

GIORGIO COLOMBETTA, ROBERTA SOLDÀ, TULLIA ZETTO*,
PIETRO BRANDMAYR *

**RITMO RIPRODUTTIVO E HABITAT DI UN COLEOTTERO TROGLOBIO
NELLA GROTTA DELLE TORRI DI SLIVIA
TYPHLOTRECHUS BILIMEKI TERGESTINUS MÜLLER
(COLEOPTERA, CARABIDAE, TRECHINAE)**

RIASSUNTO

Durante gli anni 1983 e 1986-87 è stata studiata, con trappole a caduta e raccolte dirette, la popolazione del Coleottero Carabide troglobio *Typhlotrechus bilimeki tergestinus* Müller della Grotta delle Torri di Slivia. Per avere un quadro migliore della variazione annuale dell'entità della popolazione sulla cima del cono detritico, essa è stata studiata anche in modo relativo esprimendola in numero di catture/h.; la dissezione di circa 10 - 20 individui ogni mese ha permesso di valutare lo stato di maturazione delle gonadi.

Allo stesso tempo, in cinque stazioni diverse, venivano rilevate temperatura ed umidità relativa dell'aria e temperatura del suolo. Sulla cima del cono detritico la temperatura dell'aria scende, durante l'inverno, a 3 - 5°C, da maggio ad ottobre/novembre aumenta sino ad 8°C e l'U.m. raggiunge il 100%.

La distribuzione della specie studiata, all'interno della grotta, mostra un massimo di densità sulla cima del cono detritico, ricco di humus, ed un minimo alla base del cono. Il numero di individui presenti raggiunge il massimo durante l'«estate della grotta» coincidente con i mesi da giugno a settembre. L'ovodeposizione ha luogo da giugno ad ottobre ed il numero di uova mature varia da 2 a 14 per individuo. Il ritmo di ovodeposizione è più chiaramente sincronizzato con la variazione delle condizioni microclimatiche di quanto non lo sia la comparsa degli individui immaturi.

T. bilimeki sembra essere un Carabide univoltino con ovodeposizione estiva, sviluppo larvale della durata di almeno un anno e 4 stadi larvali, impupamento in inverno e maturazione delle gonadi sincronizzato probabilmente dall'aumento della temperatura in primavera. Nel complesso un ciclo generazionale di due anni, con ibernazione delle larve che lo fa assimilare alla maggior parte dei Trechini epigei europei. Ne abbiamo dedotto che la periodicità della popolazione di *Typhlotrechus* potrebbe essere spiegata in termini di regolazione esogena, come risposta di un coleottero potenzialmente non periodico alle condizioni climatiche della grotta che presenta una stagionalità annuale. Sono comunque necessarie ulteriori ricerche sulla biologia di queste popolazioni e sul loro ciclo vitale.

Indirizzo degli autori:

G. Colombetta - Via E. Elia, 2 - 34135 Trieste

R. Soldà - Via dei Narcisi, 1/1 - 34134 Trieste

* Prof. T. Zetto e Prof. P. Brandmayr

Dipartimento di Ecologia - Università della Calabria - 87036 Arcavacata di Rende (Cosenza)

SUMMARY

Reproduction rhythm and habitat of a cave beetle in the Triestine Karst: Typhlotrechus bilimeki tergestinus Müller, (Coleoptera, Carabidae, Trechinae).

The population of the troglobite Carabid beetle *Typhlotrechus bilimeki tergestinus* Müller living in the «Grotta delle Torri di Slivia» (39 VG) was studied during the years 1983 and 1986-87 by means of Barber pit-falls and visual collecting. To get the best picture of the annual changes in the population size on the top of the debris-cone, estimates were carried out on a relative basis, by comparing the number of individuals/collecting hour, and checking the status of the gonades by monthly dissections of 10-20 specimens.

At the same time, temperature and rel. humidity records were carried out on five sites of the cave, characterized by bidirectional and intermittent air flow: during the winter, dry-cold air enters the cave and temperature drops to 3-5°C; from May to October/November, temperature rises to 8°C and the r.H. to 100%.

The microdistribution of the beetle in the cave shows a strong maximum density on the humus-rich top of the debris-cone, at the bottom of the shaft (here, the r.H. mean is also the highest: 99%. Each year the females probably show noticeable migrations from some lateral small caverns, to get better oviposition sites and prey on the top of the cone. No indications were obtained about the importance of the flow of individuals from-and into the crevice system around the cave.

The population size of *T. bilimeki* reaches its maximum during the «cave summer», in normal years from June to September (in the small lateral caverns the population is stabler). The fluctuation of the new generation (tenerals) is less pronounced; the highest percentage of immature adults has been found in winter, the highest number in May (1987). Oviposition takes place from June to October, the number of mature eggs varies from 2 to 14 (both ovaries summed together). The oviposition rhythm is more clearly synchronized than the appearance of tenerals.

T. bilimeki seems to be an univoltine beetle with oviposition in summer, larval development lasting at least one year (4 instars, peak of larvae III and IV in autumn), pupation in winter (peak), gonad maturation not conditioned by dormancies and probably synchronized by the temperature increase in the spring. On the whole, it is a «two year generation cycle» that resembles the patterns shown by autumn breeders living at suboptimal temperatures (gonad maturation delayed). Most epigeal Trechines of Europe are autumn breeders (larval hibernation).

We argued that the periodicity of the *Typhlotrechus* population could be explained in terms of exogenous regulation («cycle ecologique» according to some French authors), as a response of a potentially non-periodic beetle to the annual seasonality of the cave climate conditions. Deleurance found an aperiodic oviposition pattern in the «chamber froide».

Exogenous periodicity seems to be very common among troglobite Carabids, but in *Typhlotrechus* the cave-life adaptations (low fecundity, oligotrophic preference, etc.) are not markedly advanced. Thus, further investigations on population biology and on the regulation of the life cycle are needed.

ZUSAMMENFASSUNG

Fortpflanzungsrhythmus und Habitatbindung eines Höhlenkäfers im Triester Karst: Typhlotrechus bilimeki tergestinus Müller (Coleoptera, Carabidae, Trechinae).

Die Population des troglobionten Carabiden *Typhlotrechus bilimeki tergestinus* in der «Grotta delle Torri di Slivia» (39 VG) wurde in den Jahren 1983 und 1986-87 in monatlichen Abständen mit Barberfallen und durch direktes Aufsammeln studiert. Ein Teil der Adulten wurde seziiert, gleichzeitige Mikroklimamessungen ergaben für die Höhle eine Sommertemperatur von ungefähr 8°C, eine Wintertemperatur von 4°C, eine Luftfeuchtigkeit die sich nur während des Sommers an die Sättigung nähert.

Die höchste Populationsdichte wurde im oberen Teil der humusreichen Steinhalde, die geringste am Fusse des 30 Meter tiefen Schachts festgestellt. Die Weibchen sind hier besonders konzentriert, wahrscheinlich aufgrund der tropisch und mikroklimatisch optimalen Bedingungen der Schutthalde.

Populationsphänologisch zeigt *T. bilimeki* ein Maximum während des Höhlensommers (Juni-September), frisch geschlüpfte Adulten sind das ganze Jahr nachzuweisen, aber sie bilden nur im Winter den grössten Prozentsatz der Population, ein deutliches Minimum gibt es im Spätsommer. Die Eiablage reicht dagegen nur von Juni bis Oktober, und scheint daher deutlicher synchronisiert. Im Bezug auf den Lebenszyklus ist *T. bilimeki* sehr wahrscheinlich univoltin, mit Eiablage im Sommer, Larvalentwicklung (4 Stadien) länger als ein Jahr, Verpuppung im Winter, Gonadenreifung dormanzfrei, durch die Temperaturerhöhung des Frühlings synchronisiert.

Die Jahresperiodizität von *T. bilimeki* wurde hier als exogene Steuerung eines potentiell aperiodischen Jahreszyklus gedeutet, was aber erst durch weitere Populationsstudien bestätigt werden kann.

1. Scopo della ricerca

Typhlotrechus bilimeki Sturm è un Coleottero Carabide della tribù dei Trechini che popola molte cavità del Carso Triestino, tra cui anche la grotta delle Torri di Slivia, ove è relativamente abbondante. Gli autori della prima metà del secolo, su base puramente morfologica, avevano formulato l'ipotesi che si trattasse di un adattamento piuttosto recente all'ambiente sotterraneo.

La moderna biospeologia, a partire dagli anni '60, ha approfondito notevolmente la conoscenza anche sulla biologia, sulla fisiologia e sul comportamento degli organismi animali che popolano il mondo ipogeo. Molto si parla soprattutto del ritmo riproduttivo ed in genere delle funzioni vitali di questi organismi, i quali, già per fatti banalmente morfologici, come la mancanza o la rudimentazione degli occhi, difficilmente possono rispondere alle variazioni cicliche dei segnali temporizzatori primari: l'alternanza del dì e della notte ed il variare annuo del fotoperiodo. La stessa temperatura costante, ben nota per le caverne, fa sì che le manifestazioni salienti della vita riproduttiva del singolo individuo e della popolazione risultino aperiodici, senza traccia di ritmo stagionale. Altre ricerche, però, fanno pensare che l'aperiodicità degli organismi sotterranei sia più un «limite» al quale tende il loro percorso evolutivo, che non un dato di fatto concretamente riscontrabile. Su questa varietà di osservazioni si innesta poi il sospetto che molti dei cicli effettivamente osservati siano cicli annuali a determinismo puramente esogeno (i cosiddetti cicli ecologici della Scuola Francese di biospeologia), cioè che gli organismi ipogei, almeno quelli troglobi, siano in realtà tutti potenzialmente aperiodici, nel senso che sono regrediti, a livello di genoma, tutti i principali meccanismi temporizzatori del ciclo biologico.

Lo studio di *T. bilimeki* è, dunque, un primo passo per vedere che cosa succede realmente in un organismo ipogeo di recente adattamento ed in condizioni di oscillazioni ben evidenti dei fattori temperatura ed umidità. Infatti, prima di passare alla sperimentazione in laboratorio, che sola potrà chiarire la natura genetica o meno del ciclo osservato, è necessario appurare con quali modalità ed in quali condizioni il ciclo biologico dell'animale si svolge nel suo ambiente naturale.

Materialmente le ricerche sono consistite in misure microclimatiche, prelievo periodico di esemplari con metodologie standard ed esame del loro status riproduttivo in laboratorio, nonché analisi della microdistribuzione di questa specie all'interno della grotta.

Come sede della ricerca è stata scelta la grotta delle Torri di Slivia, luogo classico di ritrovamento della sottospecie *tergestinus* Müller, oltre che per la relativa abbondanza di esemplari in attività sulla sommità del cono detritico, anche per la facilità di accedervi grazie all'ingresso artificiale aperto dal 1966.

Gli autori colgono qui l'occasione per ringraziare la Società Adriatica di Speleologia, ed in particolare i Signori Erwin Pichl e Sergio Dambrosi per aver cortesemente fornito le chiavi di accesso alla cavità.

2. La Grotta delle Torri di Slivia (22/39 VG)

La grotta delle Torri di Slivia si situa, nell'ambito del Comune di Duino Aurisina, in prossimità della Strada Statale n. 202, aprendosi con un pozzo verticale a circa 120 m dall'arteria, in vicinanza del cavalcavia della linea ferroviaria Aurisina-Sistiana.*

Questa grotta fa parte di un più esteso «sistema di grotte» che si apre in una zona che, dal punto di vista geomorfologico, è particolarmente fratturata (vi si notano importanti incroci di fratture SE-NW e SW-NE con ESE-WNW. Si tratta della «formazione di Aurisina», nella quale

FORTI (1967) raggruppa tutti i tipi litologici di età Cretacica superiore e soprastanti la «formazione di Slivia».

Al fondo del pozzo si incontra il cono detritico formato da una imponente sovrapposizione di materiali litologici di diverse dimensioni e di materiale organico. La cima del cono in particolare, è ricoperta, per alcuni metri quadrati, da uno spessore di argilla costantemente intriso d'acqua (punto 1 della figura 1). Attorno ad esso, un paio di metri più in basso, c'è una fascia di terriccio e sassi dalla granulometria millimetrica e centimetrica coperta da foglie che sembra costituire un ambiente ottimale per *T. bilimeki*, per la notevole umidità ed in quanto più facilmente percorribile in profondità per la sua minor compattezza.

Scendendo lungo il cono detritico, in direzione SW, si arriva, dopo una discesa di circa 40 m, a quota 52 m s.l.m. alla base del cono, formata da elementi litologici di consistenza maggiore (punto 3 di figura 1). Il suolo ridiviene compatto, coperto di argilla e di elementi concrezionati, ed assume andamento suborizzontale per una ventina di metri sino ad una ripida salita che porta, tra massi di crollo, alla caverna superiore posta circa 7 metri più in alto. Qui si incontra il sentiero turistico in calcestruzzo costruito dalla Società Adriatica di Speleologia e non ancora completato (punto 4 di figura 1). Evitando di salire a sinistra verso l'ingresso artificiale, si procede in direzione del fondo della caverna, prima tra le imponenti stalagmiti che hanno dato il nome alla grotta e poi tra giganteschi massi di crollo. Un po' prima del fondo, caratterizzato dalla presenza di numerose concrezioni stalattitiche e stalagmitiche, c'è una depressione coperta da un sottile strato di argilla (punto 5 di figura 1).

I dati microclimatici rilevati sino ad oggi nella Grotta delle Torri di Slivia sono molto scarsi. Il 6.1.1885 è stata rilevata la temperatura di 9°C, riportata da BERTARELLI e BOEGAN (1926). G. A. PERKO il 23.4.1906 rileva 13°C alla base del cono detritico, 10°C al centro ed 8,5°C al fondo della grotta. Questi dati non corrispondono a quelli riscontrati nella presente ricerca.

Attualmente, nel Carso Triestino, le uniche osservazioni meteorologiche ipogee vengono eseguite nella Grotta Gigante (dal 1950) e nella grotta sperimentale Doria (dal 1957), con regolari e sistematiche misurazioni dei fattori topoclimatici e microclimatici ipogei (POLLI, 1953; 1969).

3. Cenni sui fattori climatici nell'ambiente sotterraneo

G. RACOVITZA (1967) e ANDRIEUX (1971 b) hanno definito il topoclimate di una grotta come l'insieme dei fenomeni fisici che hanno luogo nella sua atmosfera. Accanto all'assenza di luce, gli elementi fisici più importanti del topoclimate di una grotta, quelli a cui è più strettamente legata l'esistenza delle forme viventi cavernicole, sono dati dalla temperatura dell'aria e del suolo e dall'umidità relativa dell'aria. Un altro fattore molto importante è rappresentato dal regime di ventilazione che, risultando specifico a seconda della forma della cavità considerata, ha reso possibile la classificazione delle cavità sotterranee secondo tre categorie topoclimatiche principali (G. RACOVITZA, 1975):

1) grotte a ventilazione unidirezionale, corrispondenti al tipo di cavità a due o più aperture;

*) Dati Catastali

GROTTA DELLE TORRI DI SLIVIA (*Pečina v Lazcu - Tropfsteinhöhle von Slivno*) Reg. 22/39 VG
CTR 5000 · 109042 Sistiana
Long. 13°39'9"8 · Lat. 45°46'2"1
Coordinate UTM: Carta IGM 1:50.000 Grado, ed. 1/1967 UL 955691
Quota di ingresso m 111; prof. m 60; pozzo est. m 30; lungh. m 315
Ril. C. Doria 6.1.1885

- 2) grotte a ventilazione bidirezionale permanente, corrispondenti al tipo di cavità orizzontali ad una sola apertura;
- 3) grotte a ventilazione bidirezionale intermittente, corrispondenti al tipo di cavità ad una sola apertura, ascendenti o discendenti (le cosiddette grotte «calde» o «fredde» secondo la nomenclatura di JEANNEL, 1926).

Tale classificazione tiene dunque in considerazione il senso e la periodicità delle correnti d'aria, conformemente alla terminologia di ANDRIEUX (1971 a), il primo autore che definisce le nozioni di ventilazione uni- e bidirezionale.

È da tener presente, comunque, che le cavità sotterranee possono presentare caratteristiche topoclimatiche diverse per molti altri fattori e che ogni cavità può distinguersi per certi elementi peculiari. Il valore della suddetta classificazione sta nel mettere in evidenza le considerevoli differenze topoclimatiche che si manifestano nei principali tipi di grotta e che influiscono sulle condizioni di esistenza della fauna sotterranea. Distribuzione e norma di reazione di questi animali sono influenzate, infatti, dai diversi fattori topoclimatici e dalle loro variazioni nel tempo e nello spazio che, per quanto molto ridotte rispetto a quelle verificabili nell'ambiente esterno, sono sempre sufficientemente ampie da essere percepite, grazie ad un sistema sensoriale particolarmente raffinato.

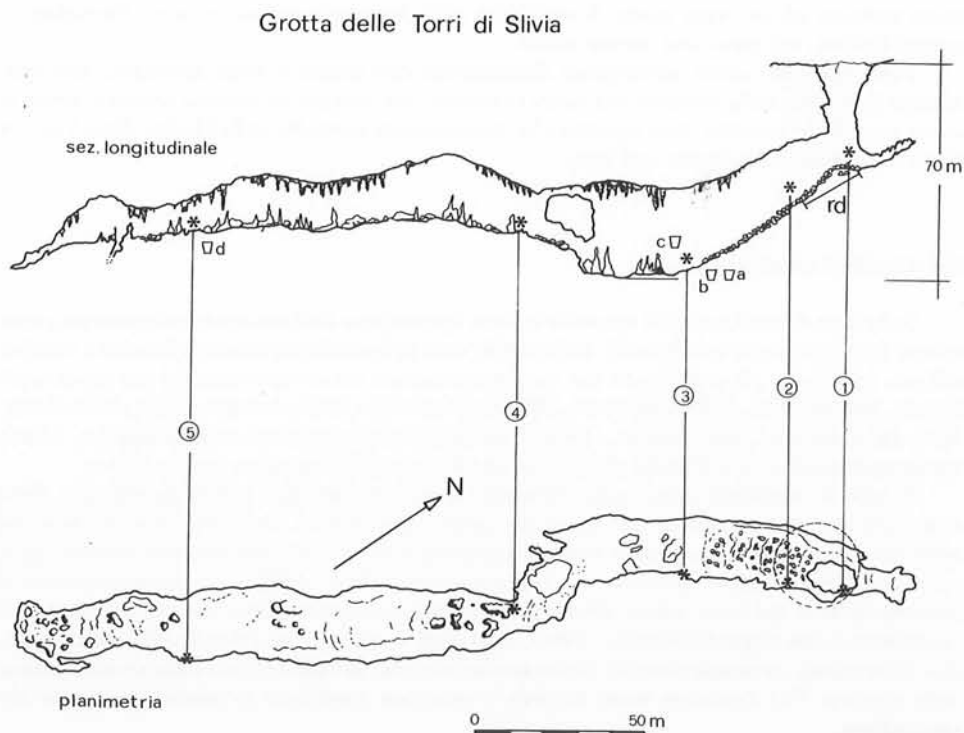


FIG. 1 - Sezione longitudinale e planimetria della Grotta delle Torri di Slivia (rilievo 1960 - Ambroso - Catasto Regionale delle Grotte). Stazioni microclimatiche e di raccolta diretta: 1. cima cono; 2. parete destra (SE); 3. base cono; 4. centro grotta; 5. fondo grotta; rd. raccolta diretta. Stazioni di raccolta con trappole a caduta: a. e b.: trappole presso stazione 3.; c.: trappola presso parete sinistra; d.: trappola presso stazione 5.

La Grotta delle Torri rientra dunque nel tipo 3 di G. RACOVITZA, in quanto grotta «fredda» a morfologia discendente con un'unica apertura. La ventilazione è quindi del tipo «bidirezionale», con il cambiamento di direzione dell'aria dall'inverno all'estate e viceversa. D'inverno l'aria fredda e pesante penetra nella cavità, abbassando i valori della temperatura e dell'umidità relativa, con un effetto estremamente limitante per la vita cavernicola, mentre durante l'estate il ricambio dell'aria dipende anche dall'innalzamento del livello freatico che arricchisce l'aria di umidità e provoca, nel contempo, la sua lenta risalita nell'ambito della cavità.

3.1 *Temperatura dell'aria*

Tenendo conto di quanto detto finora, è importante rilevare che la temperatura di una cavità, oltre ad essere influenzata dalla latitudine e dalla quota, essendo di norma corrispondente alla media annua della temperatura esterna, dipende anche dalla forma e dalla profondità a cui essa si trova. Come già accennato, le grotte ascendenti sono generalmente più calde di quelle discendenti. La profondità di una grotta raramente implica un aumento del grado geotermico a causa delle caratteristiche fisiche della roccia calcarea, che, essendo fittamente fessurata, lascia libera l'entrata dell'aria esterna (SBORDONI, 1969). Queste considerazioni fanno pensare ad un certo grado di variabilità della temperatura, sia in cavità formatesi in regioni diverse, sia entro una stessa cavità.

Trattandosi di cavità sotterranea discendente con pozzo a larga apertura, non vale dunque la «regola della temperatura quasi costante, con limitata escursione annua e simile ai valori medi della località». Ciò significa che le condizioni termiche della Grotta delle Torri di Slivia richiedono un'indagine «ad hoc».

3.2 *Umidità relativa dell'aria*

Sulla base di studi condotti riguardo lo stato igrometrico dell'atmosfera sotterranea come fattore limitante la vita cavernicola, molti autori concordano nel considerare l'umidità relativa dell'aria l'elemento più importante per la determinazione del comportamento dei cavernicoli (BEDEL, SIMON, 1875; de PEYERIMHOFF, 1906; E. RACOVITZA, 1907; JEANNEL, 1926, 1943; FAGE, 1931; DELEURANCE, 1963; VANDEL, 1964). L'esistenza degli organismi troglobi appare, infatti, legata strettamente alla stabilità dello stato igrometrico dell'atmosfera in cui vivono.

In questo ambiente sono frequentissime le specie stenoigre («stenoigrobiosi»). Esse mostrano estrema sensibilità agli scarti del grado igrometrico, sensibilità che risulterebbe addirittura maggiore di quella degli stessi strumenti di misura e che li farebbe soccombere già al verificarsi di minutissime variazioni di temperatura (SBORDONI, 1969). La perdita del potere di autoregolazione del flusso idrico attraverso i tegumenti (traspirazione) sarebbe un elemento caratteristico dei troglobi (VANDEL, 1964), cioè degli organismi più strettamente adattati alla vita sotterranea, probabilmente in connessione con una semplificazione della stratificazione della cuticola. Ciò costringe molti troglobi a ricercare condizioni di umidità prossime alla saturazione.

Per quanto riguarda le grotte carsiche, la loro atmosfera è generalmente satura di vapore acqueo ed il grado di Ur è compreso nella maggioranza dei casi tra il 95 ed il 100% e differisce molto da quello dell'aria all'esterno, come accade normalmente nei paesi temperati. Anche in tali grotte, però, la speleofauna specializzata occupa solamente quei siti che possono garantire un costante ed elevato grado di umidità (SBORDONI, 1969).

Un altro fattore limitante importante, accanto all'Ur, è il tasso di evaporazione che influisce in modo diverso in relazione al tipo di grotta: se il suo andamento è subverticale o verticale, le parti più profonde presentano generalmente un tasso di evaporazione eccezionalmente basso, mentre in prossimità degli ingressi si verificano le massime variazioni stagionali e giornaliere di tale fattore che determina, così, un'oscillazione stagionale del limite di abitabilità della grotta. Difatti, la formazione di gradienti tra masse d'aria a diversa temperatura, cambiamenti di pressione e la presenza di venti direzionali di superficie determinano l'instaurarsi di una circolazione all'interno delle cavità che, come abbiamo già visto, risulta «respirare», «esalando» aria durante l'estate ed «inalando» aria più fredda e più secca durante l'inverno. Quando l'aria esterna entra in una cavità si riscalda alla temperatura in essa presente, ne abbassa la temperatura e l'Ur, determinando un notevole aumento del tasso di evaporazione.

Le ricerche di JUBERTHIE (1969 a) hanno dimostrato, in tal senso, che il comportamento di *Aphaenops cerberus* è molto più sensibile alle variazioni dell'Ur che a quelle della temperatura, essendo l'evaporazione prodotta in seguito ad un'inversione del regime di ventilazione la causa primaria della riduzione del numero di individui della popolazione.

4. *Typhlotrechus bilimeki* Sturm

Questo Trechino presenta una distribuzione nord-dinarica (o nord-illirica) ed è noto del Carso Triestino e Monfalconese, della Slovenia e della Croazia occidentale, di qualche grotta della Bosnia occidentale e della Dalmazia (sopra Zara). In questo areale, che si estende essenzialmente su rocce carsiche, *T. bilimeki* è rappresentato da un complesso di almeno 15 sottospecie descritte da diversi Autori, per non parlare delle numerose «varietà» delle medesime, a testimonianza del fatto che il flusso genetico fra le diverse popolazioni di *T. bilimeki* non è probabilmente dei più elevati, il che favorisce una certa divergenza morfologica delle popolazioni, anche su distanze di pochi chilometri. Della Grotta delle Torri di Slivia, sede della nostra ricerca, ad esempio, venne descritta la sottospecie *tergestinus* Müller. Già per il vicino «Carso o Opacchiasella» lo stesso Autore (1926) descrive la varietà *monfalconensis*, che in pratica occupa il Carso Monfalconese a nord del monte Hermada, mentre a sud di Trieste è nota la ssp. *histrus* Müller e nella Slovenia occidentale la ssp. *hauckei* Ganglbauer e così via. Il genere *Typhlotrechus* comprende un'unica altra specie, *T. velebiticus* Ganglbauer, noto della Croazia litorale. Per l'articolazione sistematica del genere rimandiamo a CASALE e LANEYRIE (1982) ed alla letteratura ivi citata.

Le notizie sulla biologia di questo Trechino sono molto scarse e si riducono a delle osservazioni effettuate in «camera fredda», alla temperatura costante di $8^{\circ}\pm 1^{\circ}\text{C}$ su *Typhlotrechus bilimeki dimnicensis* (DELEURANCE-GLAÇON, 1963). Non è nota la durata dello sviluppo embrionale, nessuna delle uova raccolte dall'autrice si è sviluppata, mentre più larve si sono schiuse da uova sfuggite alle osservazioni della Deleurance. Il primo stadio richiede, per il proprio sviluppo, una quarantina di giorni, il II e III rispettivamente 41 e 44 giorni. La durata del IV stadio è sconosciuta poiché le larve sono morte alla fine della muta. Ammettendo che uno stadio qualsiasi dei 4 noti duri circa 40 giorni, lo sviluppo completo della larva è stato valutato in circa 160 giorni, alla temperatura costante di allevamento di $8^{\circ}\pm 1^{\circ}\text{C}$. Le larve sono molto vivaci e voraci e si nutrono praticamente durante tutta la loro vita attiva. Da queste osservazioni risulta, comunque, che lo sviluppo di *Typhlotrechus bilimeki* non è di tipo «contratto», ma che anzi le larve, che comprendono quattro stadi di sviluppo, sono attive per tutta la durata della loro esistenza, probabilmente senza manifestare dormienze od interruzioni obbligatorie del loro sviluppo.

5. Habitat

Da Müller (1926) ricaviamo le notizie finora più complete sull'habitat di questa specie. Secondo quest'autore si tratta dell'«anoftalmo» più grande e più frequente del retroterra di Trieste e dell'Istria. Vive esclusivamente nelle cavità sotterranee: «nel Carso Triestino, soltanto in alcune foibe verticali e profonde dove è frequente sotto i sassi ed i detriti del cumulo di franamento, talvolta in luoghi ancora parzialmente rischiarati purchè sufficientemente umidi; nella zona più umida dei faggi, anche in caverne meno profonde ed orizzontali. Predilige i siti ricchi di guano di pipistrelli e colombi ove si trova vagante sul suolo e sotto i sassi». Il Müller lo dà circa ugualmente frequente in tutti i mesi dell'anno, anche d'inverno. Singoli esemplari immaturi sono stati osservati in gennaio (Grotta delle Torri e Luegg - Predjama), in marzo (Sgonico), in maggio (Opacchiasella - Opatje Selo, Castelnuovo - Podgrad), in settembre (Grotta delle Torri), in ottobre e novembre (Marcossina - Markovščina e Castelnuovo).

Si tratta dunque di una specie già strettamente legata all'ambiente ipogeo, frequente però soprattutto in cavità con ricco apporto di materia organica, il che fa presupporre un certo adattamento (alimentare) a condizioni di eutrofia dell'ambiente, a differenza di altre specie di Trechini, più strettamente troglobie e più marcatamente legate alla parte più interna della cavità e capaci di sopravvivere anche in un reticolo di fessure più povero di risorse (ad esempio alcune specie dei generi *Anopthalmus*, *Orotrechus*, *Aphaenopidius*, ecc., tanto per citare casi delle regioni carsiche).

Dalle poche righe di Müller si può ancora desumere un certo adattamento fisiologico a condizioni microclimatiche fresche e di elevata umidità, più facilmente riscontrabili in grotte dell'alto Carso (zona dei faggi) dove *T. bilimeki* conduce vita più superficiale. Nulla sappiamo, in realtà, della vera estensione ipogea dell'habitat di *Typhlotrechus*, per il quale si renderebbe quindi necessaria anche una indagine quantitativa sulla microdistribuzione delle popolazioni, sul tipo ad esempio di quella effettuata da BRANDMAYR ed altri (1980) sul legame di un carabide sfodrino semiendogeo al reticolo di fessure del carsismo superficiale, oppure a quella di JUBERTHIE ed altri (1980) e JUBERTHIE (1984) sulla presenza di questa specie nell'ambiente sotterraneo superficiale.

Dobbiamo ancora ricordare che la specie affine *Typhlotrechus velebiticus* conduce vita endogea e che le preferenze eutrofiche di *T. bilimeki* e la sua concentrazione su coni di detrito umidi e ricchi di nutrimento in terreno ricco di humus, fa pensare ad un adattamento ipogeo relativamente recente, secondo JEANNEL (1928) forse databile al Quaternario e più in particolare al periodo delle glaciazioni.

6. Il ciclo riproduttivo dei Carabidi Trechini con particolare riferimento a quelli Troglobi

Il ritmo riproduttivo dei Coleotteri Carabidi è oggetto di studio da mezzo secolo (LARSSON, 1939).

In Europa i tipi riproduttivi principali sono rappresentati da:

1) riproduttori primaverili (Frühlingstiere di LARSSON, 1939; spring breeders in THIELE, 1977 e PAARMANN, 1979); le uova vengono deposte in maggio-giugno e le larve si sviluppano rapidamente, senza interruzioni obbligatorie dell'accrescimento o dormienze, per impuparsi in tarda estate. La nuova generazione di adulti esce dal terreno e sverna per riprodursi a sua volta nella primavera successiva. Maschi e femmine mostrano una interruzione endogena della maturazione delle gonadi che, di solito, è controllata dal fotoperiodo e che corrisponde al periodo invernale;

2) riproduttori autunnali (Herbsttiere di LARSSON, 1939; autumn breeders di THIELE, 1977 e PAARMANN, 1979); le uova vengono deposte in tarda estate ed autunno e le larve che ne escono si sviluppano lentamente nel corso dei mesi invernali perchè soggette ad un blocco endogeno delle mute e dell'accrescimento, che può avvenire al secondo o al terzo stadio (parapausa termica, un tipo di dormienza che viene risolto sottoponendo lo stadio interessato ad un periodo più o meno lungo di basse temperature). La nuova generazione esce dal terreno nel corso della primavera successiva e matura durante l'estate con determinismo puramente esogeno.

Nei Carabidi trechini, che costituiscono uno dei gruppi maggiormente infeudati all'ambiente ipogeo, il ritmo riproduttivo è complessivamente poco studiato, soprattutto a livello sperimentale. LINDROTH (1945) discute fenologia e ritmo riproduttivo di 7 specie di *Trechus* (*discus*, *fulvus*, *obtusus*, *quadristiatus*, *rivularis*, *rubens* e *secalis*). Tutte le specie in questione sembrano riproduttori autunnali, l'eccezione di *Trechoblemus micros* è da verificare.

Anche dati inediti di BRANDMAYR indicano che la stragrande maggioranza di specie di *Trechus* sono a riproduzione autunnale e quindi decisamente periodica, con marcato ciclo stagionale. Il genere *Trechus*, però, è composto per lo più da specie con vita ed attività epigea o con adattamento appena accennato all'ambiente del suolo profondo, quindi tutte le specie hanno occhi bene o moderatamente sviluppati.

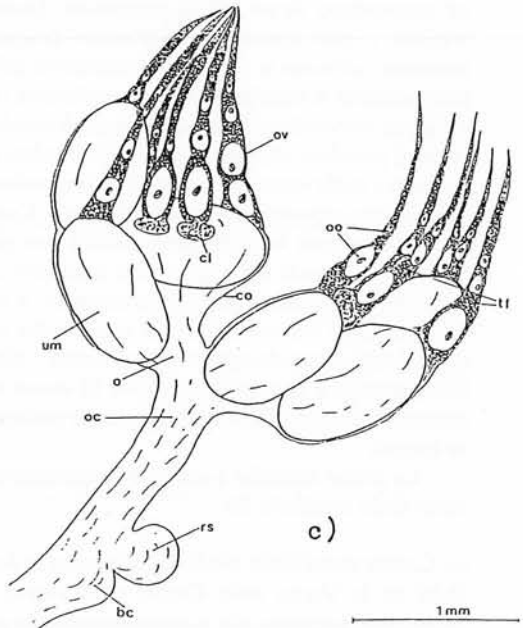
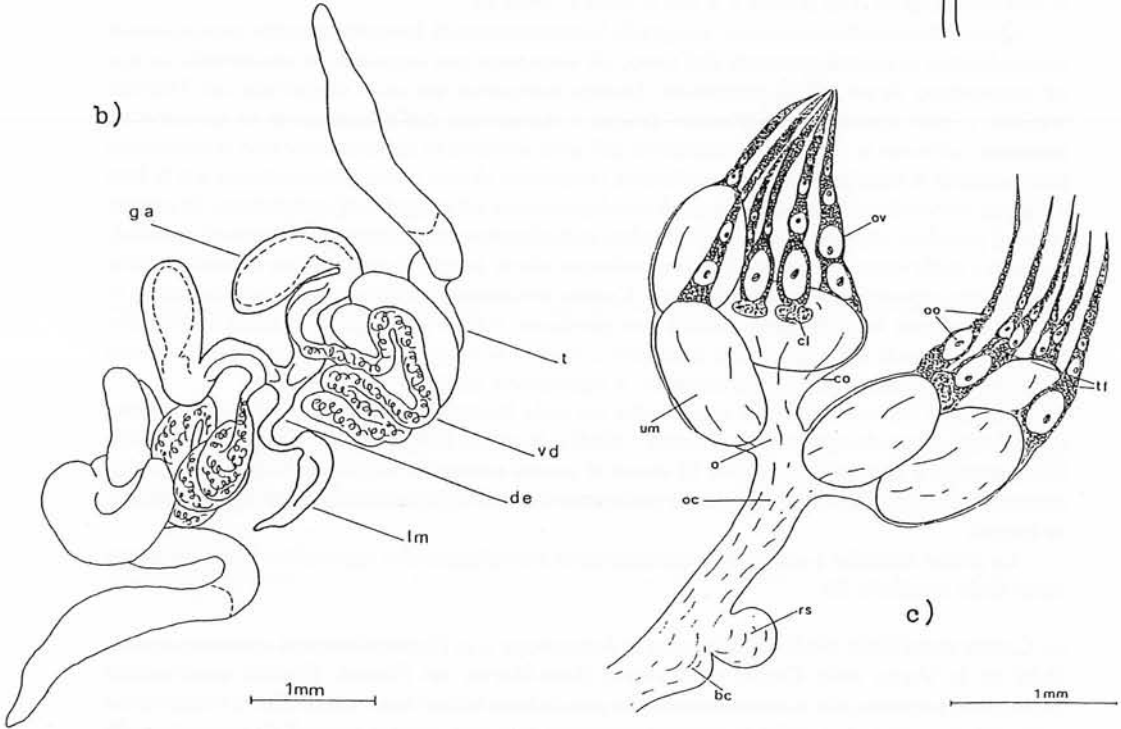
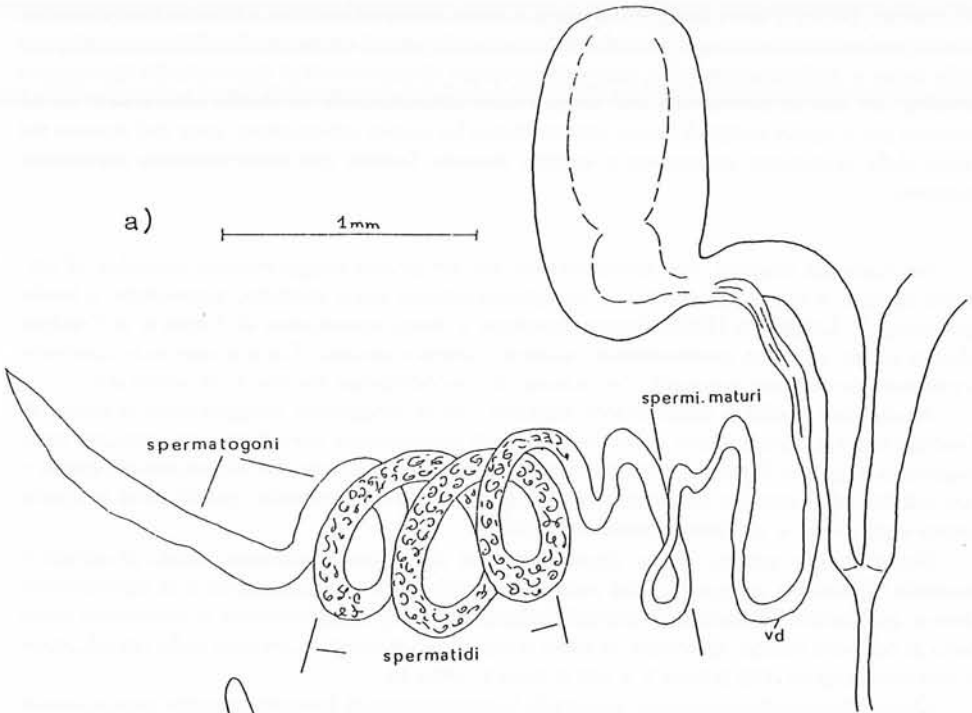
Nell'ambiente ipogeo invece (grotte, fessure del reticolo calcareo, suolo profondo o mantello eluviale) la stagionalità del ritmo riproduttivo tende a scomparire e la riproduzione diviene aperiodica. Dissezioni di animali catturati in natura ed allevamenti in condizioni quasi naturali (camere fredde) sembrano rivelare la mancanza di un ritmo annuale della riproduzione in trechini troglobi (DELEURANCE e DELEURANCE, 1964 b).

Questi Autori affermano che, malgrado la proporzione di femmine ovigere possa variare notevolmente in diversi momenti dell'anno, tali variazioni non seguono un andamento ciclico né possiedono alcun valore stagionale. Questa mancanza del ciclo stagionale dei Trechini troglobi o con spiccato adattamento ipogeo è dimostrata dall'allevamento in laboratorio: femmine catturate in un qualche momento dell'anno entrano in riproduzione con la medesima progressione o rapidità e viene sottolineata l'esistenza di una netta dissociazione tra le loro esigenze microclimatiche nel biotopo di ovodeposizione ed in quello di «esistenza». In questo modo è possibile allevare femmine di Trechini escludendone completamente l'attività riproduttiva, ma è sufficiente presentare loro le condizioni adatte perchè la produzione di uova e la loro deposizione riprendano immediatamente. Questo fenomeno, in natura, può avvenire anche in grotte nelle quali le condizioni ottimali non perdurino tutto l'anno. È per questo motivo che DELEURANCE parla della possibilità di esistenza di «cicli ecologici» di riproduzione, cicli che noi preferiremo chiamare più semplicemente a regolazione esogena.

Nel 1964 l'esistenza di una stagionalità nel ciclo biologico di animali troglobi era ancora considerata certa da autori come VANDEL (1964) e JEANNEL (1943) mentre RACOVITZA (1936) e DELEURANCE e DELEURANCE (1964 b) erano di avviso contrario. Non esistevano, a tale data, osservazioni quantitative rigorose sulla presenza e densità di popolazioni di Trechini in ambiente ipogeo.

Le prime raccolte a carattere rigorosamente cronologico che riguardino Trechini ipogei sono state condotte da:

a) CABIDOCHÉ (1963; 1966) su più specie di *Aphaenops* e su *Hydraphaenops vasconicus* nella Salle de la Verna nella Grotta della Pierre Saint-Martin nei Pirenei. Queste osservazioni mettono in evidenza che la consistenza delle popolazioni sotterranee non è affatto costante ma presenta, in tutti i casi, delle variazioni stagionali con due distinti periodi di aumento della



densità, in luglio-settembre ed in novembre-marzo. In questo caso il fattore determinante della periodicità del fenomeno sarebbe il grado igrometrico dell'atmosfera di caverna, dovuto al regime idrico del grande corso d'acqua sotterraneo che attraversa la grotta studiata. La densità risulta inversamente proporzionale al livello limnometrico del corso d'acqua ipogeo il quale, attraverso una cascata, influenza direttamente le caratteristiche dell'atmosfera sotterranea. Il medesimo Autore, inoltre, ha potuto evidenziare un maggior livello di attività dei singoli individui ed una maggiore frequenza di femmine ovigere in certi periodi: *Aphaenops loubensi* sembra concretare le ovodeposizioni nell'intervallo ottobre-aprile, *A. cabidochei* le concentra in agosto-aprile.

b) JUBERTHIE (1969), che spiega la fonologia e la variazione annuale della densità di una popolazione di *Aphaenops cerberus* nella Grotta di Sainte-Catherine (Ariege) come risultato della variazione annuale delle condizioni micro-climatiche della cavità. In questa grotta *Aphaenops* mostra un massimo di densità di individui adulti nei mesi di agosto e settembre, mesi che secondo l'autore corrispondono all'optimum microclimatico: microclima stabile, ventilazione scarsa o nulla, notevole condensazione sul substrato, temperatura media dell'aria attorno ai 9°C e dunque al massimo. Le medie termiche annuali della grotta sono intorno ai 7,2°C, il minimo non molto inferiore ai 3°C.

Durante i mesi invernali le condizioni termiche della grotta sono alquanto lontane dall'optimum e l'umidità è influenzata negativamente a causa delle condizioni di ventilazione in senso discendente, che apportano aria fresca e secca dall'esterno.

Anche i risultati di JUBERTHIE dimostrano che la presenza di animali troglobi in macrocavità sotterranee non è uniforme durante l'anno; essa infatti dipende dalle caratteristiche microclimatiche della grotta, che presenta due aperture e che è, quindi, soggetta ad un regime stagionale piuttosto marcato e non molto dissimile da quello della Grotta delle Torri di Slivia. L'autore, però, non approfondisce l'aspetto riproduttivo della popolazione che è stata censita ad intervalli regolari, sia con osservazioni dirette, sia con la posa di esche.

c) KEITH (1975) che ha condotto uno studio molto approfondito su un *Trechino* anoftalmo nordamericano. Questo autore ha censito la popolazione di *Pseudanophthalmus tenuis* nella Murray Spring Cave (Indiana), popolazione che in questa grotta vive sui banchi di fango depositati da un torrente sotterraneo. I conteggi sono stati eseguiti soprattutto mediante il metodo di marcaggio e ricattura o esaminando gli individui di superfici campione rettangolari di 9 mq (metri 2 x 4,5). Egli conclude attribuendo a *Pseudanophthalmus tenuis* un ciclo di riproduzione stagionale piuttosto ben definito. I cambiamenti osservati nel corso dell'anno sarebbero mediati o controllati dal ritmo delle piene del corso sotterraneo, che mostra massimi invernali e primaverili, mentre l'ambiente del banco di fango sarebbe particolarmente ospitale e ricco di prede proprio in estate, quando compare la nuova generazione.

FIG. 2

a: gonade maschile di *T. bilimeki*, con l'indicazione della posizione di spermatogoni, spermatidi e spermatozoi maturi nel percorso del testicolo svolto.

b: aspetto dell'apparato genitale maschile nel suo complesso (esemplare sessualmente maturo). - ga.: ghiandola annessa; t.: testicolo; vd.: dotto deferente; de.: dotto eiaculatore; lm.: lobo mediano dell'edeago.

c: ovari con presenza di 5 uova al termine della vitellogenesi. - oc.: ovidotto comune; rs.: receptaculum seminis; bc.: borsa copulatrice; cl.: corpus luteum; ov.: ovario; oo.: oociti; co.: calice dell'ovario; o.: ovidotto; um.: uovo maturo; tf.: trofociti.

d) KANE, NORTON e POULSON (1975) dedicano uno studio piuttosto approfondito alla stagionalità degli stadi preimmaginali e degli adulti di *Neaphaenops tellkampfi*, censito in due popolazioni, una delle Mammoth Cave ed una della Great Onyx Cave, entrambe del Kentucky (Mammoth Cave National Park).

Questo Trechino di dimensioni simili a *Typhlotrechus* (6,5 - 7,5 mm) si concentra specialmente su fondi sabbiosi o siltosi sciolti e si nutre soprattutto di uova di un Ortottero Rhabdigroridae, *Hadenocetus subterraneus*.

Il numero di femmine con uova mature, il numero stesso di uova per femmina e la comparsa degli immaturi, mostrano una certa stagionalità annua con massimo estivo nel numero delle uova per femmina ed un picco estivo coincidente con il massimo di ovodeposizioni dell'Ortottero predato.

Gli autori ritengono che il ciclo biologico di *N. tellkampfi*, nel tipo di ambiente studiato, sia sincronizzato con la stagionalità della sua fonte primaria di nutrimento: le femmine di *Neaphaenops* raggiungono il massimo di fecondità al momento della massima densità delle ninfe di *Hadenocetus*; il primo stadio delle larve di *Neaphaenops* compare nella tarda estate ed in autunno; l'ultimo stadio di *Neaphaenops* appare all'inizio della primavera e l'impupamento ha luogo poco dopo. Gli adulti della nuova generazione e dai tegumenti chiari emergono dopo 2 o 3 mesi, in accordo con le misure effettuate in laboratorio sulla durata dello stadio pupale.

Dobbiamo ancora ricordare che alcuni autori (E. RACOVITZA, 1907 e G. RACOVITZA, 1980) collegano la capacità di manifestare ritmicità stagionale dei troglobi, riproduttiva e non, al rallentamento del loro metabolismo, cioè al fatto che la loro «costante di sviluppo», vale a dire il prodotto della durata del loro sviluppo in giorni per la temperatura (costante) alla quale lo sviluppo avviene, è particolarmente elevata.

DELAY (1974; 1978) ritiene che, probabilmente, le forme di vita dell'ambiente ipogeo hanno tutte una durata dello sviluppo rallentato rispetto a quelle epigee, cioè un valore accresciuto della costante di sviluppo. In particolari condizioni, questo potrebbe portare alla comparsa di una stagionalità di tipo esogeno.

JUBERTHIE (1969 b), ad esempio, sostiene la possibilità della comparsa di un ciclo stagionale di schiusa, almeno dal punto di vista teorico, anche se il ritmo di ovodeposizione resta costante: in conseguenza della durata prolungata dello sviluppo si rende possibile, anzi molto probabile, l'intervento di temperature molto diverse durante l'embriogenesi e, di conseguenza, la manifestazione di variazioni nella durata di quest'ultima, per un effetto di sincronizzazione che potremmo definire puramente «esogeno».

L'esame della letteratura sul ritmo riproduttivo in Trechini ipogei mostra come l'approccio sperimentale di laboratorio non sia stato affrontato. Non così invece per i ritmi circadiani dell'attività locomotoria, la cui regressione funzionale è stata ampiamente dimostrata da LAMPRECHT e WEBER (1979) in una serie di lavori su trechini e su sfodrini.

7. Materiali e metodi

La ricerca si è svolta in due fasi. La prima, durante l'anno 1983, inizialmente ha avuto soprattutto lo scopo di quantificare la presenza di *T. bilimeki* sul cono detritico della grotta e di effettuare una prima ricognizione in tutta la caverna. In questa prima annata di osservazioni sono state effettuate misure di temperatura e di umidità relativa a 5 cm dal suolo nei punti 1, 3 e 4 di figura 1. Lo strumento utilizzato è uno psicrometro di Assmann della S.I.A.P. di Bologna, mod. piccolo. Sono stati catturati a vista adulti e larve sulla cima argillosa del cono detritico e ricerche saltuarie sono anche state effettuate alla base del cono e nei punti più umidi di tutta la

grotta. Nel punto 3-c, alla base del cono, è stata collocata una trappola a caduta («baited pitfall trap») con l'esca costituita da un pezzetto di carne sospesa. La trappola, contenente un po' di terriccio necessario per la sopravvivenza degli esemplari catturati, era coperta da una rete metallica per impedire l'entrata di micromammiferi pur lasciando passare piccoli invertebrati.

I dati raccolti hanno suggerito di iniziare una seconda fase di ricerche nel corso degli anni 1986-1987, accompagnata da misure di temperatura e di umidità, che sono state effettuate in tutte le 5 stazioni indicate in figura 1. Due trappole a caduta sono state collocate nei punti 3-a e 3-b, vicino alla parete di SE, ed una alla medesima altezza ma dal lato opposto della caverna (punto 3-c). L'esca di carne, che non dava risultati soddisfacenti per periodi lunghi, a causa della formazione di muffe, è stata sostituita con la soluzione di aceto addizionato con il 5% di formalina, in uso a BRANDMAYR e collaboratori dal 1973. Gli esemplari catturati a vista venivano fissati immediatamente in liquido di Bouin e passati, dopo 24 ore, in alcool all'80%. Sono state anche effettuate, in tutte le 5 stazioni, misure di temperatura del terreno ad una profondità di 5 cm, utilizzando un minitermistoro della ditta L.S.I. - MNO - L ($-50^{\circ}\text{C}+50^{\circ}\text{C}$), dotato di sonda inox MN5 ad ago, per rilievi ad immersione e penetrazione, lunga mm 180.

Nei giorni successivi ad ogni uscita veniva effettuata la dissezione degli esemplari catturati, rilevando i seguenti dati: durezza dei tegumenti, quantità del corpo adiposo, presenza di cibi nell'ingluvie, stato di maturazione delle gonadi maschili e femminili. Per verificare la maturità sessuale dei maschi è stato misurato il diametro delle ghiandole annesse. Per controllare l'avanzamento del processo di spermatogenesi nei testicoli, il 4 dicembre 1986 gli esemplari catturati sono stati trasferiti vivi in laboratorio mediante thermos a bocca larga su di un substrato di humus, argilla di grotta e fogliame umido, con stabulazione di un giorno alla temperatura di 8°C , senza che ne subissero danno apparente. La dissezione in vivo è avvenuta in soluzione fisiologica per insetti, ottenuta con 7 gr di NaCl in 1000 cc di acqua distillata. Per le femmine si è tenuto conto essenzialmente dei 4 stadi individuati come segue:

- 1) ovari filiformi;
- 2) ovari nei primi stadi di differenziazione;
- 3) ovari con oociti in previtellogenesi;
- 4) ovari maturi con oociti in vitellogenesi e con un numero variabile di uova mature (da 2 a 14);
- 5) «spent», cioè femmine che avevano completato il ciclo riproduttivo e che accoppiavano ad una colorazione intensa, un aspetto degli ovari tipo previtellogenesi ed organi interni intensamente gialli.

Il pur consistente prelievo di individui a scopo di dissezione non sembra aver minimamente compromesso la sopravvivenza di *Typhlotrechus* nella grotta in esame, come constatato de visu anche nell'anno 1988.

8. Risultati

8.1 Andamento climatico del Carso Triestino durante gli anni di osservazione.

Per la valutazione corretta dell'influsso dei fattori ecologici, temperatura ed umidità, sui due anni di osservazione, è stato necessario premettere alle analisi dei risultati microclimatici quella del macroclima del Carso Triestino nello stesso periodo. I grafici di figura 3 illustrano l'andamento delle temperature medie mensili dell'aria e del suolo degli anni che vanno dal 1982 al 1987, associandoli ai corrispondenti istogrammi delle precipitazioni. Come stazione meteorologica è stata scelta quella di Borgo Grotta Gigante presso Trieste che, in linea d'aria, dista solo 11 km dalla Grotta delle Torri di Slivia.

Sono state anche analizzate in dettaglio le temperature e le precipitazioni delle stagioni cruciali, cioè le estati e gli inverni. Come «estate» è stato considerato il quadrimestre giugno-settembre e come «inverno» il quadrimestre dicembre-marzo. Per ogni anno è stata calcolata la temperatura media dell'aria di tali quadrimestri ed il loro scarto rispetto ai corrispondenti valori normali, come pure l'ammontare delle precipitazioni e la loro differenza rispetto al quadrimestre normale (vedi tabella 1).

Per quanto concerne le temperature dell'aria e del suolo, si nota come il triennio '82-'84 abbia complessivamente inverni più miti di quello successivo, come si osserva facilmente anche nel grafico, dove una linea sottile indica il livello dell'ordinata corrispondente alla temperatura di 1,0°C. L'inverno '83-'84 risulta, anche graficamente, quello con le punte meno rigide del

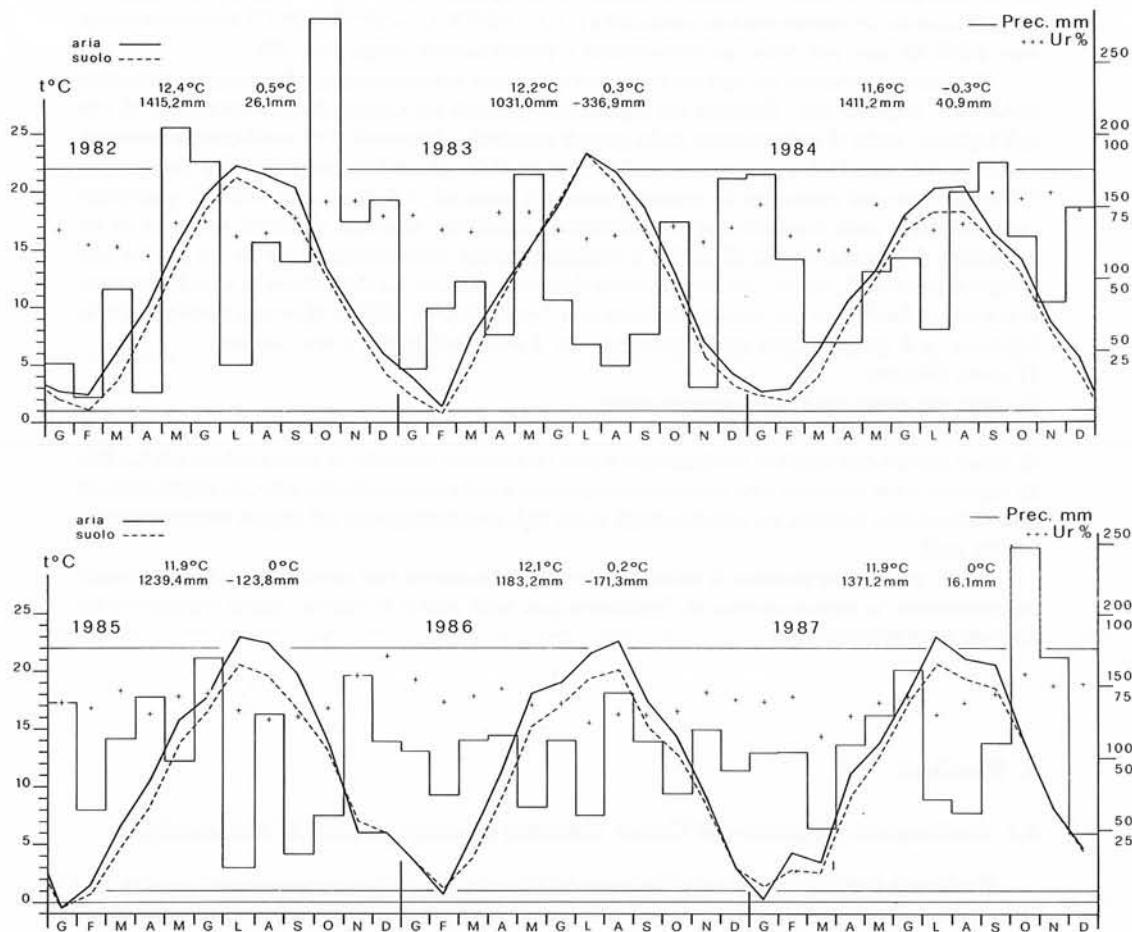


FIG. 3 - Andamento macroclimatico del Carso Triestino nel sestennio 1982-1987 (pluviogrammi secondo GAUSSEN costruiti sulla base dei dati della stazione meteorologica di Borgo Grotta Gigante). Per ogni anno è indicato anche l'ammontare complessivo delle precipitazioni nonché la temperatura media annua e, accanto a questi valori, il loro scostamento dai valori normali della stazione riferiti all'anno 1986 (e dunque al ventennio 1967-1986).

sestennio, anche se quello a temperatura più mite è decisamente il 1982-'83, l'unico per il quale si registri uno scarto positivo rispetto ai valori normali (+0,15°C). Decisamente freddi sono, invece, gli inverni '84-'85, '85-'86 e '86-'87 nel quale ultimo si osserva un record di -1,73°C rispetto al valore normale di 4,45°C. Particolarmente rigide risultano in quest'anno sia le temperature di dicembre che quelle di gennaio.

Per quanto riguarda le estati, i valori estremi si osservano nel 1983 con un luglio caldissimo, ma il quadrimestre estivo complessivamente più caldo risulta quello del 1982 con +1,43°C rispetto ai valori normali. Complessivamente le estati del sestennio mostrano valori superiori a quelli normali, solo quella del 1984 risulta più fredda (si osservi l'ordinata 22°C di figura 3).

Le precipitazioni sono molto variabili nei diversi anni con un massimo nel 1982 ed un minimo nel 1983, anno nel quale registriamo anche la più forte aridità estiva, con un vero e proprio dimezzamento dell'ammontare delle precipitazioni nel quadrimestre estivo. L'inverno più piovoso risulta quello '83-'84, l'estate più piovosa quella del 1984.

Complessivamente si può dunque notare come il sestennio '82-'87 sia caratterizzato da inverni più freddi del normale ed estati più calde, nonché da una generale diminuzione dell'ammontare delle precipitazioni, risultata vistosa nell'anno 1983.

TABELLA 1

		T °C			
		media aria	Diff.	Precipitaz.	Diff.
ESTATE	82 :	21,00	+1,43	460,2	+ 9,0
INVERNO	— 83 :	4,60	+ 0,15	369,6	— 50,3
ESTATE	83 :	20,75	+ 1,18	224,4	— 226,8
INVERNO	— 84 :	4,10	— 0,35	525,4	+ 106,1
ESTATE	84 :	18,70	— 0,87	521,2	+ 70,0
INVERNO	— 85 :	3,20	— 1,25	464,8	+ 45,5
ESTATE	85 :	20,67	+ 1,10	355,8	— 95,4
INVERNO	— 86 :	3,70	— 0,75	402,2	— 17,1
ESTATE	85 :	20,17	+ 0,60	426,0	— 25,2
INVERNO	— 87 :	2,72	— 1,73	348,2	— 71,1
ESTATE	87 :	20,77	+ 1,20	412,8	— 38,4
Valori normali (all'86):					
INVERNO		4,45		419,3	
ESTATE		19,57		451,2	

— Valori della temperatura media dell'aria delle estati e degli inverni nel sestennio 1982-1987, calcolati come media delle temperature del quadrimestre estivo (giugno, luglio, agosto, settembre) ed invernale (dicembre, gennaio, febbraio, marzo) e loro differenza dai valori normali (all'86); valori delle precipitazioni corrispondenti agli stessi periodi e loro differenza dai valori normali (all'86).

8.2 L'ambiente termico ed igrico della grotta: osservazioni microclimatiche

La Grotta delle Torri di Slivia non era stata ancora studiata dal punto di vista microclimatico, anche se in bibliografia non mancano misure sporadiche di temperatura.

In tabella 2 ed in tabella 3 sono ordinate le misure mensili eseguite negli anni '82-'84 e '86-'87. La prima serie di misure si riferisce a tre sole stazioni ed unicamente alla temperatura

TABELLA 2. Dati microclimatici 1983

DATA	27.12.82	24.01	25.02	28.03	8.05	6.06	4.07	17.08	13.09	6.10	7.11	13.12.83	24.01.84	ESC.TERMICA
T °C ARIA														
1. cima cono	5,9	4,5	4,2	5,3	8,0	7,5	8,0	8,2	8,5	8,2	8,0	3,8	5,0	4,7
2. base cono	—	—	—	—	—	—	7,1	8,0	—	8,0	8,0	4,0	5,0	4,0
3. centro grotta	—	—	—	5,0	7,0	7,5	8,0	8,0	8,0	8,0	8,1	4,9	5,4	3,2
UMIDITÀ RELATIVA														U.R. MEDIA
1. cima cono	98	98	99	98	85,5	100	100	100	98	100	100	90	98	97,5
2. base cono	—	—	—	—	—	—	99	100	—	100	100	86	98	97,0
3. centro grotta	—	—	—	100	100	94	100	94	98	100	100	91	97	97,5

TABELLA 3. Dati microclimatici 1986/1987

DATA	4.08	9.09	26.09	28.10	3.12	21.01	13.03	9.05	19.06	24.07	21.08	25.09	ESC. TERMICA
T °C ARIA													
1. cima cono	8,0	8,5	8,5	8,0	4,9	4,0	3,2	6,8	7,1	7,9	7,0	8,2	5,3
2. parete destra	7,5	—	8,4	8,0	5,0	4,0	4,0	6,8	7,0	7,8	8,0	8,2	4,4
3. base cono	—	8,1	7,9	8,0	4,9	4,0	3,1	6,0	6,7	7,0	7,1	7,5	5,0
4. centro grotta	7,6	8,5	7,9	8,0	5,7	4,0	3,2	6,5	6,9	7,0	7,9	7,8	5,3
5. fondo grotta	8,1	8,5	8,2	8,1	7,0	5,8	5,0	7,0	7,5	7,9	8,1	8,3	3,5
T °C TERRENO													
1. cima cono	8,5	8,7	8,8	8,9	5,9	3,8	3,1	6,8	7,7	8,1	8,5	8,6	5,8
2. parete destra	8,5	8,6	8,7	8,0	6,1	4,1	3,7	6,7	7,6	—	—	8,5	5,0
3. base cono	8,4	7,9	8,1	8,1	6,4	4,4	3,7	6,3	3,5	7,3	7,4	7,8	4,9
5. fondo grotta	8,5	8,7	—	8,8	8,1	6,3	5,7	7,4	6,5	8,1	8,3	8,5	3,1
UMIDITÀ RELATIVA													
1. cima cono	100	—	100	100	100	85,0	97,5	100	100	100	99,0	97,5	99,0
2. parete destra	98,0	—	98,5	100	93,0	85,0	85,0	99,0	100	98,5	99,5	97,5	96,0
3. base cono	—	—	100	100	98,0	90,0	98,5	100	100	100	100	97,0	98,5
4. centro grotta	100	—	100	98,0	93,0	97,5	97,5	100	97	100	98,0	100	98,5
5. fondo grotta	98,0	—	97,5	98,0	98,0	87,0	85,0	100	98	99,0	99,5	92,0	95,5

dell'aria, mentre la serie '86-'87 considera un numero maggiore di stazioni lungo tutta la grotta, disposte come da figura 4, e comprende anche la temperatura del suolo rilevata a 5 cm di profondità.

Si nota, anzitutto, come le due serie di dati siano estremamente simili dal punto di vista del ciclo annuale: le temperature estive di tutta la grotta si aggirano sugli 8° C, mentre quelle invernali oscillano intorno ai 3-4° C nelle parti più fredde della grotta ed ai 5° C nelle parti meno ventilate e più «calde».

L'umidità relativa presenta pure un ciclo stagionale abbastanza marcato, per essere un topoclisma sotterraneo, con valori praticamente alla saturazione nei mesi estivi, tranne un lieve calo in agosto, mentre nei mesi invernali, soggetti all'influsso dissecante della Bora, i valori si allontanano più o meno dalla saturazione con minimi assoluti sull'85%.

Il topoclisma di questa caverna non si può considerare uniforme, poiché una parte della medesima è chiaramente soggetta ad escursioni termiche ed igriche maggiori.

Il massimo della escursione annua si osserva dalla cima del cono fino alla stazione n. 4 (centro grotta), cioè nella parte della grotta più direttamente influenzata dal fenomeno di discesa dell'aria fredda, mentre all'estremo opposto della grotta si osserva l'escursione annua scendere sempre al di sotto dei 4° C.

Le correlazioni tra il macroclima rilevabile alla superficie del Carso triestino e l'andamento dei parametri di temperatura ed umidità relativa nella grotta sono abbastanza evidenti. Se consideriamo l'annata 1983 (vedi figura 3 e tabella 2) osserviamo come nel primo inverno la temperatura dell'aria sul cono non scenda mai al di sotto dei 4° C, e come la temperatura minima si situi nel mese di febbraio, che risultò essere effettivamente il mese più freddo di quell'anno. Il mese di gennaio del 1984 fa registrare poi una temperatura decisamente mite (5,0° C) proprio in corrispondenza del secondo inverno più mite registrato negli ultimi anni (vedi tabella 1).

Considerando i rilevamenti '86-'87 si nota ancora come la minima assoluta registrata nella temperatura sul cono sia quella del marzo '87 (3,1 - 3,2° C - vedi tabella 3), dunque proprio in corrispondenza dell'inverno più freddo del sestennio preso in considerazione. Anche la primavera del 1987 è piuttosto fredda rispetto a quella del 1983, con temperature di maggio e giugno più fredde del normale (vedi figura 3).

Il topoclisma della Grotta delle Torri di Slivia corrisponde, nel suo complesso, a quello di una grotta bidirezionale intermittente, cioè ad una grotta discendente ad una sola apertura. Essa è dunque una «grotta fredda» nel senso di JEANNEL, nella quale la cattura di aria fredda proveniente dall'esterno determina una temperatura media annua sensibilmente inferiore alla media della località che, nella zona in esame, dovrebbe situarsi tra gli 11 ed i 12° C.

Durante l'estate, il regime di ventilazione prevalentemente ascendente e l'apporto termico dalle masse rocciose mantengono la grotta ad una temperatura quasi costante di 8° C e ad un'umidità praticamente prossima alla saturazione. Questo equilibrio perdura sino a novembre inoltrato, e cioè, sino a quando l'aria esterna non discende abbastanza stabilmente al di sotto degli 8° C. Sul Carso Triestino ciò avviene di regola alla fine di novembre, primi di dicembre. In tale periodo, aria fredda e secca (condizioni di Bora) penetra all'interno del pozzo occupando tutta la cavità, con l'effetto di abbassare in modo relativamente brusco sia la temperatura, che scende al di sotto dei 5° C, come pure l'umidità che discende al di sotto del 90%. Condizioni di flusso prevalentemente discendente perdurano sino al mese di aprile, quando comincia a farsi evidente il recupero termico della grotta, che in maggio-giugno di solito raggiunge la temperatura di circa 8° C perdurando poi sino al mese di ottobre.

Il regime igrico della grotta è un po' meno regolare di quello termico, e sembra più strettamente legato ai periodi di Bora, il vento freddo e secco proveniente da ENE, ma le umidità relative più basse si osservano, con una certa regolarità, nei mesi invernali o all'inizio della primavera.

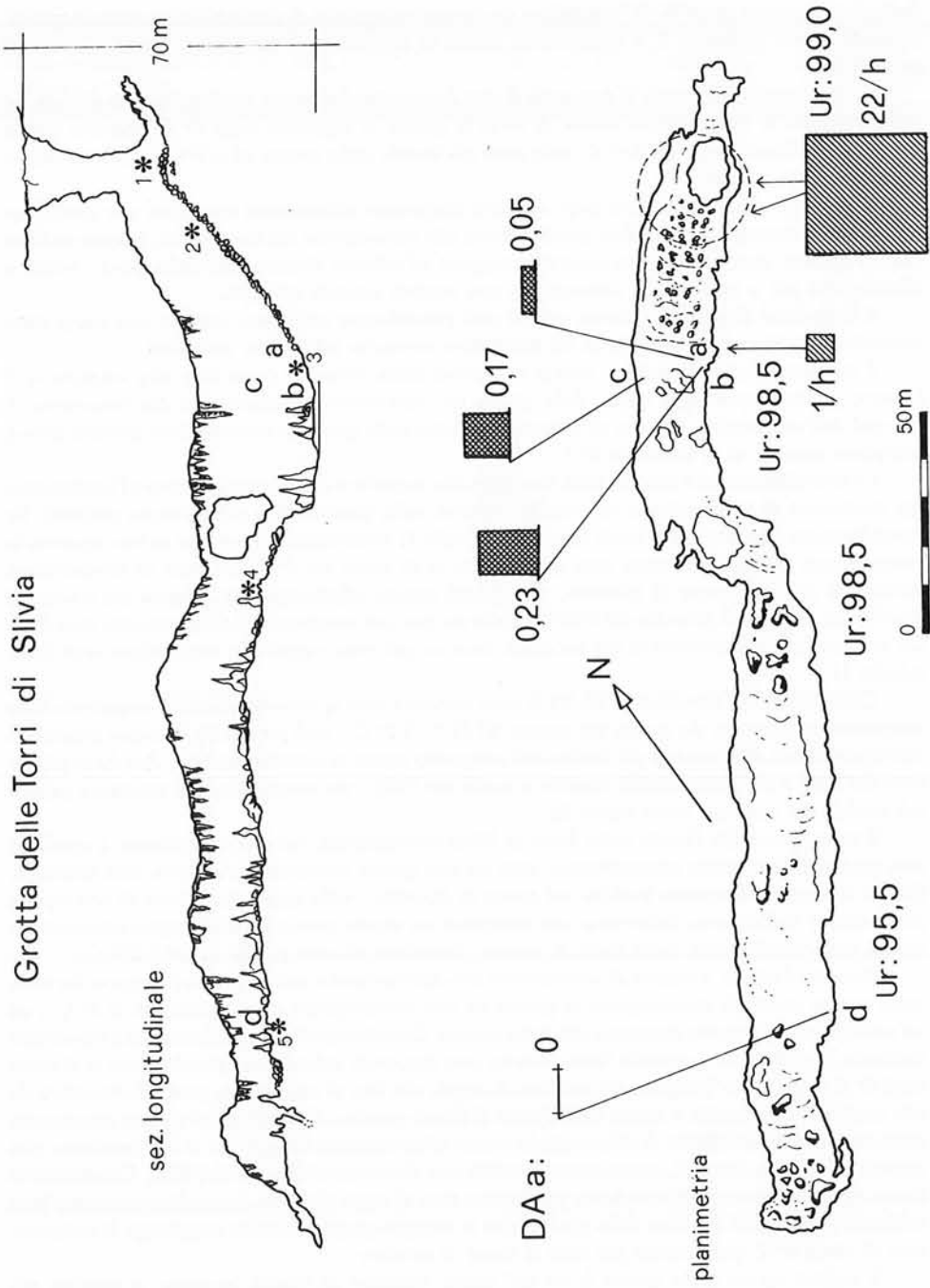


FIG. 4 - Anno 1986-87 — Valori della densità di attività annua (DAa), consistenza media delle catture espresse in individui/h e valori medi dell'umidità relativa nella Grotta delle Torri di Slivia.

8.3 Microdistribuzione di *Typhlotrechus bilimeki* nella Grotta delle Torri di Slivia

Per uno studio della consistenza della popolazione e della ritmicità riproduttiva di un organismo ipogeo è indispensabile conoscere, almeno approssimativamente, la sua microdistribuzione all'interno della cavità esaminata, perchè, non appena certe parti della grotta divengono per essi inospitali, gli individui tendono a spostarsi verso condizioni ambientali più favorevoli.

Ai prelievi annuali si sono quindi associati prelievi con trappole a caduta, effettuati soprattutto alla base del cono ed in fondo alla grotta.

In figura 4 sono riportati i valori della densità di attività annua (DAa) riscontrati per *Typhlotrechus bilimeki* nelle quattro trappole poste in opera. Essi vengono confrontati con la nozione di densità ottenuta mediante raccolta diretta. La DAa è espressa in individui per trappola nel periodo standard di 10 giorni, mentre la raccolta diretta è espressa in individui per ora. Le due misure dunque non sono direttamente confrontabili, ma, alla base del cono, sono state eseguite contemporaneamente raccolte con trappole e raccolte manuali. Ciò permette di comparare, almeno approssimativamente, la «densità» di individui catturati in un'ora alla DAa oscillante tra 0,2 e 0,05, valore che, per i Carabidi, è piuttosto basso. Nella parte alta del cono detritico, la «densità» di raccolta manuale si attesta su una media annua di 22 individui/h; è quindi probabile che la densità di popolazione, in questo punto, sia circa 20 volte superiore a quella della base del cono. La specie sembra poi del tutto assente al fondo della grotta, in condizioni, fra l'altro, di estrema oligotrofia del substrato, sito nel quale non è stato catturato un solo esemplare malgrado gli oltre 400 giorni di funzionamento della trappola.

La cima del cono sembra, dunque, l'ambiente più favorevole a *T. bilimeki* ed in effetti è in questo punto della grotta che si osservano la coincidenza di massima umidità relativa media e massima quantità di sostanza organica e di nutrimento per *T. bilimeki*.

Vedremo poi come, in realtà, la popolazione tenda anche a spostarsi nel corso dell'anno a seconda della stagione.

Ai reperti di fig. 4 vanno aggiunti due esemplari occasionalmente catturati nella parte centrale della grotta, corrispondente alla stazione 4 di fig. 1 (cortesia del dott. F. Gasparo).

8.4 Variazione stagionale della popolazione e ritmo riproduttivo

Le raccolte mensili effettuate negli anni 1983 e 1986-'87 sulla parte alta del cono detritico, si prestano sia ad un'analisi dell'andamento della densità di popolazione che, grazie alle dissezioni, ad una valutazione dello stato riproduttivo della popolazione stessa. Il non facile problema della compatibilità delle differenti raccolte è stato superato trasformando il numero di individui catturati in individui/h, cosa legittima poichè, in un ambiente così ristretto, le operazioni di raccolta sono facilmente standardizzabili e perchè i raccoglitori, nelle due diverse annate, erano sempre gli stessi.

Nell'annata 1983 il numero di individui catturati nel corso di 13 uscite è pari a 136, suddivisi nelle diverse date come da tabella 4. L'andamento stagionale delle raccolte, normalizzato in individui/h, è rappresentato in figura 5 e mostra un deciso minimo nei mesi invernali, da gennaio a marzo, ed una rapida ricomparsa della popolazione in maggio e giugno, calo spiccato in agosto, ripresa a settembre e successivo calo autunnale piuttosto vistoso.

I dati '86-'87 sono riportati in tabella 5 e la curva della densità di popolazione corrispondente è rappresentata nella parte destra della medesima figura.

Ad un valore di agosto quasi identico a quello del 1983 segue un calo netto in settembre ed una certa ripresa che perdura durante tutti i mesi invernali, un nuovo minimo nel marzo 1987 ed un picco francamente primaverile-estivo con un nuovo calo a partire da luglio. I dati '86-'87 si

TABELLA 4. Dati di popolazione 1983

DATA	27.12.82	24.01	25.02	28.03	8.05	6.06	4.07	17.08	13.09	6.10	7.11	13.12.83	24.01.84
individui tot.	2	—	—	—	5	12	13	17	56	19	—	—	12
individui/ora	1,4	—	—	—	15	36	26	11,3	45,4	19	—	—	24
maschi	1	—	—	—	1	4	2	10	20	9	—	—	2
femmine	1	—	—	—	4	8	11	7	36	10	—	—	10
sex ratio	50,0	—	—	—	20,0	33,3	15,0	58,0	35,0	47,0	—	—	16,0
immaturi tot.	1	—	—	—	—	—	2	—	7	6	—	—	7
immaturi/ora	0,6	—	—	—	—	—	4,0	—	5,6	6,0	—	—	14,0

TABELLA 5. Dati di popolazione e risultati delle dissezioni 1986-1987

DATA	DATI DI POPOLAZIONE											STATUS RIPRODUTTIVO DELLA POPOLAZIONE (DISSEZIONI)		
	4.08	9.09	26.09	28.10	3.12	21.01	13.03	9.05	19.06	24.07	21.08	25.09		
individui totali	30	6	24	20	23	14	7	31	35	34	26	20		
individui/ora	15,0	4,5	10,7	20,0	23,0	16,8	7,0	46,5	52,5	24,0	26,0	17,1		
maschi	20	5	21	10	15	7	6	22	27	23	23	13		
femmine	10	1	3	10	8	7	1	9	8	11	3	7		
sex ratio	66,6	83,3	87,5	50,0	65,2	50,0	85,7	70,0	84,3	71,8	84,0	65,0		
immaturi totali	7	—	3	11	16	11	7	16	6	2	3	7		
immaturi/ora	3,5	—	1,3	11,0	16,0	13,2	7,0	24,0	9	1,5	3,0	6		
FEMMINE														
sessualmente immature	3	—	—	6	7	6	1	7	1	2	1	6		
mature o «spent»	7	1	3	4	1	1	—	2	7	9	2	1		
% mature *	70	100	100	40	12,5	14	—	22	75	81	66	14		
n° uova/♀ matura	3,4	2	9	2,75	7	—	1	4	6,7	4,2	4	1		
ovari filiformi	1	—	—	1	7	—	1	4	—	2	—	4		
ov. in differenziazione	1	—	—	1	—	6	—	1	1	—	1	1		
previtellogenesi	1	—	—	4	—	—	—	2	—	—	—	1		
«spent»	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—		
MASCHI														
immaturi **	4	—	3	5	9	5	6	9	5	2	2	1		
maturi ***	16	5	18	5	6	2	—	13	22	20	21	12		

* % femmine con oociti in vitellogenesi e/o uova mature

** gonadi con ghiandole annesse <1 mm

*** gonadi con ghiandole annesse ≥1 mm

basano su un complesso di 268 individui ripartiti in 12 date di raccolta. Le differenze tra le due serie di raccolte sono solo in apparenza vistose. In realtà l'annata '83 rappresenta bene le condizioni della popolazione proprio su di un'area ristretta dell'apice del cono, mentre nel 1986-'87 l'esigenza di avere un maggior numero di esemplari per le dissezioni ci obbligò a raccolte più intensive anche in una cavernetta posta alla base del pozzo ed in una fascia di terreno più sciolto situata poco sotto la somità del cono detritico. La notevole somiglianza fra i dati '86-'87 e la curva del 1983 è dunque mascherata da un certo flusso migratorio della popolazione che, nei mesi invernali, tende a frequentare poco l'apice del cono ed a concentrarsi nella cavernetta alla base del pozzo, per sottrarsi alle temperature rigide ed all'umidità sfavorevoli.

La curva della densità mostra, in entrambe le annate di osservazione, un deciso massimo estivo, nel 1983 più spostato verso l'autunno, nel 1987 invece gravitante nella prima parte dell'estate. Sembra normale, almeno in questo ambiente, un picco secondario da situarsi fra dicembre e gennaio, picco che pare da riferirsi ad individui immaturi, come andiamo ad esaminare appresso.

Considerando più in dettaglio la raccolta '86-'87 facciamo riferimento alla tabella 5 ed alla figura 6 nella quale sono rappresentati, su base annua, anche l'andamento del rapporto tra i sessi e quello della comparsa degli immaturi. Il rapporto tra i sessi tende ad essere a favore dei maschi nei mesi estivi, mentre si avvicina a valori del 50%, cioè alla parità tra i sessi, nel periodo autunno-inverno (mesi di ottobre, novembre, dicembre e gennaio).

La presenza degli immaturi pare soggetta a forte ritmicità stagionale con un minimo nei mesi estivi, da giugno a settembre, ed un massimo nei mesi invernali, da ottobre-novembre ad aprile. L'incidenza degli immaturi sul totale delle raccolte risulta massima per il mese di marzo, nel quale 7 individui su 7 erano neosfarfallati, mentre già in maggio gli immaturi scendevano a poco più del 50% della popolazione.

Nell'anno 1983 gli immaturi sono particolarmente abbondanti in gennaio, confermando la temporizzazione abbastanza simile degli sfarfallamenti. Ben diverso risulta invece in quell'anno il rapporto tra i sessi, che registra una netta prevalenza di femmine in quasi tutte le date, ad eccezione di agosto (58%) e di ottobre (47%). Questa differenza tra le annate si spiega, probabilmente, con la diversa tendenza dei due sessi a concentrarsi nella parte più ricca di humus (e di prede) del cono detritico, e cioè con il fatto che le femmine, durante la stagione riproduttiva, tendono a concentrarsi nell'area del cono ove più ricco è l'apporto di sostanza organica. È probabile che anche le ovodeposizioni tendano a concentrarsi sul cono detritico, il che costituisce un indubbio vantaggio per le larve che, in tale ambiente, trovano più rapidamente le prede a loro necessarie.

È ora il momento di esaminare con maggiore dettaglio anche lo status riproduttivo della popolazione (parte inferiore di tabella 5 e di figura 6). La parte centrale di tale figura ci rappresenta l'andamento della percentuale di femmine con uova mature o, comunque, con ovari in vitellogenesi nel corso del periodo 1986-1987.

Il numero di femmine con uova mature è praticamente ridotto a zero nei mesi da gennaio a marzo. Nel 1986 la totalità delle femmine risulta ovideponente in settembre, mentre nei mesi di ottobre-novembre queste femmine sessualmente mature tendono ad essere rimpiazzate da individui immaturi. Nell'anno successivo, a giugno risulta maturo già il 75% delle femmine raccolte, percentuale che sale all'81% verso la fine di luglio, per poi calare notevolmente in settembre, mese ultimo delle nostre osservazioni. Anche il numero di uova per femmina matura segue, benchè con maggiori oscillazioni, lo stesso andamento. Dal confronto fra le curve della percentuale di femmine mature e del loro corrispondente numero medio di uova a termine (figura 7), si può anche desumere che il momento delle massime ovodeposizioni si situa nel 1986 ad agosto-primi di settembre, nel 1987 a luglio-agosto. Infatti è in questi mesi che ad una elevata percentuale di femmine mature corrisponde un numero medio relativamente basso

di uova negli ovari, testimonianza che questi si stanno svuotando con le ovodeposizioni. Questa osservazione è possibile in popolazioni relativamente ben sincronizzate ed a metabolismo lento come quelle di *Typhlotrechus*, ma non sarebbe altrettanto probante per un Carabide epigeo a metabolismo e turn-over ovarico più accelerato.

Lo stato riproduttivo complessivo della popolazione si evince dal riquadro inferiore di figura 6, nel quale lo stato delle gonadi maschili e femminili della popolazione campionata è espresso in percentuale sul totale degli individui dissezionati. Notiamo, anzitutto, come anche nei maschi vi sia un ciclo di maturazione con periodo identico a quello delle femmine, con un massimo di individui maturi nei mesi estivi di giugno, luglio, agosto e settembre ed un massimo di individui sessualmente inattivi nei mesi da dicembre ad aprile.

Nelle femmine, il maggior numero di stadi di maturazione individuato, consente una seriazione stagionale anche più precisa. Da gennaio a marzo abbiamo ovari filiformi o con i primi accenni di differenziazione, mentre la situazione di maggio mostra la massima diversità:

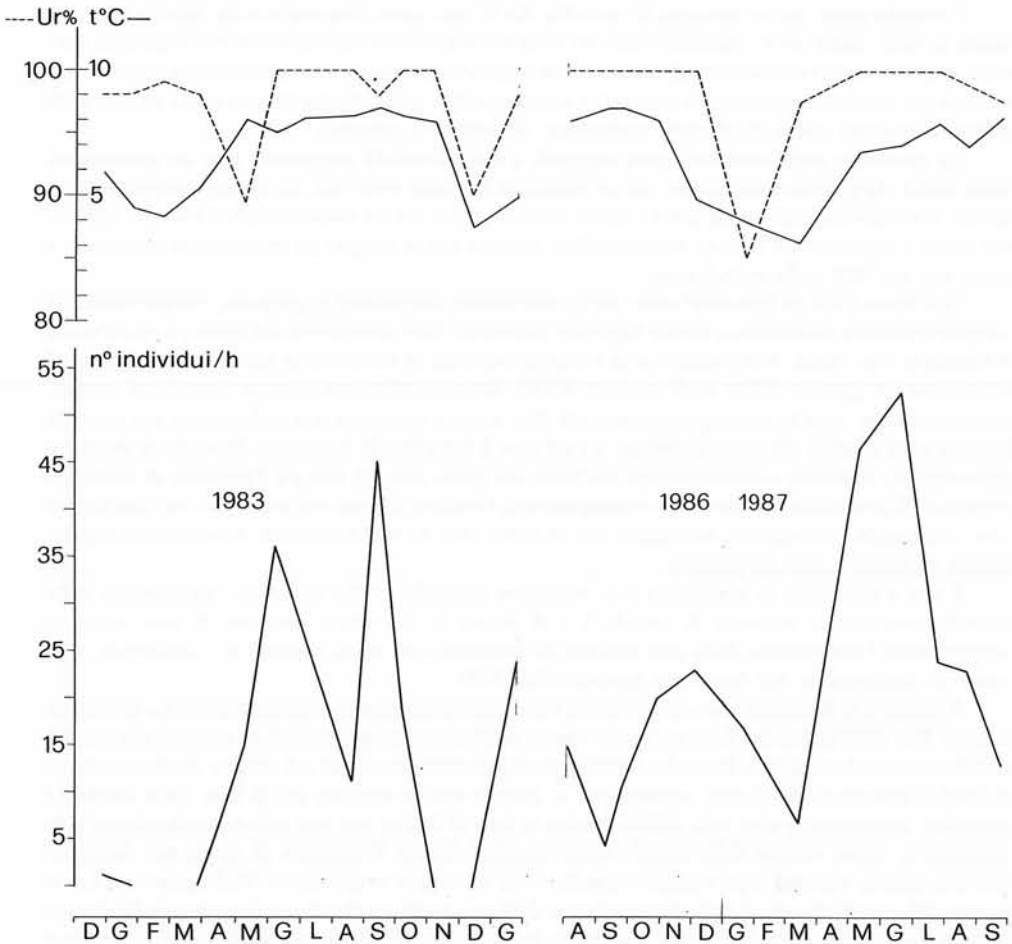


FIG. 5 - Microclima della cima del cono detritico (staz. 1) e densità di popolazione (ind./h) di *T. bilimeki tergestinus* nelle due annate di rilevamento.

metà degli individui hanno ancora ovari filiformi, singoli esemplari sono in differenziazione, il resto è già allo stadio di previtellogenesi o di vitellogenesi. Nel 1987 la maturazione della popolazione femminile di *Typhlotrechus* sembra essere avvenuta soprattutto a cavallo fra maggio e giugno. Nel settembre del 1987 la popolazione femminile dimostra chiaramente di essere giunta alla fine del ciclo riproduttivo, una condizione che l'anno precedente aveva raggiunto solo in novembre. Colpisce in questo pattern fenologico annuale la scarsità di esemplari di sesso femminile chiaramente ascrivibili al gruppo «spent». In parte questo può essere dovuto alla difficoltà di separare questo stadio da quello della previtellogenesi, ma è inequivocabile che nel 1987 gran parte delle femmine vecchie sia stata rimpiazzata da elementi della nuova generazione, il che fa pensare che le femmine di *Typhlotrechus* siano tutt'altro che longeve, un fatto abbastanza in contrasto con quello che è noto in specie adattate all'ambiente ipogeo.

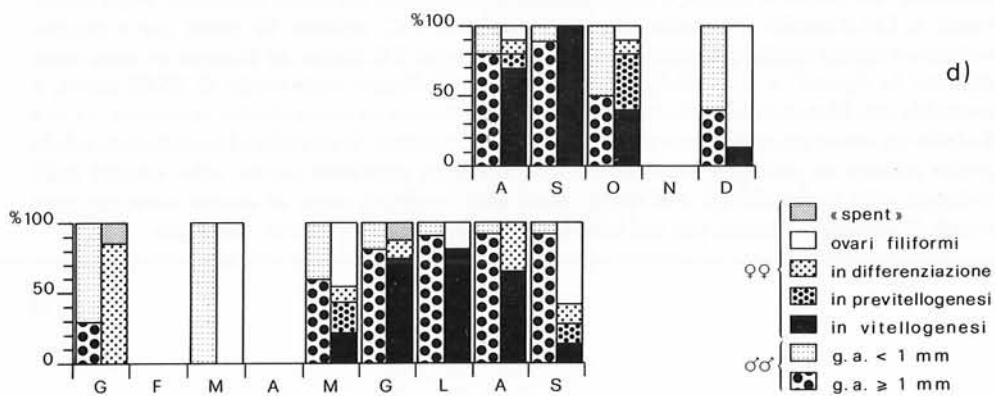
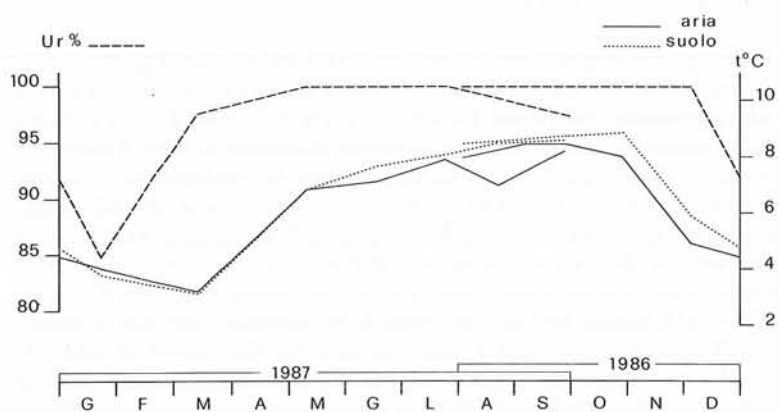
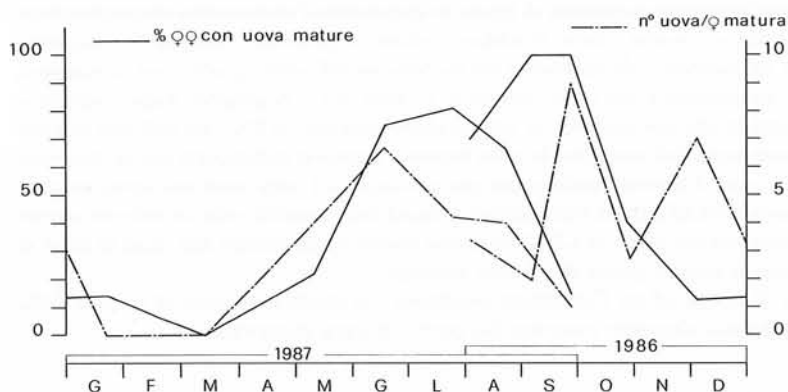
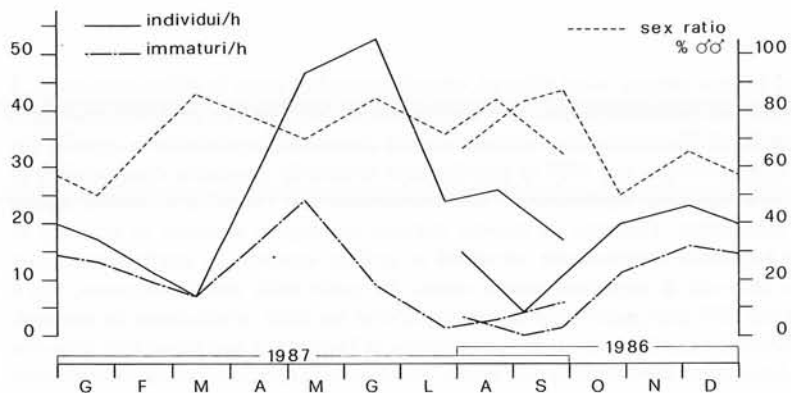
Il riquadro immediatamente superiore di figura 6 rappresenta l'andamento microclimatico della grotta alla stazione n. 1 «cima cono». Possiamo notare, in generale, come la riproduzione di *T. bilimeki* si situi nel momento decisamente più favorevole dell'anno, quello cioè di massima umidità e massima temperatura del cono detritico. I valori di Ur di giugno, luglio, agosto e settembre sono prossimi alla saturazione, le temperature sfiorano gli 8°C, sia nell'aria che nel suolo. È in questo momento dell'anno che le uova deposte possono svilupparsi con la massima rapidità, presentando cioè il periodo embrionale più accorciato. I mesi invernali sono, invece, decisamente più sfavorevoli all'attività riproduttiva a causa delle umidità relative inferiori anche al 90% e delle temperature del suolo di 4-5°C ed anche meno, temperature alle quali le uova di questa specie mostrano forse il punto 0 del loro sviluppo.

Siamo dunque di fronte ad un Coleottero troglobio che mostra un ciclo di densità della popolazione e riproduttivo alquanto marcato dal punto di vista stagionale.

8.5 Il ciclo biologico di *Typhlotrechus bilimeki*

Per esaminare con maggior dettaglio quale possa essere il ciclo biologico di *Typhlotrechus bilimeki* nell'habitat da noi investigato, è necessario considerare anche i pochi dati che siamo riusciti ad ottenere sulla stagionalità delle larve. La maggior parte delle larve è stata raccolta negli anni 1982-1983, altre erano già conservate nella collezione Brandmayr-Zetto. Il materiale in nostro possesso, in tutto 15 esemplari, non è particolarmente abbondante ed è l'esame comparativo della capsula cefalica (vedi tabella 6) che permette di decidere se gli stadi larvali, attraverso i quali si accresce *Typhlotrechus*, siano effettivamente 3, come in tutti i Coleotteri Carabidi, o 4 come osservato da DELEURANCE-GLAÇON (1963) nel suo allevamento. In effetti le dimensioni approssimative della capsula cefalica mostrano una variazione da 0,5 mm (I stadio), a 0,6 mm (II stadio), a 0,8 mm (III stadio), fino ad 1 mm, misura che potrebbe riferirsi al IV stadio.

La distribuzione nell'anno di questi stadi è rappresentata nel diagramma di figura 8. Notiamo immediatamente come le larve al II stadio siano particolarmente abbondanti nei mesi di ottobre e di dicembre, mentre terzi e quarti stadi si rinverano soprattutto in luglio, in dicembre, ma anche in marzo, e sono dunque più distribuiti nel corso dell'anno. Negli allevamenti di DELEURANCE il I stadio, alla temperatura di 8°C, richiede 40 giorni per il proprio sviluppo e durate simili sono state osservate per il II e per il III stadio. Se dunque un uovo viene deposto in agosto, e si ammette, per ipotesi, uno sviluppo embrionale di 20-25 giorni, è probabile che il I stadio duri dalla seconda metà di settembre sin quasi alla fine di ottobre, e che il II stadio sia attivo dai primi di novembre alla metà di dicembre. In dicembre la temperatura della grotta subisce un calo piuttosto brusco, che si riflette senz'altro anche sulla velocità dello sviluppo, ed è probabile che il III stadio riesca solo in minima parte ad essere attivo nei mesi freddi di febbraio e marzo, per poi trasformarsi nel IV stadio in aprile o maggio.



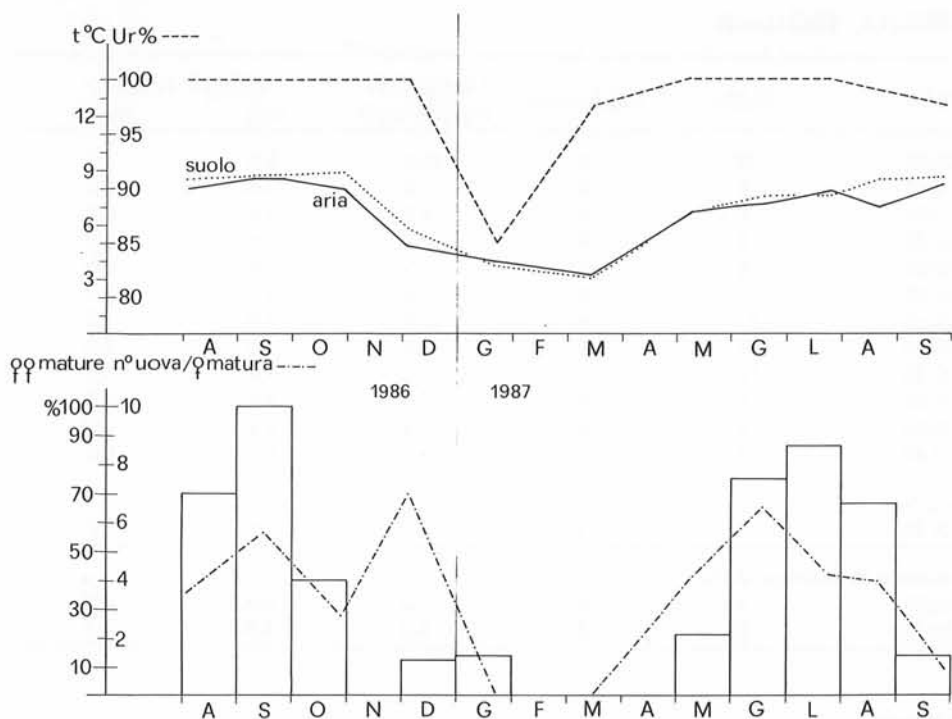


FIG. 7 - Andamento microclimatico della grotta alla stazione «cima cono» ed andamento della percentuale di femmine mature e del numero di uova per femmina matura resi in modo consequenziale dal 1986 al 1987.

Un'ipotesi accettabile è, dunque, che l'impupamento della larva sia procrastinato alla buona stagione successiva (agosto, settembre) e che, dopo un mese di metamorfosi pupale, in ottobre o in novembre, l'individuo neosfarfallato possa raggiungere la superficie. L'ipotesi alternativa di uno sviluppo più breve, cioè nel quale la nuova generazione che appare durante l'inverno sia il prodotto delle uova deposte l'estate immediatamente precedente, non regge proprio a causa del pattern fenologico larvale. Sono del resto noti i tempi di sviluppo piuttosto lunghi richiesti generalmente dalle larve dei trechini cavernicoli (DELEURANCE, 1967).

Non è chiaro per ora in che misura possano intervenire, in questa temporizzazione dello sviluppo larvale, delle dormienze obbligatorie, ma l'esistenza probabile di un IV stadio, e dunque di una muta soprannumeraria, suggerisce che forse un qualche «Zeitgeber» termico possa intervenire proprio in questo stadio, che la DELEURANCE ha osservato morire in laboratorio (temperatura costante) senza ulteriori metamorfosi.

FIG. 6 - Anno 1986-1987;

- Densità di popolazione, andamento del rapporto tra i sessi e della comparsa degli immaturi;
- Andamento della percentuale di femmine con uova mature (o comunque in vitellogenesi) e del numero di uova per femmina matura.
- Andamento microclimatico della grotta alla stazione 1. - «cima cono»;
- Stato di maturazione delle gonadi femminili e maschili espresso in percentuale sul totale degli individui dissezionati.

TABELLA 6. Dati larvali

DATA	stadio	setole cerci	lunghezza frontale/cerci	capsula cefalica larg.	cefalica lung.
28.03.83	III	8	10,0	0,8	1,0
27.12.82	II	8	7,0	0,6	0,8
27.12.82	II	8	8,0	0,6	0,8
27.12.82	II	8	6,1	0,6	0,8
27.12.82	II	8	7,5	0,6	0,9
27.12.82	IV?	8	11,0	1,0	1,0
28.03.83	IV?	8	12,0	1,0	1,0
4.07.83	IV?	8	9,0	1,0	1,0
4.07.83	IV?	8	10,2	1,0	1,2
6.10.83	II	8	7,5	0,6	0,7
6.10.83	II	8	7,2	0,6	0,7
24.01.83	I	5	6,0	0,5	0,5
Trappole					
9.09.86	I	5	3,5	0,5	0,5
Collezione Brandmayr-Zetto					
24.01.84	II	8	7,5	0,7	0,9
19.09.72	III	8	8,0	0,9	1,1

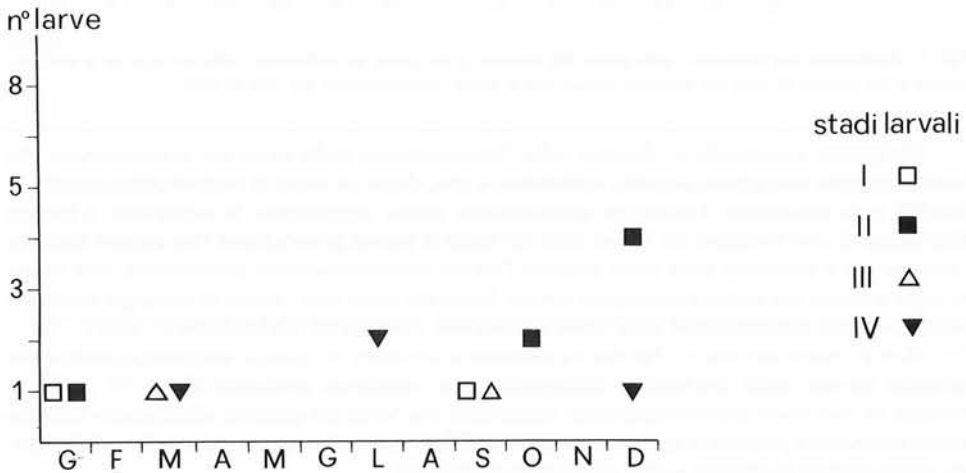


FIG. 8 - Distribuzione annua degli stadi larvali di *T. bilimeki*.

Sono comunque sufficienti le basse temperature invernali del suolo del cono detritico a spiegare il notevole rallentamento del ciclo di sviluppo larvale di *Typhlotrechus* che, nelle condizioni microclimatiche della Grotta delle Torri di Slivia, sembra richiedere oltre un anno di tempo (in media 15-16 mesi). L'adulto neosfarfallato inizia a nutrirsi ed a maturare le proprie gonadi senza dormienze ontogeneticamente programmate, come è testimoniato dal paralleli-

smo dei processi di pigmentazione della cuticola e di differenziamento ed accrescimento dell'apparato genitale nei due sessi. Ciò è in accordo anche con l'attitudine di questa specie ad un ciclo riproduttivo piuttosto aperiodico, quale osservato dalla DELEURANCE alla temperatura di 8° C nella grotta-laboratorio di Moulis. Entrambi i sessi, come ben documentato dalle misure microclimatiche eseguite, riescono a maturare solamente quando la temperatura del cono risale, in primavera, oltre i 6° C, per mantenersi poi sui 7-8° C sino al mese di ottobre. Dopo la riproduzione tardo-estiva (l'anno 1987 sembra più l'eccezione che la regola), la popolazione degli adulti tende a scomparire rapidamente (migrazione? morte?), per essere rimpiazzata in dicembre-gennaio dalla nuova generazione che già in settembre mostrava le prime comparse.

Ci si può infine chiedere quale sia la natura dei fattori che condizionano in un Carabide troglobio potenzialmente aperiodico la comparsa di un ciclo stagionale così marcato. A nostro avviso, a determinare una sincronizzazione così ristretta del periodo riproduttivo può bastare il ciclo annuo osservato nella temperatura dell'aria e del suolo, specialmente se si ammette che questo Trechino stenotermo possieda un optimum attorno agli 8° C e che, nel contempo, un valore soglia molto importante per le funzioni vitali (accrescimento larvale, maturazione delle gonadi), sia rappresentato da temperature fra i 5,5° C ed i 6° C. Solo così ci sembra possibile spiegare la stagionalità da noi osservata in termini di regolazione esogena del ciclo biologico e del ritmo riproduttivo.

L'andamento ciclico dell'umidità relativa dell'aria rafforza, senza dubbio, l'effetto già determinante della temperatura.

Che si tratti di un ciclo «ecologico», a regolazione esogena è dimostrato, probabilmente, anche dalla curva di comparsa degli adulti immaturi (figura 6) che, in quasi nessun momento dell'anno scende a zero. Questo significa che, in realtà, le basse temperature agiscono molto meno incisivamente sulla temporizzazione dello sviluppo preimmaginale che non sulla maturazione delle gonadi degli adulti, fenomeno questo che risulta più strettamente collegato all'anzidetta soglia termica. È probabilmente una caratteristica dei cicli esogeni quella di sincronizzare con intensità diverse, le diverse funzioni svolgentisi nella popolazione di una specie animale eterotermica.

9. Conclusioni

Dai risultati di questa ricerca sembrano emergere alcuni punti salienti che tentiamo ora di riassumere in un quadro organico degli aspetti dell'ecologia e della biologia di popolazione di *Typhlotrechus bilimeki tergestinus* Müller.

9.1 Habitat

MICROCLIMA SOTTERRANEO.

Le condizioni termiche ed igriche di questa ben nota stazione di *T. bilimeki* presentano, a differenza di altre cavità del Carso Triestino, un ciclo stagionale dell'umidità e della temperatura abbastanza marcato, con un'«estate» ad 8°C ed umidità di saturazione ed un inverno a 3-4°C con valori di umidità che si discostano anche notevolmente dalla saturazione. Ciò è dovuto alle caratteristiche morfologiche della grotta stessa che si comporta da trappola d'aria fredda.

MICRODISTRIBUZIONE.

La distribuzione delle risorse trofiche all'interno della grotta mostra un massimo di concentrazione sul cono detritico, il quale risulta tra l'altro il microambiente con stagionalità più

marcata e con l'umidità media più elevata. La popolazione di *Typhlotrechus* sembra concentrarsi soprattutto nel suolo ricco di humus della parte alta del cono, dove più alto è l'apporto di detrito vegetale ed animale dall'esterno, detrito che funge da supporto trofico alle prede di *T. bilimeki*. Risultano popolate in misura elevata anche le cavernette adiacenti al cono detritico, in misura minore la base del cono e la parte della grotta più vicina al pozzo verticale.

Alcuni dati sulla percentuale delle femmine nella popolazione fanno pensare che sia proprio il sesso femminile a presentare delle migrazioni più vistose dalle cavernette laterali verso l'apice del cono, probabilmente in relazione alla maggiore disponibilità di cibo offerta da questa parte della grotta ed ai migliori siti di ovodeposizione.

La realtà di queste migrazioni ed il possibile interscambio esistente tra la popolazione della macrocavità studiata ed il reticolo di fessure del massiccio carsico restano da chiarire con uno studio di popolazione da eseguirsi, in futuro, con l'uso di coloranti atossici per il marcaggio e la ricattura degli esemplari.

9.2 Periodicità annuale

Le variazioni annuali della consistenza della popolazione di *Typhlotrechus bilimeki* sono vistose e dell'ordine di grandezza osservabile in altri Carabidi cavernicoli in situazioni dove la grotta sia sottoposta per lo meno a variazioni consistenti di umidità. In ben due annate diverse si è constatato un vistoso massimo estivo, perfettamente coincidente con l'«estate» della grotta, mentre durante l'«inverno» si assiste ad una scomparsa quasi totale all'apice del cono, e ad un calo meno vistoso negli anfratti laterali. Molto marcata è la ciclicità riproduttiva, che si concentra nell'estate, meno quella dello sviluppo preimmaginale, che mostra comunque evidenti segni di sincronizzazione, con massimo degli sfarfallamenti invernali.

Il ciclo biologico di *Typhlotrechus*, che pure abbiamo chiarito, è quello di un Carabide monovoltino con ciclo di sviluppo e generazionale biennale, poichè sono necessari due anni completi dall'uovo sino all'ovodeposizione successiva. Scarsissima la longevità degli adulti che sembrano morire dopo la prima fase riproduttiva. La fecondità elevata (è notevole il numero di uova per femmina), la scarsa longevità e la preferenza per un terreno eutrofico e ricco di humus sono tutti elementi che fanno pensare ad un adattamento recente all'ambiente ipogeo, fatto già supportato dai sistematici su base puramente morfologica e biogeografica (vedi fra tutti JEAN-NEL, 1928).

9.3 Periodicità ed ambiente ipogeo

Se dovessimo interpretare la ritmicità riproduttiva e più in generale di popolazione di *Typhlotrechus* sulla base di quanto già noto per i Carabidi epigei, non avremmo difficoltà a ritenere *T. bilimeki* un riproduttore autunnale con larve invernali, il cui sviluppo risulta particolarmente rallentato dalle basse temperature dell'ambiente elettivo, che ritardano la comparsa della nuova generazione al punto di ritardarne di un anno anche la maturazione sessuale. Questa ipotesi non è tanto assurda perchè i Trechini epigei sono tutti, o quasi, riproduttori autunnali. Le esperienze della DELEUREANCE, d'altra parte, hanno permesso di constatare che le femmine tenute in cattività alla temperatura di 8°C depongono le uova regolarmente fino alla loro morte.

Se noi propendiamo per definire «a regolazione esogena» il ciclo di sviluppo di *T. bilimeki*, ciò è dovuto, più che altro, al fatto che le variazioni annue della temperatura osservate sono sufficienti a spiegare la sincronizzazione estiva della maturazione delle gonadi, mentre risulta

molto meno incisiva quella delle durate dello sviluppo, dal momento che la comparsa degli immaturi si estende in realtà per tutto l'anno.

Nell'ambiente epigeo non esiste una sola specie di Carabide nella quale sia possibile rinvenire neosfarfallati nel corso di tutti i 12 mesi dell'anno. Fra l'altro, allo stato attuale delle conoscenze, non è possibile escludere che la popolazione osservata sia continuamente arricchita di neosfarfallati provenienti da parti più interne e profonde, isotermitiche, del massiccio carsico, il che farebbe apparire la popolazione periodica da noi osservata come una popolazione con caratteristiche a se stanti, circondata però da altre popolazioni aperiodiche sparse nell'interno del Carso Triestino.

La dimostrazione definitiva della natura esogena del ciclo osservato è dunque possibile solo in laboratorio, mediante allevamenti in condizioni controllate. Queste ricerche dimostrano comunque che la stagionalità sembra essere più la regola che non l'eccezione, almeno nelle cavità sotterranee accessibili all'uomo.

BIBLIOGRAFIA

- ANDRIEUX C., 1971 (a) - *Influence de la morfologie des galeries, de la forme et de l'orientation des ouvertures sur le climat souterrain* - Ibid. IV - Ann. Spéléol., 26 (1): 5-30.
- ANDRIEUX C., 1971 (b) - *Le bilans climatiques* - Ann. Spéléol., 26 (2): 367-386.
- BEDEL L. e SIMON E., 1875 - *Liste générale des articulés cavernicoles de l'Europe* - Zool. J., IV.
- BERTARELLI L.V. e BOEGAN E., 1926 - *Duemila Grotte. Quarant'anni di esplorazioni nella Venezia Giulia* - T.C.I., Ed. B & MM Fachin - Trieste 1986, pp. 441.
- BRANDMAYR P., COLOMBETTA G., DROVENIK B., FORTI F., POLDINI L., ZETTO BRANDMAYR T., 1980 - *Etude multidisciplinaire sur l'écologie de quelques Carabides endogés (Coleoptera Carabidae)* - Mém. Biospéol., 7:85-98.
- CABIDOCHÉ M., 1963 - *Note sur la périodicité saisonnière d'activité d'une population de Coléoptères troglobies (Aphaenops et Hydraphaenops)* - C. R. Acad. Sc. Paris, 256: 4491-4493.
- CABIDOCHÉ M., 1966 - *Contribution à la connaissance de l'écologie des Trechinae cavernicoles pyrénéens* - Thèse Fac. Sc. Paris, pp. 228.
- CASALE A. e LANEYRIE R., 1982 - *Trechodinae et Trechinae du monde. Tableau des sous-familles, tribus, séries philétiques, genres, et catalogue général des espèces* - Mém. de Biospéol., 9: 1-226.
- DELAY B., 1974 - *Les conditions thermiques des milieux terrestres dans la zone d'hétérothermie des massifs calcaires et leur influence sur le développement de Speonomus longicornis* - Ann. Spéléol., 28 (1): 121-136.
- DELAY B., 1978 - *Milieu souterrain et ecophysiologie de la reproduction et du développement des coléoptères Bathysciinae hypogés* - Mém. de Biospéol. Lab. Sout. CNRS Moulis, Saint Girons, 5: 1-349.
- DELEURANCE-GLAÇON S., 1963 - *Contribution à l'étude des Coléoptères cavernicoles de la sous-famille des Trechinae* - Ann. Spéléol. Moulis 18: 227-265.
- DELEURANCE S. e DELEURANCE E.-Ph., 1964 - *Reproduction et cycle évolutif larvaire des Aphaenops (A. cerberus Dieck, A. crypticola Linder), Insectes Coléoptères cavernicoles* - C.R. Acad. Sc. Paris, 258: 4369-4370.

- DELEURANCE S. e DELEURANCE E.-Ph, 1964 - *L'absence de cycle saisonnier de reproduction chez les Insectes Coléoptères troglodytes (Bathysciines et Trechini)* - C.R. Acad. Sc. Paris, 258: 5995-5997.
- DELEURANCE S., 1967 - *Sur la biologie de quelques Trechinae ed Sphodrinae (Insectes Coléoptères)* - C.R. Acad. Sc. Paris, 265: 1817-1819.
- FAGE L., 1931 - *Araneae, 5^e série, précédée d'un essai sur l'évolution souterrain et son déterminisme* - Arch. Zool. exp. gén., 71: 99-291.
- FORTI F., 1967 - *La geomorfologia nei dintorni di Slivia (Carso Triestino) in rapporto alla litologia ed alla tettonica* - Soc. Alp. delle Giulie - Sez. di Trieste del C.A.I. - Atti e Mem. Comm. Grotte "E. Boegan", Vol. II: 23-58.
- GASPARO F., 1983/87 - *Osservazioni meteoriche eseguite negli anni 1983/87* - Comm. Grotte "E. Boegan" - Trieste - Supp. Atti e Mem.
- JEANNEL R., 1926 - *Faune cavernicole de la France* - Lechevalier, Paris.
- JEANNEL R., 1928 - *Monographie des Trechinae. Morfologie comparée et distribution géographique d'un groupe de Coéoptères (3^e livraison)* - L'Abeille - Journal d'entomologie par la Soc. Ent. de France. Vol. XXXV, pp. 808.
- JEANNEL R., 1943 - *Les fossiles vivants des cavernes* - Ed. Gallimard, Paris.
- JUBERTHIE C., 1969 - *Relations entre le climat, le microclimat et les Aphaenops cerberus dans la Grotte de Sainte-Catherine* - Ann. Spéléol. 24(1): 75-104.
- JUBERTHIE C., 1969 - *Etude écologique des larves de Speonomus infernus subsp. infernus dans la Grotte de Sainte-Catherine* - Ann. Spéléol. 24 (3): 563.
- JUBERTHIE C., DELAY B. e BOUILLON M., 1980 - *Extension du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les Coléoptères troglodytes* - Coll. Evol. Col. souterr. et endogés, Moulis (10-14/9/1979). Mém. Biospéol. 7: 19-52.
- JUBERTHIE C., DELAY B. e BOUILLON M., 1980 - *Sur l'existence d'un milieu souterrain superficiel en zone non calcaire* - C.R. Acad. Sc. Paris, t. 290: 49-52 Série D.
- JUBERTHIE C., 1984 - *La colonisation du milieu souterrain; theories et models, relations avec la speciation et l'évolution souterraine* - Mém. Biospéol., Tome XI, 65-102.
- KANE T.C., NORTON R.M. e POULSON T.L., 1975 - *The ecology of a predaceous troglodytic beetle, Neaphaenops tellkampfi (Coleoptera, Trechinae)* - Int. J. Speleol., 55-64.
- KAITH J.H., 1975 - *Seasonal Changes in a Population of Pseudoanophtalmus tenuis (Coleoptera, Carabidae) in Murray Spring Cave, Indiana: A Preliminary Report* - Int. J. Speleol. 7: 33-44.
- LARSSON S.G., 1939 - *Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden* - Entom. Medd. 20: 277-554.
- LINDROTH C.H., 1945 - *Die Femoskandischen Carabidae. Spezieller Teil* - Göteborgs Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handling, Ser B, 4 (1): 1-709.
- MÜLLER G., 1926 - *Studi entomologici I - I Coleotteri della Venezia Giulia - parte I: Adepaga* - Tipog. F.lli Mosettig, Trieste, Vol. I (II): 1-306.
- PAARMANN W., 1979 - *Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms in Carabid beetles of the different chimatic zones* - Misc. Pap. Agr. Univ. Wageningen, 18: 119-132.
- PERKO von G.A., 1908 - *Die Tropfsteinhöhle von Slivno bei Nabresina (Triester Karst)* - Mitt. d.K.K. Geogr. Ges. Wien. Heft 11 u 12, pp. 453-462.
- PEYERIMHOFF P. de, 1906 - *Recherches sur la faune cavernicole des Basses-Alpes* - Ann. Soc. ent. Fr., 75: 203-233.
- POLLI S., 1953 - *Meteorologia ipogea nella Grotta Gigante presso Trieste* - Premier Congrès Int. de Spéléologie II (2): 1-13.

- POLLI S., 1969 - *Meteorologia ipogea nella Grotta "C. Doria" del Carso di Trieste - Quinquennio 1963-1967* - Soc. Alp. delle Giulie - Sez. di Trieste del C.A.I. - Atti e Mem. Comm. Grotte "E. Boegan", Vol. IX: 87-98.
- RACOVITZA E.-G., 1907 - *Essai sur les problèmes biospéologiques* - Biospéol., I. Archiv. Zool. exper. Gén. (4): VI.
- RACOVITZA Gh., 1967 - *Nouvelles contributios à l'étude du topoclimat de la grotte "Ghetarul de la Scărișoara"* - Ann. Spéléol. XXIII, 4: 757-786.
- RACOVITZA Gh., 1975 - *La classification topoclimatique des cavités souterraines* - Trav. Inst. Spéol. "E. Racovitza", XIV: 197-216.
- RACOVITZA Gh., 1980 - *Etude écologique sur les Coléoptères Bathysciinae cavernicoles* - Memoires de Biospéologie, Moulis - Saint Girons - Avril 1980, Tome VI.
- SBORDONI V., 1969 - *La vita nelle grotte* - Enciclopedia della Natura, Vol. IV: 175-236.
- THIELE H.U., 1977 - *Carabid Beetles in their environments* - Zoophysiology and Ecology, 10; pagg. 369, 152 figg. - Springer-Verlag.
- VANDEL A., 1964 - *Biospéologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles* - Géobiol. Ecol. Aménagement - Coll. int. Direct. Delamare-Deboutteville Gauthier Villars, Paris, 1964, pp. 607.