agua permanentes se desarrollaron en el sistema de cuevas resultante. Si la marisma siguió habitada por camarones (primera opción), la población evolucionó hacia una especie cavernícola en este ambiente más estable. Aún si el tiempo del proceso de karstificación fuera corto (Ginés & Ginés, 1992), podría haber sido lo suficientemente lento para que los camarones evolucionaran hacia la ocupación de hábitats cavernícolas.

Es posible que tras la Orogénesis Alpina el pantano no mantuviera camarones y la colonización del sistema de cavernas (una vez abierto en el neógeno) tuvo lugar desde la costa mediterránea, como en otras poblaciones de *Typhlatya* de cuevas calcáreas o tubos de lava conectados al mar en otras partes del mundo. La evolución geológica podría ser la misma que en la otra opción. La única diferencia podría recaer en el hecho de que el drenaje subterráneo no dirigiese el agua a una zona inferior, sino directamente al mar, dando lugar a un hábitat anquihalino del tipo “cueva calcárea”. Una regresión marina posterior (quizás consecuencia de tectónicas neógenas también) podría haber aislado la boca de la cueva del mar. El agua proveniente de la superficie aseguraría la provisión de agua y, en consecuencia, de los camarones.

Ambas opciones son coherentes con los datos

geológicos. Hay solo una pequeña diferencia: la existencia de una conexión pretérita del sistema subterráneo con el mar. Aunque sobre esto, carecemos de la información ecológica necesaria.

Agradecimientos

Los autores están profundamente en deuda con Julio Perpinyà, no sólo por suministrarnos los dos primeros camarones, sino también por su ayuda para obtener el permiso de la Federació Valenciana d'Espeleologia para entrar en la cueva. Su información sobre la topografía de la cueva, incluyendo el mapa, y su colaboración activa en el muestreo fueron de gran ayuda. Damos las gracias a Francesc Mezquita (Unitat d'Ecologia, Universitat de València) por su valiosísima asistencia en el muestreo. Queremos agradecer a los Profesores Frederic Schram y Jan H. Stock por su revisión constructiva de una versión preliminar de este manuscrito y al Dr. C.H.J.M. Fransen of the National Natuurhistorich Museum, Leiden por suministrarnos el material referente a *Spelaecaris*. El trabajo de campo ha sido financiado por el proyecto AMB-0430 del C.I.C.Y.T. El primer autor recibió una beca predoctoral de la Conselleria d'Educació i Ciència de la Generalitat Valenciana.

- Anadón, P., 1992. Les fosses i depressions neògenes, sector meridional. In: J. Guimerà (coord. ed.), *Geologia II. Història Natural dels Països Catalans*, 2: 340-345 (Enciclopèdia Catalana, S.A. Barcelona).
- Banarescu, P., 1973. On Tethys marine remnants in fresh waters. *Revue roum. Biol. Zool.*, 18(1): 15-21.
- Banarescu, P., 1990. Zoogeography of fresh waters, 1. General distribution and dispersal of freshwater animals: 1-511 (Aula-Verlag GmbH, Wiesbaden).
- Banarescu, P., 1991. Zoogeography of fresh waters, 2. Distribution and dispersal of freshwater animals in North America and Eurasia: 524-1087 (Aula-Verlag GmbH, Wiesbaden).
- Barr, T.C., Jr. & J.R. Holsinger, 1985. Speciation in cave faunas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 313-337.
- Botosaneanu, L. & L.B. Holthuis, 1970. Subterranean shrimps from Cuba (Crustacea Decapoda Natantia). *Trav. Inst. Spéol. Emile Racovitza*, 9: 21-133.
- Bouvier, E.L., 1925. Recherches sur la morphologie, les variations et la distribution systématique des Crevettes d'eau douce de la famille des Atyidés. *Encyclopédie Entomologique*, (A) 4: 1-370 (Lechevalier, Paris).
- Bowman, T.E. & L.G. Abele, 1982. Classification of the recent Crustacea. In: L.G. Abele (ed.), *The biology of Crustacea*, 1. Systematics, the fossil record, and biogeography: 1-27 (Academic Press, New York).
- Canérot, J., 1991. Comparative study of the eastern Iberides (Spain) and the western Pyrenees (France) Mesozoic basins. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 87: 1-28.
- Capote, R., 1983. La tectónica de la Cordillera Ibérica. In: J.A. Comba (coord. ed.), *Libro Jubilar J.M. Ríos. Geología de España*, 2: 108-120 (Instituto Geológico y Minero de España, Madrid).
- Capote, R. & A. Carbó, 1983. La evolución tectónica de los Dominios de Plataforma e Intermedios. In: J.A. Comba (coord. ed.), *Libro Jubilar J.M. Ríos. Geología de España*, 2: 37-47 (Instituto Geológico y Minero de España, Madrid).
- Chace, F.A., Jr., 1983. The Atya-like shrimps of the Indo-Pacific region (Decapoda: Atyidae). *Smithsonian Contr. Zool.*, 384: 1-54.
- Chace, F.A., Jr., 1992. On the classification of the Caridea (Decapoda). *Crustaceana*, 63(1): 70-80.
- Chace, F.A., Jr. & H.H. Hobbs, Jr., 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. *Bull. U.S. natn. Mus.*, 292: 1-258.
- Chace, F.A., Jr. & R.B. Manning, 1972. Two new caridean shrimps, one representing a new family, from marine pools on Ascension Island (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithson. Contr. Zool.*, 131: 1-18.
- Scotese, C.R., 1991. Jurassic and Cretaceous plate tectonics reconstructions. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 87: 493-501.
- Simón Gómez, J.L., 1983. Neotectónica de la región del Maestrazgo. In: J.A. Comba (coord. ed.), *Libro Jubilar J.M. Ríos. Geología de España*, 2: 446-448 (Instituto Geológico y Minero de España, Madrid). L R
- Smith, M.J. & W.D. Williams, 1982. Taxonomic revision of Australian species of Atyoida Randall (Crustacea: Decapoda: Atyidae), with remarks on the taxonomy of the genera Atyoida and Atya Leach. *Aust. J. mar. freshwater Res.*, 33: 343-361.
- Stampfli, G., J. Marcoux & A. Baud, 1991. Tethyan margins in space and time. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 87: 373-409.
- Stock, J.H., 1980. Regression model evolution as exemplified by the genus Pseudoniphargus (Amphipoda). *Bijdr. Dierk.*, 50(1): 105-144.
- Stock, J.H., 1986. Caribbean biogeography and a biological calendar for geological events. In: R.H. Gore & K.L. Heck (eds.), *Crustacean biogeography: 195-203* (A.A. Balkema, Rotterdam).
- Stock, J.H., 1993. Some remarkable distribution patterns in stygobiont Amphipoda. *J. nat. Hist.*, 27: 807-819.
- Stock, J.H., 1994. Biogeographic synthesis of the insular groundwater faunas of the (sub)tropical Atlantic. *Hydrobiologia*, 287: 105-117.
- Stock, J.H., T.M. Iliffe & D. Williams, 1986. The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia*, 2(1/2): 90-92.
- Winterer, E.L., 1991. The Tethyan Pacific during Late Jurassic and Cretaceous times. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 88: 253-265.

Received: 14 September 1994

Accepted: 18 May 1995

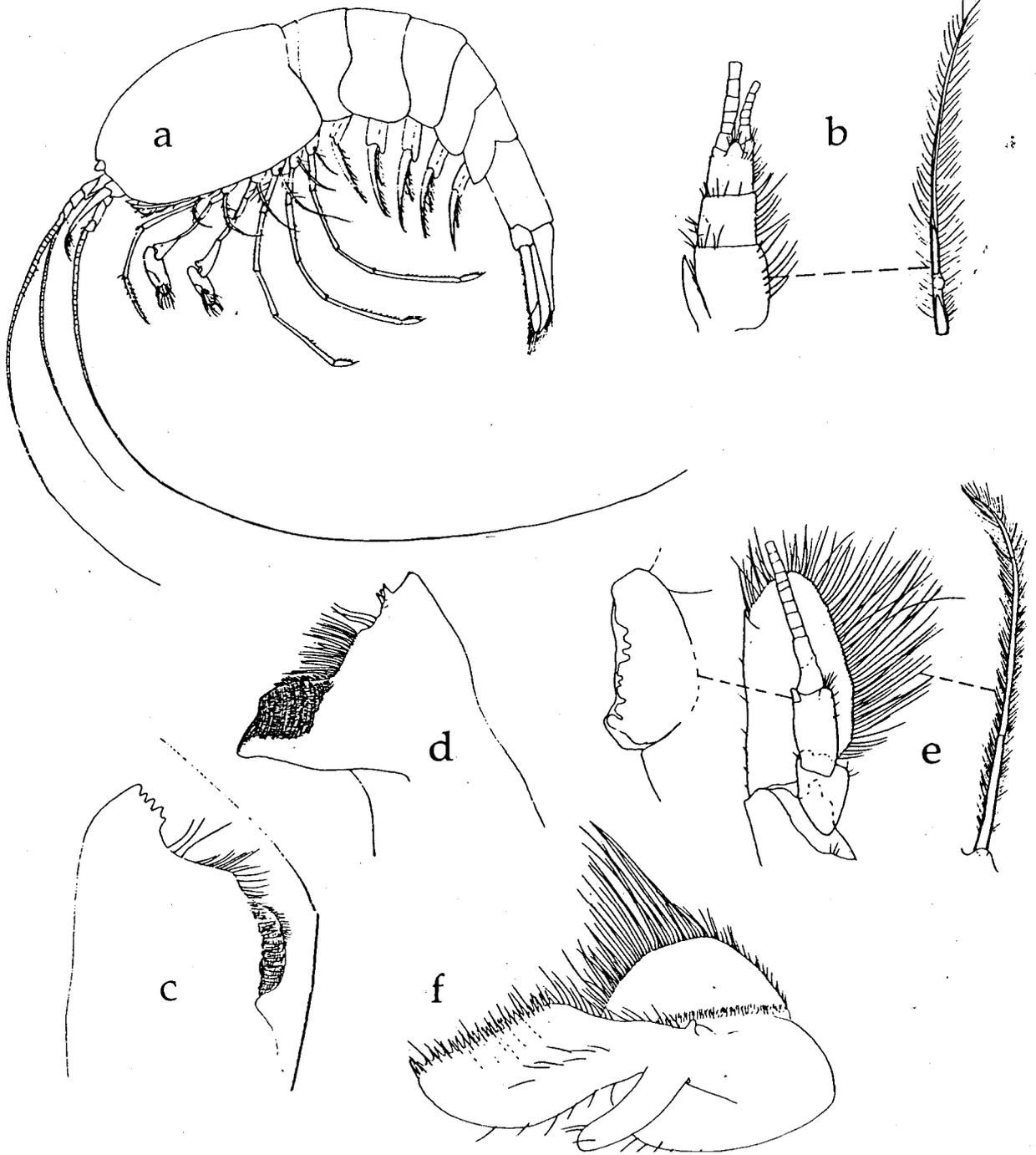


Fig. 1. *Typhlatya miravetensis* n. Sp.: a, habitus; b, primera antena con seta del segmento I ampliadas (escamas III y V); c, mandibula izquierda (I); d, mandibula derecha (I); e, segunda antena con setas aumentadas de la segunda escama antenal y detalle de la parte distal del pedunculo (III); f, primer maxilar (IV)

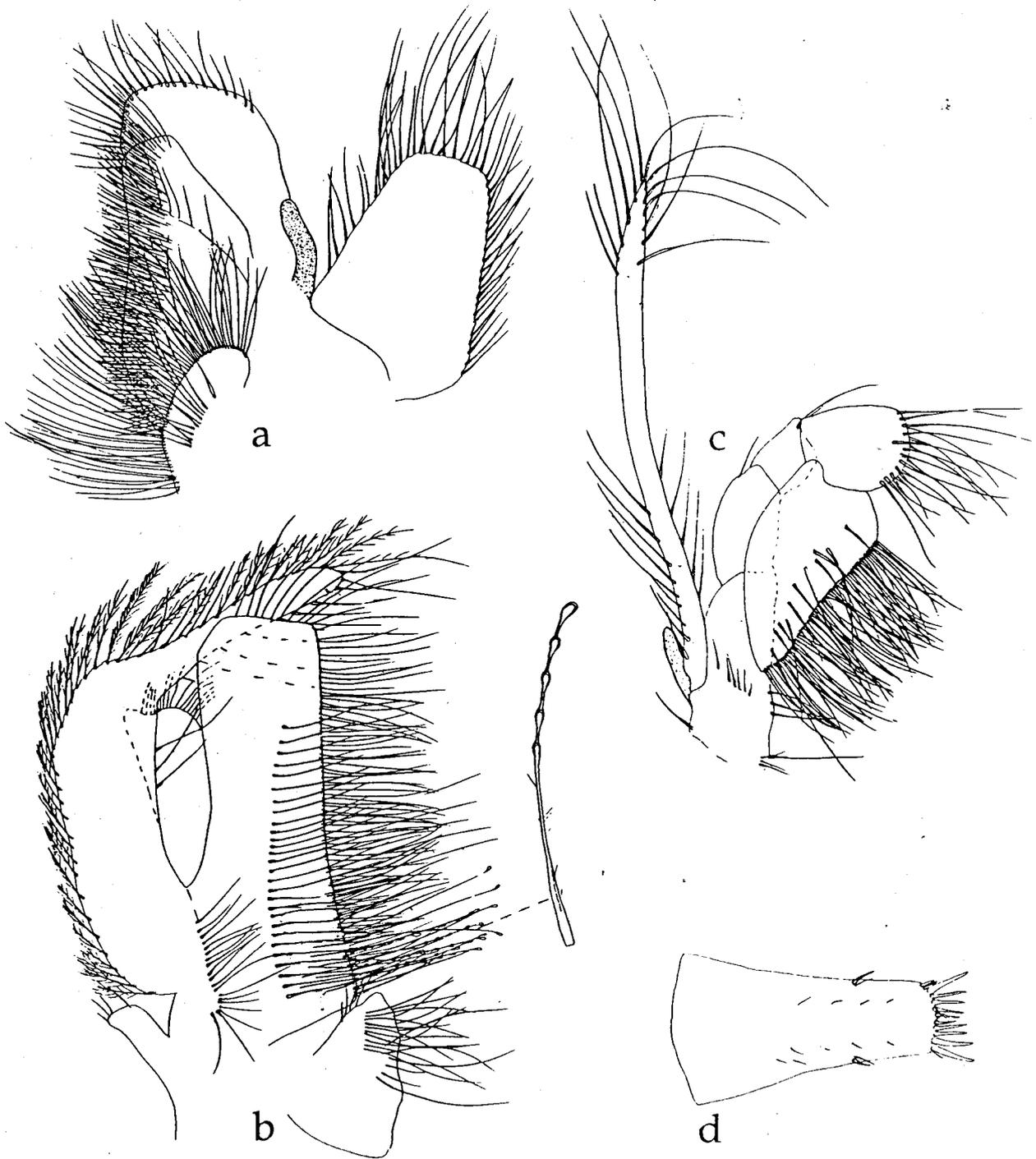


Fig. 2. *Typhlatya miravetensis* n. Sp.: a, primer maxilipedo (escama IV); b, segundo maxilar (IV); c, segundo maxilipedo (IV); d, telson (II).

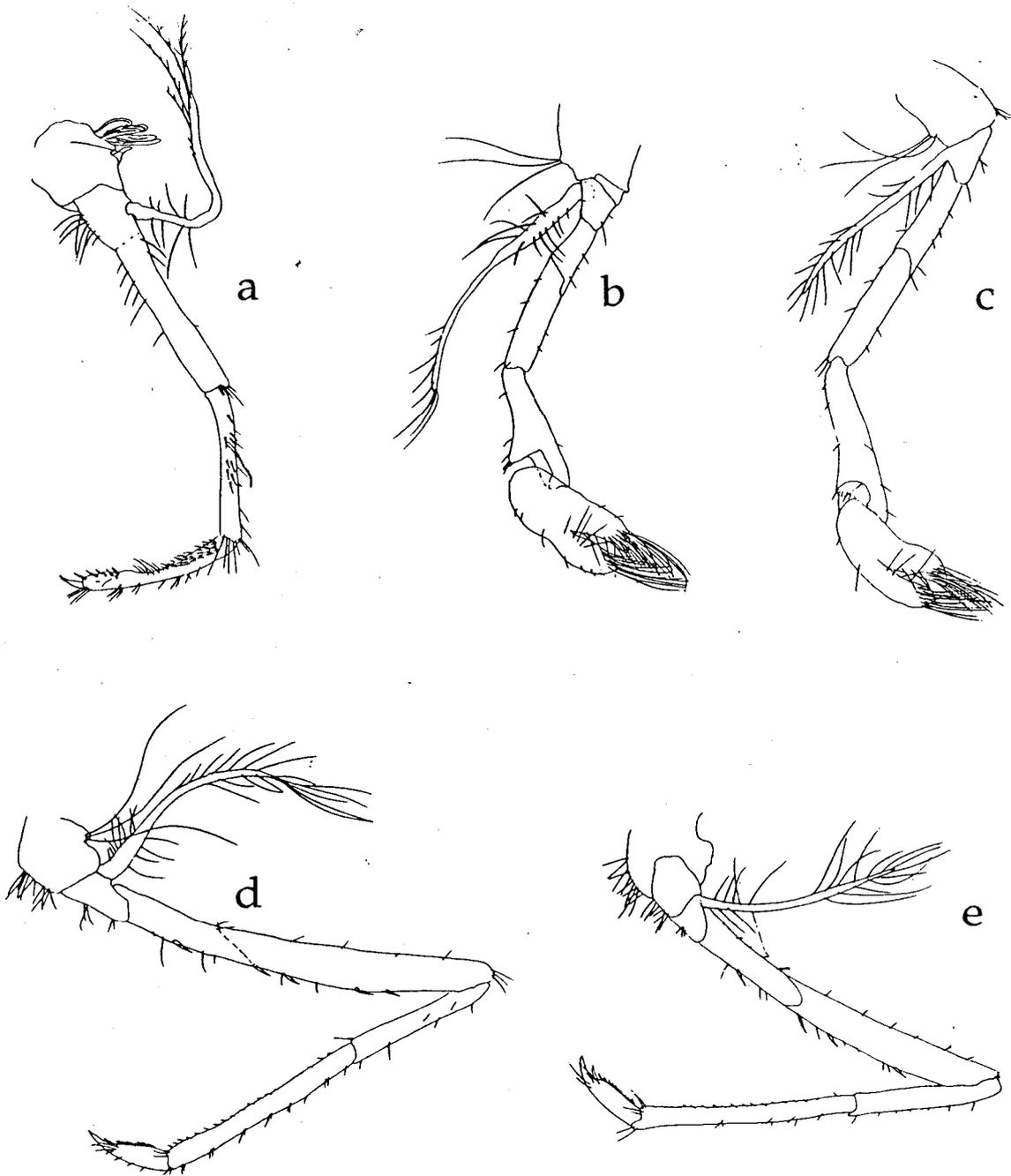


Fig. 3. *Typhlatya miravetensis* n. Sp.: a, tercer maxilipedo (escamaII); b, primer pereopodo (II); c, segundo pereopodo (II); d, tercer pereopodo (II); e, cuarto pereopodo (II)

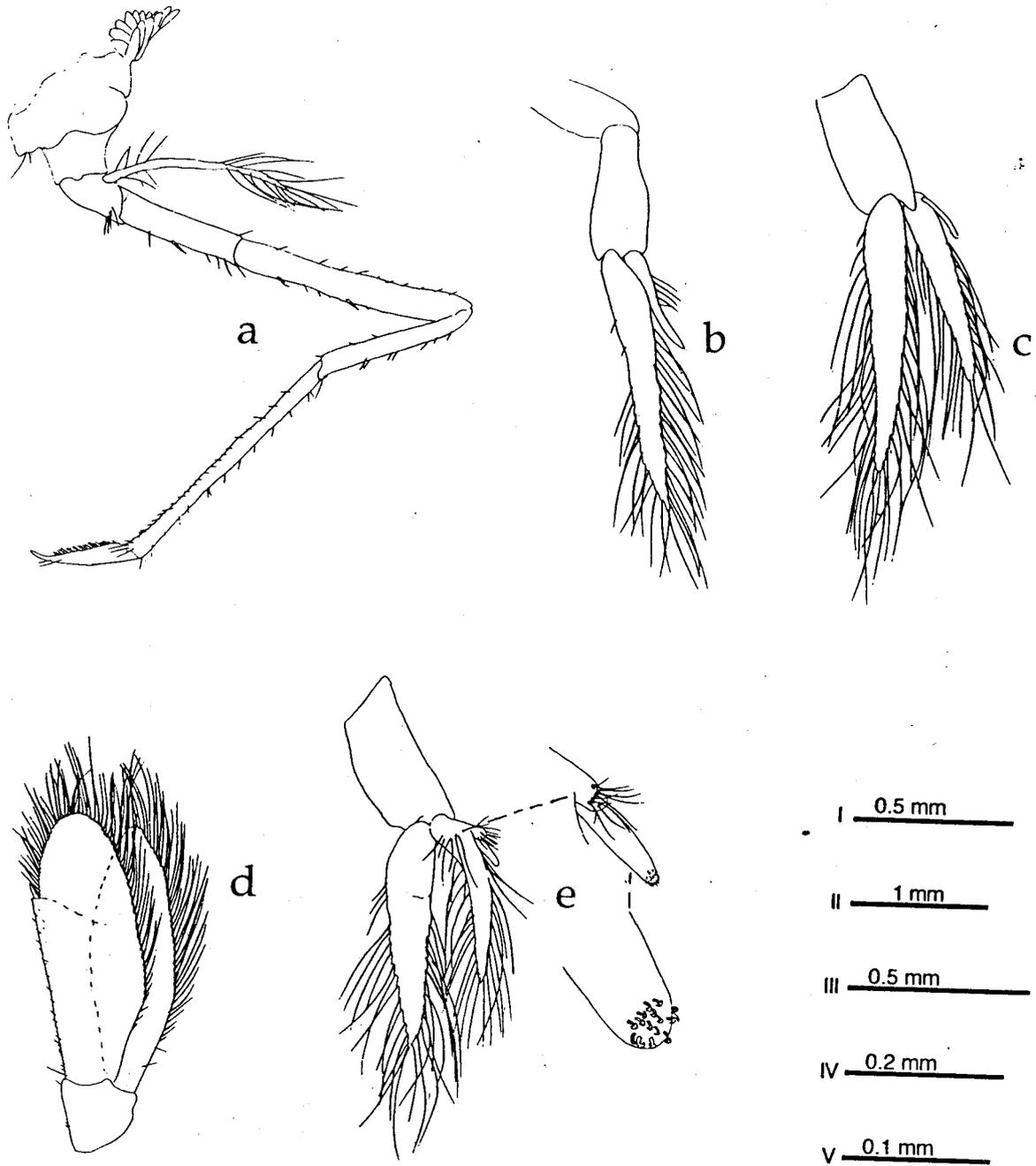


Fig. 4. *Typhlatya miravetensis* n. Sp.: a, quinto pereiopodo (escama II); b, primer pleopodo (II); c, tercer pleopodo (II); d, uropodo (II); e, segundo pleopodo con detalles (II, IV, V)

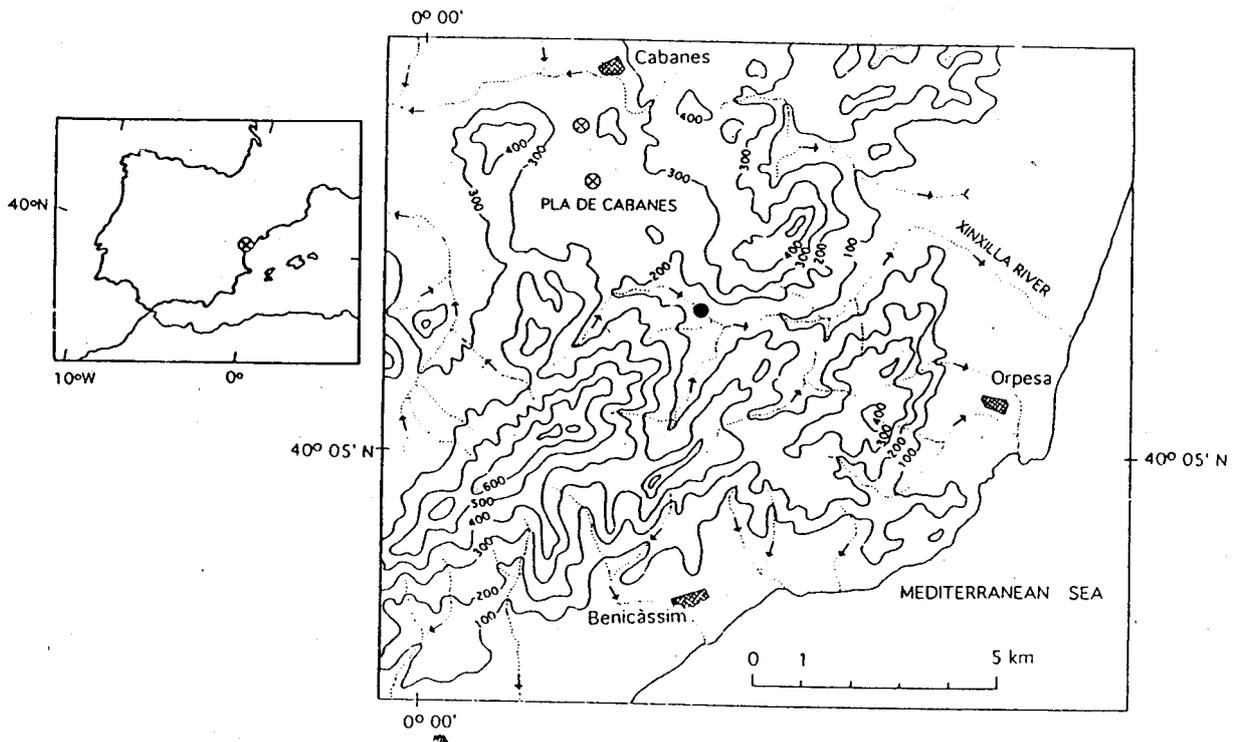


Fig. 5. Mapa del area donde se localiza la cueva. El punto solido representa la boca de la cueva. Los puntos cruzados indican los dos agujeros karsticos que posiblemente representan las zonas de entrada de agua al sistema. La red hidrologica supercicial del area se representan con líneas de puntos. Las flechas indican la direcció del agua.

8

S. Sanz & D. Platvoet – Evolution of *Typhlatya*

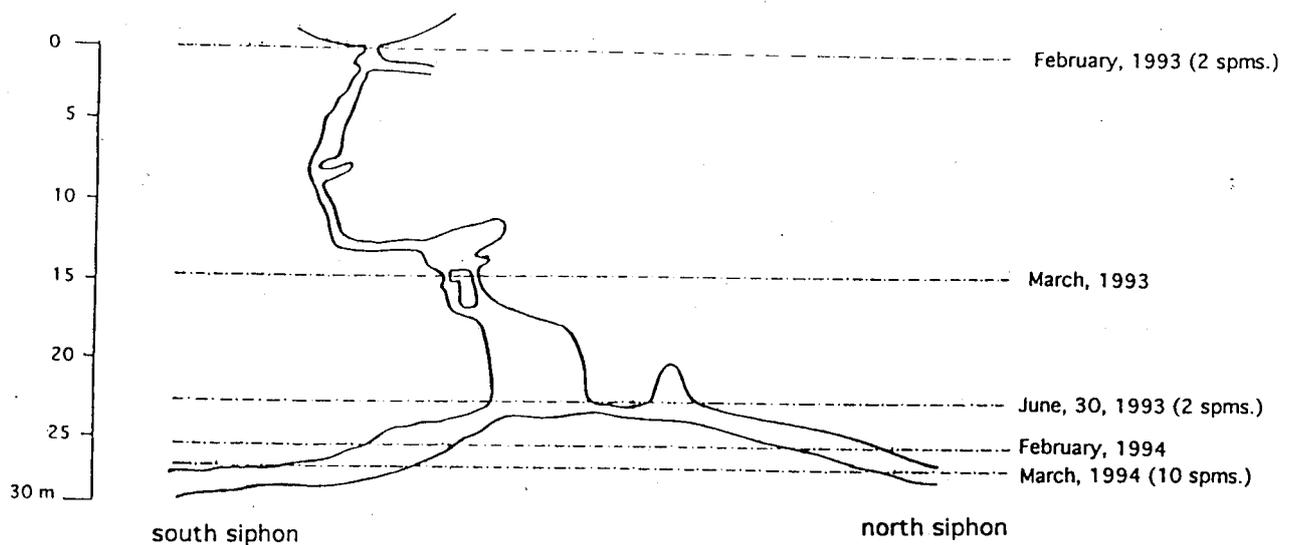


Fig. 6. Croquis de la cueva. Las líneas de puntos con las fechas representan el nivel del agua en cada exploración. Se da también el número de camarones capturados.

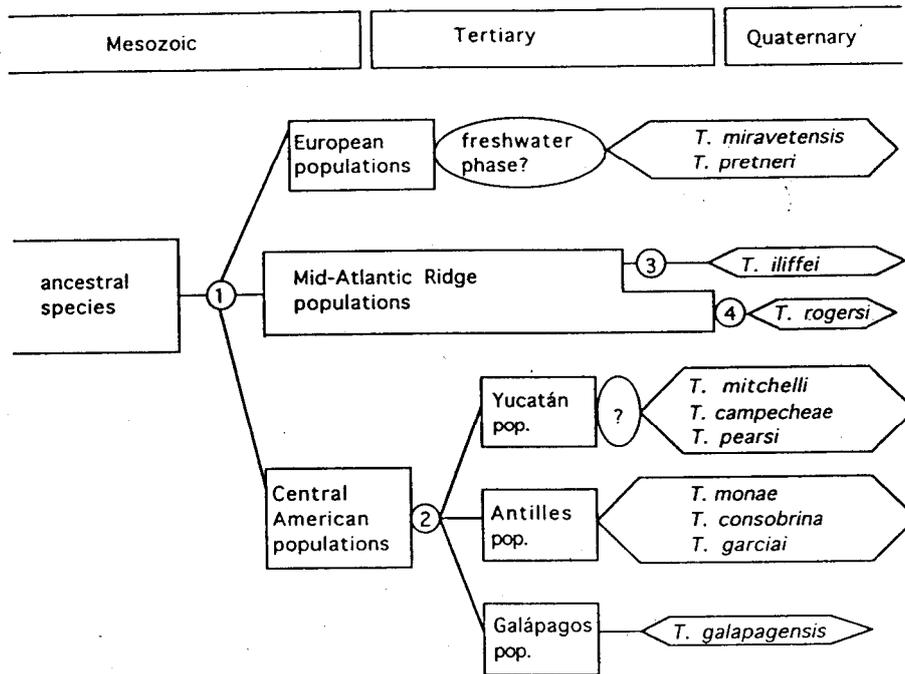


Fig. 7. Escenarios resumidos para la evolución del género *Typhlatya*. Los rectángulos representan poblaciones o especies marinas costeras. Las elipses son formas de agua salobre o dulce. Los hexágonos son especies troglóbicas. Principales eventos geológicos: (1) Apertura del Océano Atlántico; (2) división de América Central por tectónica de placas; (3) alzamiento de Las Islas Bermudas; (4) alzamiento de la Isla Ascensión. La escala temporal no es proporcional. Los eventos temporales solo son aproximativos. Para una explicación detallada ver el texto.

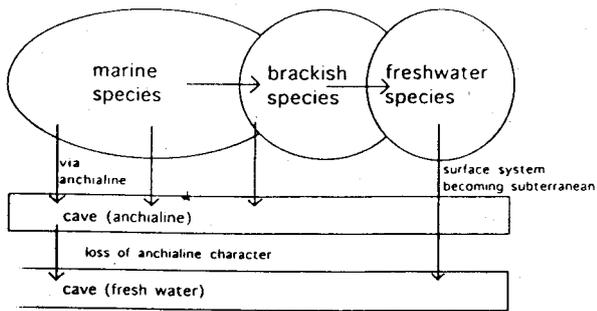


Fig. 8. Escenarios resumidos para la evolución del género *Typhlatya*. Para una explicación más extensa ver el texto.

Tabla I. Fusión del ischium y el merus de los pereopodos y otros caracteres del genero Typhlatya (Exop. = exopodito). Abreviaciones: (a) 2 = no fusionado, 1 = fusionado; (b) - = ojos sin pigmento, + = ojos pigmentados; (c) l = largo, s = corto; (d) exopodito P5, L = largo, s = corto; (e) presencia (+) de setae distales en los exopoditos de los pereopodos.

species	fusion of ischium and merus			eye	rostrum	exop. P5	setae exop.
	P1, 2	P3, 4	P5				
<i>campecheae</i>	2	2	2	-	s	l	+
<i>garciai</i>	2	2	2	+	s	l	-
<i>miravetensis</i>	2	2	2	-	s	l	+
<i>monae</i>	2	2	2	-	s	s	+
<i>pearsei</i>	2	2	1	-	l	s	+
<i>mitchelli</i>	2	1	2	-	l	s	+
<i>galapagensis</i>	2	1	1	-	s	l	-
<i>consobrina</i>	1	2	2	+	l	l	+
<i>rogersi</i>	1	2	2	+	l	l	+
<i>iliffei</i>	1	1	1	+	l	l	+
<i>pretneri</i>	1	1	1	-	l	s	-
Key:	(a)	(a)	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)

Tabla II. Variables medioambientales registradas en el primer muestreo con éxito en la cueva y información geografica general sobre la boca de la cueva.

UTM coordinates	30T YK 504447
altitude	140-160 m above sea level
distance to the sea	
- in direct line	7.75 km
- by the temporary stream	10.35 km L R
water temperature (°C)	24.0
pH	7.01
redox potential	- 5.4
dissolved oxygen (mg/l)	6.3
salinity (‰)	0.25
conductivity (µmhos)	615.2
total alkalinity (mmol/l)	5.15
phenophtalein alkalinity (mmol/l)	0.0
chloride (mg/l)	25.0
total hardness (Ca ⁺⁺ plus Mg ⁺⁺)	6.45 (meq/l)
	18.0 (°dH)
date	30/06/93
hour	9:00 a.m.

Tabla III. Habitat y distribución geográfica, con el número de localidades conocidas, de las especies del género *typhlatya*. Referencias (tanto de habitats como de características morfológicas): 1, Hobbs et al., 1977; Holthuis, 1986; 3, Botosaneanu & Holthuis, 1970; 4, Monod & Cals, 1970; 5, Chace & Manning, 1972; 6, Hart & Manning, 1981; Matjašić, 1956.

species	habitat	distribution	No. local.	ref.
<i>campecheae</i>	pools in a cave	Campeche, Mexico	1	1,2,3
<i>garciai</i>	subterranean lake (fresh water)	Cuba	2	1,2,3
<i>miravetensis</i>	freshwater cave	Castelló, Spain	1	present study
<i>monae</i>	pools in caves or phreatic wells (mixo- or mesohaline)	Mona Is. (Puerto Rico), Barbuda & Dominican Republic	6	1
<i>pearsei</i>	freshwater caves & cenotes	Yucatán Peninsula, Mexico	13	1
<i>mittchelli</i>	cenotes (fresh waters)	Yucatan, Mexico	9	1
<i>galapagensis</i>	from fresh (altitude 50 m, 2 km from the coast) to brackish waters, lava pools and caves	Galápagos Islands (Sta. Cruz & Isabela)	5	4
<i>consobrina</i>	subterranean lake	Cuba and Caicos Isls.	3	1,2,3
<i>rogersi</i>	anchialine habitat of lava pools. salinity 35–40‰	Ascension Island	2	2,5
<i>iliffi</i>	anchialine habitat in caves	Bermuda	1	2,6
<i>pretneri</i>	caves (fresh water)	Hercegovina	2	2,7

Tabla IV. Resultados de un análisis químico del agua el 7 de marzo de 1994. No se midieron parámetros "in situ". Los valores de conductividad se han corregido para 20 °C.

	North siphon	South siphon
chloride (mg/l)	20.0	20.0
alkalinity (meq CO ₃ ⁻ /l)	6.4	5.45
total hardness		
(Ca ⁺⁺ plus Mg ⁺⁺) in °dH	20.0	17.0
in meq/l	7.2	6.1
conductivity (µmhos)	610.0	550.0
salinity (‰)	0.3	0.2

Appendix

Key to the species of the genus *Typhlatya*

- 1 a Eyes pigmented 2
- b Eyes without pigment 5
- 2 a Ischium and merus of all pereopods separate 3
- b Ischium and merus in at least one pair of pereopods fused 4
- 3 a Exopodite of fifth pereopod reaching well beyond ischiomeral articulation *T. garciai* Chace, 1942
- b Exopodite of P5 reduced, not reaching ischiomeral articulation *T. monae* Chace, 1954
- 4 a Ischium and merus of all pereopods fused
..... *T. iliffei* Hart & Manning, 1981
- b Ischium and merus P1 and 2 fused, P3 to 5 articulate ...
..... *T. rogersi* Chace & Manning, 1972
- 5 a Rostrum short, not reaching beyond second antennular segment 6
- b Rostrum reaching well beyond second antennular segment 9
- 6 a Ischium and merus of all pereopods separate 7
- b Ischium and merus in P3–4 fused 8
- 7 a Rostrum not reaching beyond eyestalk, telson with two lateral and no dorsal spines *T. miravetensis* n. sp.
- b Rostrum reaching beyond eyestalk, telson with four dorsal spines *T. campecheae* Hobbs & Hobbs, 1976
- 8 a Ischiomeral articulation in P5
..... *T. mitchelli* Hobbs & Hobbs, 1976
- b Ischiomeral and merus P5 fused
..... *T. galapagensis* Monod & Cals, 1970
- 9 a Exopodite P5 reaching well beyond ischiomeral articulation *T. consobrina* Botosaneanu & Holthuis, 1970
- b Exopodite P5 reduced, shorter than total length of basipodite 10
- 10 a Exopodites P1–4 setose *T. pearsei* Creaser, 1936
- b Exopodites P1–4 not setose ... *T. pretneri* (Matjašič, 1956)

Traducción : Josep Pons i Portolés

Col·legiat n° 17175-V

Castelló a 22/11/1999