

January 1986

Notas ecológicas de *Heterophrynus cervinus* Pocock (Arachnida, Amblypygi: Phrynidae), en el ecosistema Cueva del Indio

Ludis del R. Morales Álvarez
Universidad de La Salle, revista_uls@lasalle.edu.co

Eliseo Amado González
revista_uls@lasalle.edu.co

Follow this and additional works at: <https://ciencia.lasalle.edu.co/ruls>

Citación recomendada

Morales Álvarez, L. d., y E.A. González (1986). Notas ecológicas de *Heterophrynus cervinus* Pocock (Arachnida, Amblypygi: Phrynidae), en el ecosistema Cueva del Indio. *Revista de la Universidad de La Salle*, (12), 67-79.

This Artículo de Revista is brought to you for free and open access by the Revistas de divulgación at Ciencia Unisalle. It has been accepted for inclusion in *Revista de la Universidad de La Salle* by an authorized editor of Ciencia Unisalle. For more information, please contact ciencia@lasalle.edu.co.

Notas ecológicas de *Heterophrynus cervinus* Pocock (Arachnida, Amblypygi: Phrynidae), en el ecosistema Cueva del Indio

LUDIS DEL R. MORALES ALVAREZ
ELISEO AMADO GONZALEZ

Investigación realizada en el Parque Nacional Natural Los Guácharos, con la colaboración del doctor Daniel J. González P., F.S.C., Director del Museo de La Salle.

ABSTRACT

By means of an analysis of the physical factors: relative humidity, temperature, light; and biological factors: producer organisms, consumer organisms, decomposer organisms and abiotic substances, is possible to obtain a Model about the energetic relations and energy-matter flows, through different trophic levels and their interaction inside Cueva del Indio. This ecological system, is based in intra and inter-specific competitions like predation of species, parasitism and cannibalism. This qualitative model shows how organisms become an autonomous and specific functional unit with the environment, Cueva del Indio, where ecological barriers depend on its evolutionary changes as adaptation to low energy resources.

RESUMEN

Por medio de un análisis de los factores físicos: humedad relativa, temperatura, luz; y factores biológicos: organismos productores, organismos consumidores, organismos descomponedores y sustancias abióticas, es posible obtener un Modelo acerca de las relaciones energéticas y los flujos de energía-materia, a través de los diferentes niveles tróficos y su interacción dentro de la Cueva del Indio. Este sistema ecológico, se basa en competencias intra e inter específicas, como predación de especies, parasitismo y canibalismo. Este modelo cualitativo muestra cómo los organismos llegan a ser una unidad autónoma y específica con el medio ambiente, Cueva del Indio, en donde las barreras ecológicas dependen de sus cambios evolutivos como adaptación a bajas fuentes energéticas.

Introducción

Según Lewontin (1978), el procedimiento corriente para juzgar un juego de adaptaciones es mediante un análisis del organismo y su relación con el medio ambiente. Análisis que puede ser cuantitativo o cualitativo, para que provea una descripción multidimensional del ambiente total y la forma de vida de un organismo, es decir, su nicho ecológico.

Para entender la estructura de los sistemas ecológicos en términos de propiedades dinámicas de interacción de especies (May., 1978), se debe dilucidar la relación entre la estabilidad de un ecosistema (habilidad para asimilar cambios), y la complejidad de la estructura de los nichos de comida (el número de especies y el número de conexiones entre ellas). Si los recursos son abundantes y estables a través del tiempo, ocurre una típica territorialidad (Emlen S., y Oring L., 1977). Aunque, si se produce una variación del espacio, los organismos se alimentarán en términos de ganar una ventaja individual, hecho que produce una forma de evolución del nivel de comunidad (Sloan W., 1976).

El presente escrito, concierne con la descripción y análisis cualitativo de las relaciones ecológicas en la Cueva del Indio, como ecosistema en equilibrio dinámico, donde la dependencia de las fuentes de energía en el exterior, determina una estrecha relación ecológica entre sus habitantes como unidad funcional y el medio ambiente. *Heterophrynus cervinus* Pocock, integrante de esta unidad, presenta diferentes tipos de relación social, que le permiten vencer las barreras físicas del ecosistema.

Metodología

El estudio se realizó mediante tres salidas de campo (7-1-83 al 10-1-83; 29-4-84 al 7-5-84; y 1-4-85 al 13-4-85) a la Cueva del Indio, ubicada en un sistema de cavernas secundarias del Parque Nacional Natural Los Guácharos, Acevedo, Huila, latitud 0.135°, altitud 2.225 m. Los datos son el resultado de observación y experimentación, para determinar los factores físicos y biológicos de la Cueva del Indio, así como el tipo de bosque en que se localiza la cueva, según los registros del HIMAT, correspondiente al período 1974-1984.

Para indagar acerca de las conductas presentadas por la especie *Heterophrynus cervinus* Pocock, como comportamiento de caza, apareamiento, defensa de su territorialidad y algún otro fenómeno de conducta, se realizaron observaciones periódicas a diferentes horas del día (aun en horas nocturnas). Con el objeto de conocer sobre el comportamiento de la especie en cautiverio, se capturaron 5 especímenes, 3 hembras y 2 machos, después de varios intentos fallidos para mantenerlos vivos en cautiverio, y se mantuvieron en un terrario de 37x32x37, acondicionada a los parámetros de luz, humedad y temperatura de la Cueva del Indio. Para alimentarlos, se utilizó material procedente de la cueva, como ninfas de blátidos, isópodos y pequeños moluscos encontrados en el guano.

Además, para asegurar su supervivencia, se les suministró diariamente, dos o tres gotas de solución azucarada (0.6 mg/ml), a un pH de 5.3, igual al de las corrientes de agua de la cueva, y se registró el peso de cada espécimen diariamente.

Nomenclatura

Según Jeannel (1942), los cavernícolas son clasificados como:

- Troglóxenos, huéspedes ocasionales de cavernas, pero que regresan a la superficie, sólo ingresan a las cuevas por resguardo y mejores microclimas.
- Troglófilos, huéspedes permanentes pero no diferenciados por la influencia del medio subterráneo.
- Troglóbios, verdaderos habitantes de las cuevas, se subdividen:
 - Recientes, despigmentados y adaptados al medio pero cuyos caracteres evolutivos son muy poco avanzados (recientes = milenios o más).
 - Antiguos, de tamaño muy pequeño, carecen de ojos, tegumento sin coloración, miembros largos. Pueden tener parientes en el Carbonífero, como herederos de una fauna de hace 80 millones de años.

El estudio de esta fauna ha permitido formular importantes hipótesis evolutivas y filogenéticas.

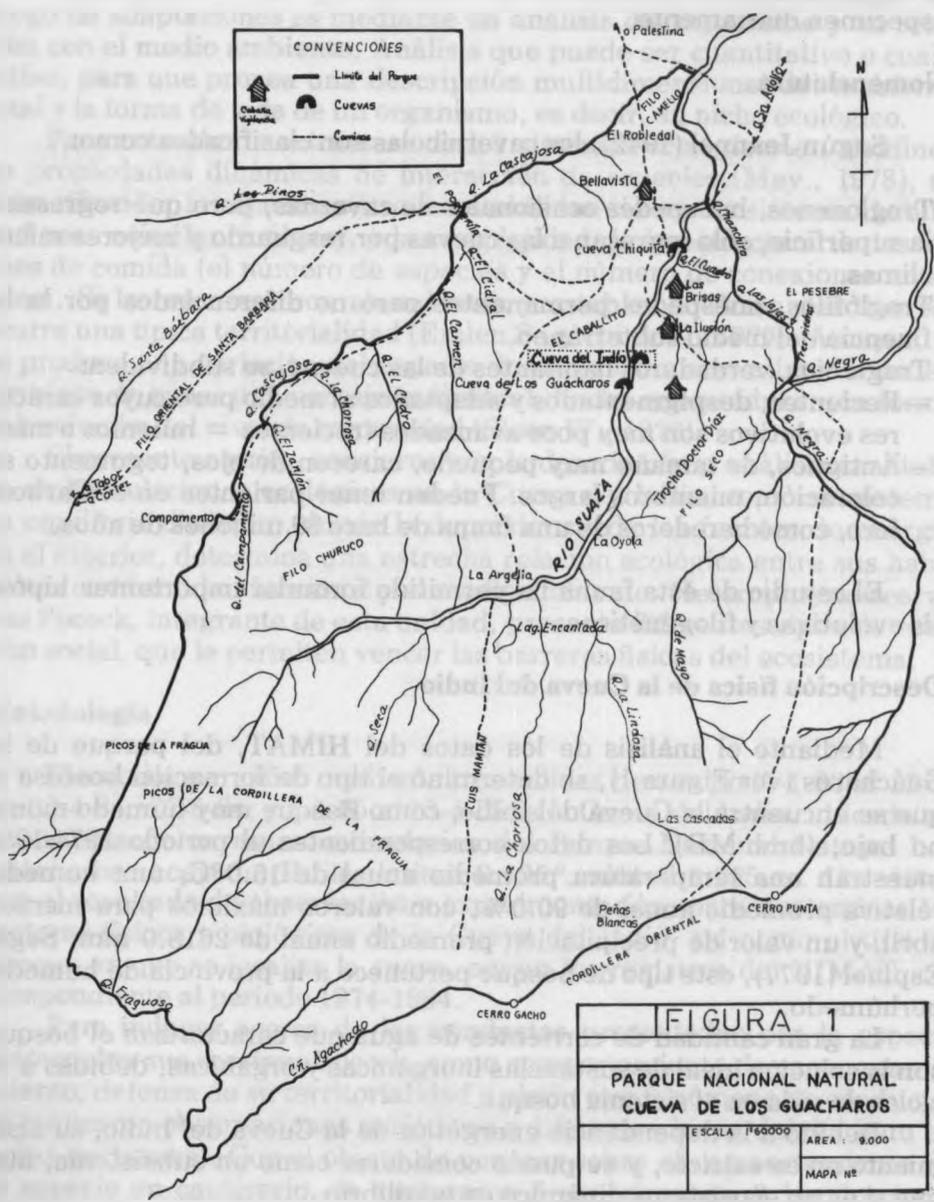
Descripción física de la Cueva del Indio

Mediante el análisis de los datos del HIMAT, del parque de los Guácharos (ver Figura 1), se determinó el tipo de formación boscosa en que se encuentra la Cueva del Indio, como Bosque muy húmedo montaño bajo, (bmh-MB). Los datos correspondientes al período 1974-1984, muestran una temperatura promedio anual de 15.0°C, una humedad relativa promedio anual de 90.0%, con valores máximos para marzo y abril, y un valor de precipitación promedio anual de 2618.0 mm. Según Espinel (1977), este tipo de bosque pertenece a la provincia de humedad perhúmedo.

La gran cantidad de corrientes de agua que caracterizan el bosque, son la solución ideal de sustancias inorgánicas y orgánicas, debidas a los ciclos de vida en el sistema bosque.

Debido a la dependencia energética de la Cueva del Indio, su aislamiento no es estricto, y se puede considerar como un subsistema, aunque sí es un ecosistema dinámico en equilibrio.

La Cueva del Indio se caracteriza por la ausencia de luz, alta y relativa constante humedad de 93%, temperatura que varía los siete primeros metros desde 15.4° hasta 15.2°C en el interior, con un pH de 5.3 en las corrientes interna de agua y paredes de limonita, salpicadas de restos fósiles, fauna perteneciente al Albiniano superior y Cenomaniano infe-



rior (J. Ramírez, 1954). La roca del techo de la cueva es de color negro betuminoso, recubierta de formaciones calcáreas que en algunos sitios producen depósitos de travertino, excelente medio para los cavernícolas acuáticos. La constitución metamórfica de la roca que forma la cueva, permite que el agua cargada de sedimentos, llegue al interior a través de los canaliculos del subsuelo, con la consecuente sedimentación del carbonato y florecimiento de concreciones, tales como estalactitas y estalagmitas. Estos procesos de erosión, según G. Dematteis (1975), determinan la formación de la roca cársica o roca calcárea, que ha sufrido una serie de fenómenos físicos y químicos.

Descripción biológica de la Cueva del Indio

La Cueva del Indio, con una extensión de 700 m, se caracteriza principalmente por microclimas secos y húmedos. Los primeros, generalmente no presentan fauna cavernícola, y son casi en su totalidad los primeros 200 m, con apariciones en otros sitios de la cueva. Los microclimas húmedos, es decir, con presencia de corrientes de agua, uno o dos chorros del exterior, son frecuentados por cavernícolas, como son: quirópteros, arácnidos, moluscos, blátidos, ortópteros (grillidae), isópodos, dípteros y ologoquetos, algunos de ellos con distribución limitada a sitios con presencia de guano.

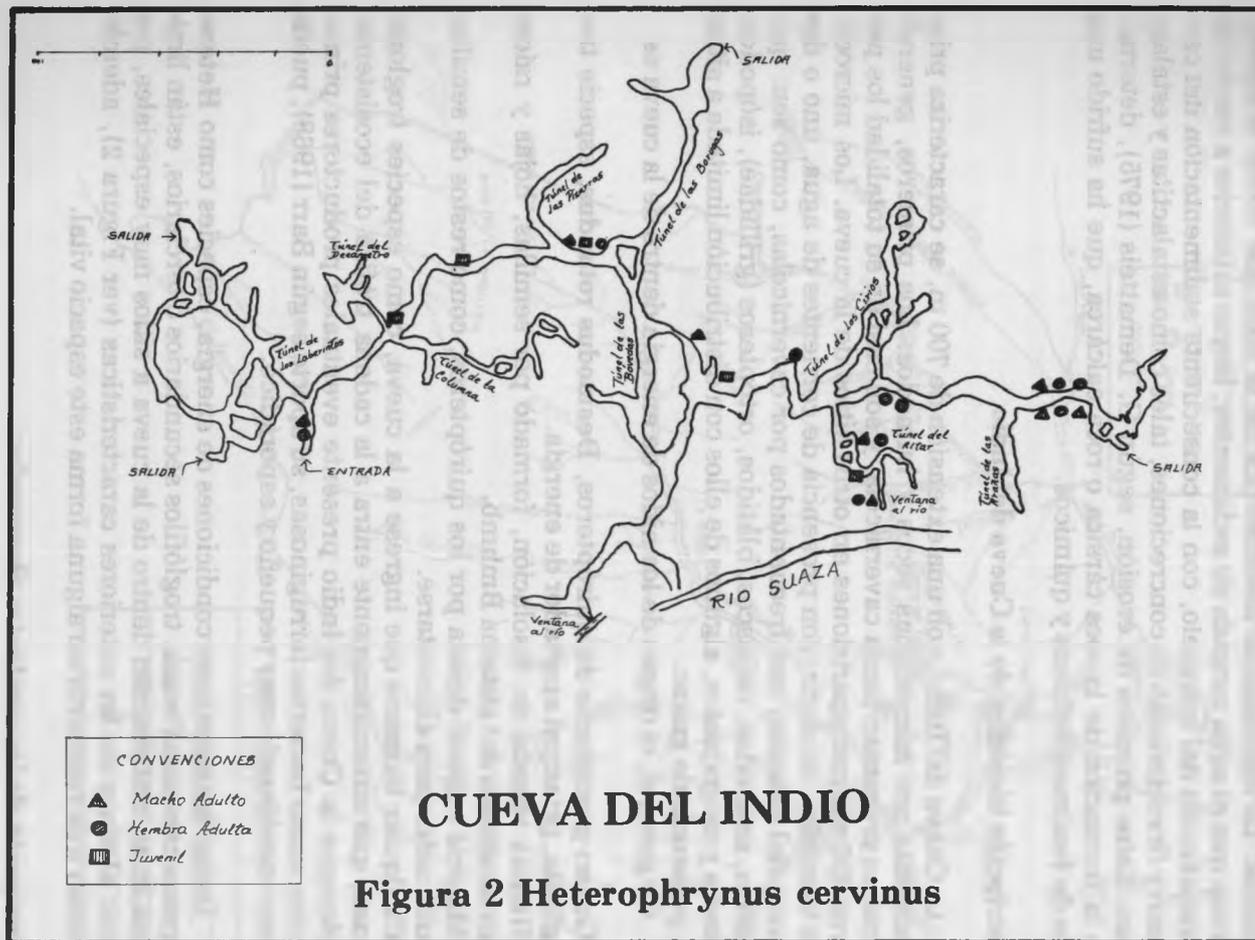
En general, el origen de los nidos de energía dentro de la cueva es:

1. Guano procedente de quirópteros, *Desmodus rotundus*, especie troglófila, principal aportador de energía.
2. Humus vegetal en disolución, formado por semillas, hojas y raíces procedentes del sistema Bmhmb.
3. Materia vegetal dejada por los quirópteros, como restos de semillas utilizados para alimentarse.
4. Cualquier biomasa que ingrese a la cueva, como especies troglóxenas, que automáticamente entra a la cadena trófica del ecosistema. Aunque la Cueva del Indio presente eventuales productores primarios, como bacterias ferruginosas, su aporte según Barr (1968), puede ser considerado muy pequeño y esporádico.

Dadas las anteriores condiciones de energía, especies como *Heterophrynus cervinus* Pocock, troglófilos secundarios o terciarios, están limitadas en su distribución dentro de la cueva a sitios muy especiales, por reunir algunos de las anteriores características (ver Figura 2), además de tener que compartir en alguna forma este espacio vital.

Descripción de las conductas observadas

Heterophrynus cervinus Pocock, se ubica en los sitios más húmedos, donde los especímenes prefieren las paredes de la cueva. Gracias a



la estructura aplanada de su cuerpo y elongación de sus extremidades, los ejemplares pueden desplazarse con gran agilidad por en medio de las rocas y grietas de la cueva.

Al intentar cogerlos, pocas veces se asustan, hecho que sugiere la ausencia de predadores, debido a su enorme tamaño en comparación con los demás pobladores de la cueva. Si el "ataque" simulado continúa, los especímenes abren juntos pedipalpos, para así tratar de mantener a distancia a su atacante; pero si el agresor no retrocede ante los movimientos defensivos de los pedipalpos, entonces el ejemplar retrocede para finalmente emprender rápida carrera sobre sus patas ambulatorias, sin mostrar el abdomen a su agresor, dado que sería fácil presa.

- **Conducta de caza.** Se observó a la hembra de la pareja en actitud de caza, al acecho de un grillo de la especie troglóxena *Hadenoecus* sp, mientras el macho permanecía a la expectativa; no es claro aún, si el macho colabora con la hembra en la cacería de los hábiles ortópteros, o si sólo se encuentra disputándose la presa. Además, se constató la presencia de juveniles cerca de la pareja, los cuales podrían alimentarse de los restos de ortópteros dejados.
- **Conductas agresivas.** Cuando dos ejemplares de *Heterophrynus cervinus* p., se encuentran enfrentados, tal vez por un grillo, o en defensa de su espacio vital, los especímenes efectúan movimientos rápidos de sus pedipalpos, hacia atrás y hacia adelante, acompañados de pequeños saltos hacia los lados. Parece ser que sólo tratan de amedrentarse, sin causarse un verdadero daño. Generalmente, después de algún tiempo abandonan esta conducta y se retiran.
- **Conducta de apareamiento.** A 5 m de la entrada de la Cueva del Indio y 4 m de altura del suelo, se observó una pareja de especímenes, a 90 cm más o menos uno del otro, los cuales al parecer trataban de aparearse. Los ejemplares permanecieron en ese lugar y en actitud similar por espacio de 80 horas. Generalmente, mientras uno de los ejemplares permanecía inmóvil, aunque abría y cerraba sus pedipalpos de vez en cuando, el otro ejemplar se acercaba hasta unos 10 cm, con los pedipalpos en alto, tratando de llegar por la parte posterior del ejemplar inmóvil. Sin embargo, cuando esto sucedía, el primero movía sus pedipalpos hacia arriba y al frente del espécimen que intentaba acercarse. Fue imposible determinar si finalmente se aparearon, debido a la cantidad de tiempo que se prolongó el ritual.
- **Canibalismo.** En dos ocasiones se observó la presencia de canibalismo, y también es posible que los especímenes de *H. cervinus* se alimenten de mudas dejadas durante el proceso de ecdysis. Uno de los casos, fue el encontrar a un macho devorando a una hembra que el día anterior había sido examinada con la pérdida de un gonopodio (glándula reproductora femenina); hecho que se constató al encontrar en una de sus patas la etiqueta de registro.

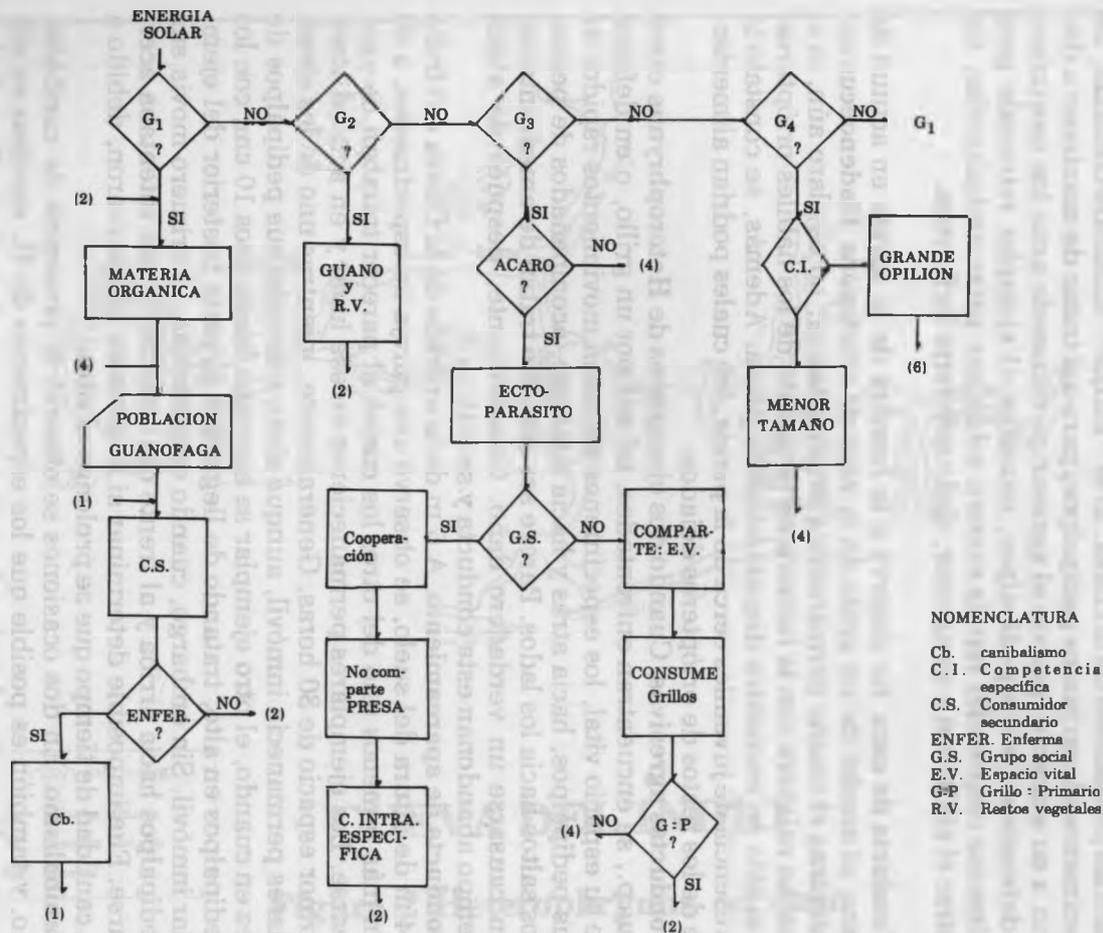


FIGURA 3 MODELO CUALITATIVO DEL FLUJO MATERIA-ENERGIA EN LA CUEVA DEL INDIO

—¿Grupos sociales?. Se encontró a la salida de la cueva, un fenómeno social que nos llamó la atención, y fue el hecho de encontrar en un área menor de 7 m², un grupo de 7 a 9 ejemplares, ubicados sobre la pared a un metro o menos entre sí. El hecho podría ser entendido como una conducta de cooperación mutua para aprehender las especies troglóxicas, que deben cruzar por este corredor para salir o entrar a la cueva. No se sabe aún si la presa es compartida.

Modelo cualitativo de las relaciones ecológicas en la Cueva del Indio

El modelo que proponemos, está presentado en la forma de un diagrama de flujo convencional, mediante símbolos estándar. Se incluyen varias decisiones o estados de discriminación observados del flujo energía-materia dentro de la Cueva del Indio. El modelo muestra, cualitativamente, la forma en que ocurre el flujo de energía-materia a través de los diferentes niveles tróficos.

El modelo muestra las siguientes relaciones directas de carácter interespecífico:

1. *cervinus* como predador de *Hadenocetus* sp (Orthoptera: Grillidae), principal alimento.
2. *H. cervinus* como predador de la población guanófaga, es decir, ninfas de blátidos, isópodos y, eventualmente, pequeños moluscos.
3. *H. cervinus* como hospedero del ácaro *Macrocheles* (parasitiformes: macrochelidae). Relación observada en cautiverio, en especímenes capturados sobre acúmulos de guano.

Relaciones indirectas de carácter intraespecífico:

1. Formación de pequeños núcleos de cuatro y cinco especímenes, machos y hembras, y aun juveniles de menor tamaño. El objetivo de estos núcleos cerca a la entrada y salida de la cueva, podría ser obtener una mayor eficacia al cazar.
2. El canibalismo que presenta *H. cervinus*, en su hábitat, sobre ejemplares débiles, es singular. Se suponía que los amblypygidos presentaban canibalismo en condiciones de laboratorio, según Quintero (1979).

La información que entra al ecosistema cueva, se divide en cuatro grupos:

1. Ubicación a la entrada/ salida de la cueva. Estructura geológica de la cueva/ corrientes de agua/ sitio húmedo.
2. Quirópteros/guano/ restos vegetales utilizados como alimento, G2.
3. Dípteros, dejan sus huevos en el guano/ así como ácaros, G3.
4. Grupos de arácnidos/ ejemplares de mayor tamaño/ ejemplares de

menor tamaño, algunas son especies troglóxemas como es *Vima plana* y *Stenostygnula*, otras son troglófilas, tejedoras, G4.

Los procesos que representan la función principal son llevados a cabo por descomponedores, hongos y bacterias, especies troglobias encargadas de la transformación de la materia orgánica en nidos de comida. Se pueden considerar como saprofiticos, a especies guanófagas como blátidos, isópodos, grillos, oligoquetos y especies eventuales que consuman guano, sin permanecer en él.

La información que entra al subsistema cueva, eventualmente llega en cuatro formas, denominadas antes G1, G2, G3 y G4, no siempre en este orden. El proceso puede iniciarse en G1, es decir, a través de las entradas y salidas de la cueva y aun grietas, recorridos por donde ingresan las corrientes de agua con materia orgánica e inorgánica, luego se producen los depósitos de materia dentro de la cueva, sobre los cuales se inicia la labor de los descomponedores. Estos depósitos no son las acumulaciones de guano, aunque pueden ser frecuentados por especies que también se alimenten de guano. Son observados cerca de estos lugares, consumidores secundarios, como *H. cervinus*, ¿qué sucedería si este consumidor se enferma?, puede ocurrir que sea víctima de canibalismo por parte de miembros de su especie, como se constató, o que muera y entre a formar parte de la materia orgánica en descomposición.

Otra entrada de información es G2, quirópteros, que aportan al subsistema guano y restos de semillas, hasta formar cúmulos de 20 a 80 cm de espesor en la cueva del murciélago (caverna secundaria). Son las acumulaciones de guano, los verdaderos nidos de comida o fuentes de energía, allí crece y se reproduce la población guanófaga, además de servir de alimento a otras especies, dentro de la cadena trófica. Si es G3, o biomasa representada en dípteros, que llega al ciclo de materia-energía, entonces su objetivo es depositar sus huevos en el guano, además de sus ácaros. Estos ectoparásitos pueden seguir dos caminos, permanecer en el guano como huésped de las especies guanófagas o ser huésped de *H. cervinus*, principal consumidor en este territorio. Es posible que este ácaro, también sea huésped de los eventuales grupos "sociales" de *H. cervinus*. Los grupos "sociales" pueden ser el resultado de una cooperación entre miembros de la misma especie, para obtener mejores resultados en la caza de *Hadenoecus* sp, aunque no necesariamente deban compartir la presa. En este caso, la única ganancia, sería la certeza probable de tener éxito en la labor de cacería. Otra posible respuesta a la presencia de estos grupos, es el tener que compartir un espacio muy pequeño, en la entrada de la cueva, con estrechos límites territoriales. Límites que son más amplios, para las especies que se encuentran en el interior de la cueva.

Existe la duda de si *Hadenoecus* sp, es o no un consumidor primario; en caso afirmativo, sería consumidor de la materia orgánica o de los cúmulos de guano; en caso negativo, sería un consumidor de la pobla-

ción guanófaga. De hecho, esta especie se encuentra, por lo general, cerca de los cúmulos de materia orgánica.

Finalmente, si la información es G4, o sea otras arañas que compiten directa o indirectamente con *H. cervinus* por fuentes de energía, puede tratarse de arañas de menor tamaño, que ingresan a la cueva en busca de la población guanófaga, o son especies de arañas tejedoras, que construyen sus telarañas cerca del suelo y de las acumulaciones de guano. Si se trata de especies de mayor tamaño, como *Stenostygnula* sp, compiten directamente con *H. cervinus*, aun en la caza de ortópteros.

El flujo de energía finaliza parcialmente, en las especies carnívoras, que al morir pueden ser alimento de otras especies, o ser transformadas por los descomponedores.

Observaciones en cautiverio

Los ejemplares, cinco en total, se adaptaron rápidamente a las condiciones del terrario, generalmente se observaron sobre las paredes y sobre el techo del mismo. Aunque se observó una disminución en sus movimientos, las variaciones en el peso de los ejemplares, durante los dos meses y medio que permanecieron vivos, fueron mínimas.

- **Orientación.** Un ejemplar macho adulto, perdió la pata anteniforme izquierda y se observó el cambio de dirección en la orientación. El ejemplar se desplazaba, palpando con la extremidad derecha, girando en sentido contrario a las manecillas del reloj.
- **Ataque.** Se observó cómo uno de los machos perseguía a otro ejemplar macho de menor tamaño, esto se realizó en un tiempo de tres a cuatro horas; el macho más grande seguía rápidamente a su contendiente, moviendo sus pedipalpos, además presentaba sus órganos opistogeminados (órganos sexuales masculinos) visibles. En general, los movimientos de defensa y ataque en los dos contendientes, son similares a los observados en el hábitat.
- **Muerte.** La muerte de cada uno de los especímenes se debió a un ectoparásito, *Macrocheles* sp, ácaro que probablemente se encontraba en el guano procedente de la cueva. Los ácaros penetraron al interior del abdomen, a través del poro anal, y devoraron el interior del espécimen, dando muerte así a cada uno de los ejemplares.

Discusión

El aislamiento de caverna, en la Cueva del Indio, es tan sólo probable, pero no estricto, dado que el ecosistema cueva depende energéticamente para subsistir, de los flujos de energía del exterior. Aunque alguna cantidad de energía-materia permanezca en el interior de la cueva, las corrientes de agua se encargan de arrastrar gran parte de esta mate-

ria hacia el exterior, a través de las corrientes freáticas que deben desembocar en el río Suaza. Así, la cueva del indio forma parte integral del movimiento cíclico de energía en el sistema bosque.

Debido a las bajas condiciones de energía en la cueva, el espacio vital o territorio más propicio para sobrevivir debe ser compartido, aun por organismos no gregarios como *H. cervinus*. Dada su tendencia a convertir en presas a sus congéneres. Sin embargo, según Weygoldt (1977), en ejemplares de *H. alces*, el canibalismo es frecuente aun bajo condiciones de espacio suficiente y con suficiente suplido de comida. Es probable que para *H. cervinus*, sea el canibalismo una respuesta para evitar el aumento excesivo de la población, o el éxito de ejemplares débiles al obtener descendencia. Aunque de hecho, la cantidad de energía empleada para aparearse debe ser muy alta, debido a la enorme cantidad de tiempo invertido para realizar las copulaciones.

Aunque se observaron pequeños "grupos sociales" de *H. cervinus*, igualmente existe un gran número de ejemplares que prefieren permanecer solos, dominando un territorio ciertamente grande y, que además, siempre tiene en común la presencia de guano, corrientes de agua y, en ocasiones, ortópteros.

Las relaciones que *H. cervinus* mantiene, principalmente con especies troglóxenas, como *Stenostygnula* sp, no son muy claras; de hecho, el objetivo de *Stenostygnula* al ingresar a la cueva, es obtener alimento o resguardo. Por lo que *H. cervinus* debe impedir su acceso, como se observó en alguna ocasión.

El modelo es un intento por explicar las relaciones ecológicas en la Cueva del Indio, pero es necesaria mayor investigación de campo para comprender la competencia y los tipos de relación ecológica que probablemente han influido sobre la evolución de las diferentes conductas sociales en las especies de la Cueva del Indio.

Conclusión

Dentro de las relaciones ecológicas de la Cueva del Indio, los quirópteros son los mayores aportadores de materia-energía, guano, e indirectamente propician casi la totalidad de las relaciones directas e indirectas entre la población cavernícola. Igualmente, *H. cervinus*, como el predador más grande que habita esta cueva, saca buen provecho de las condiciones físicas de la misma, al "agruparse" en el espacio vital, para obtener mejor resultado en la caza de especies troglóxenas.

Finalmente, mediante cada nivel trófico fluye la energía-materia desde el sistema (bmh-MB) hasta el subsistema cueva, para terminar en las acumulaciones internas de materia orgánica o en las corrientes de agua, que regresan al exterior de la cueva.

Agradecimientos

Los autores agradecen al doctor Giovanni Marcelo Iafrancesco, por la iniciativa y colaboración en la realización del presente trabajo.

Se agrade al Inderena y a sus funcionarios, doctor Alvaro Soto, por los permisos para ingresar y trabajar en el Parque Nacional Natural Los Guácharos. A los funcionarios en el parque, doctor Jorge Mayorga, y a los inspectores Juan, Argemiro, Simón y Uriel.

Se agradece al doctor Diomedes Quintero A., por sus consejos, correcciones e inagotable paciencia ante nuestras dudas. En el presente trabajo identificó algunos de los especímenes enviados al Museo de Invertebrados, Universidad de Panamá.

Se agradece al doctor Peter Weygoldt, Albert-Ludwigs Universität, R.F.A., por su colaboración al enviarnos material bibliográfico de autoría propia.

Se agradece al doctor Herbert Levi, Museum of Comparative Zoology, U.S.A., por su colaboración en la identificación de opiniones, además por el envío de material indispensable para nuestra investigación.

Igualmente, se agradece al doctor J. R. Tamsitt, quien a través del Royal Ontario Museum, Canadá, nos envió material de referencia. A los doctores Fabio Chaparro y Fernando Palomino, por la colaboración en el desarrollo de la investigación en *H. cervinus*. Al señor Rafael Otavo, Universidad de La Salle, por sus sugerencias y correcciones en la elaboración del modelo.

A la memoria de los doctores Apolinar María, F.S.C., y Nicéforo María, F.S.C., iniciadores y forjadores del Museo de La Salle.

BIBLIOGRAFIA

- BARR, T. 1968. *Evolutionary biology: Cave ecology and the evolution of troglobites*. Springer-Verlag. New York.
- DEMATTEIS, G. 1975. *Manual de Espeleología*. (1a. ed.). Editorial Labor S.A.
- EMLEN S., ORING L., 1977. *Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems*. *Science*, 197 (4300):215-223.
- ESPINEL, S. 1977. *Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia*. IGAC, 13(11): 133-146.
- JEANNEL, R. 1943. *Les fosiles vivants des caverns*. Editions Gallinard. Paris.
- LEWONTIN, R. 1978. *Adaptation*. *Scientific American*, 239(4):157-169, Oct.
- MAY, R. 1978. *The evolution of ecological systems*. *Scientific American*, 239(4):119-131, Oct.
- QUINTERO, D. 1979. *Comportamiento ritualístico: amenaza y sumisión en Paraphrynus laevifrons (Pocock) de Panamá*. *Cuaderno de Ciencias*, 3:5-14.
- RAMIREZ, J., S.J. 1954. "La maravillosa cueva del Guácharo". *Rev. Acad. Col. Cienc. Fis. Nat.*, 9(35):146-152.
- SLOAN, W. 1976. *Evolution on the level of Communities*. *Science*, 192:1358-60, Jen' 25.
- WEYGOLDT, P. 1977. *Coexistence of two species of whip spiders (Genus Heterophrynus) in the neotropical rain forest (Arachnida, Amblypygi)*. *Oecología (Berl.)*, 27: 362-370.