

PAOLETTI M.G., DREON A.L., STINNER B.R.* e STINNER D.H.*

Dipartimento di Biologia Università di Padova, Padova, Italia.

* Department of Entomology, Ohio State University, Wooster Oh, USA.

DISTRIBUZIONE DELLA PEDOFAUNA E NUTRIENTI
NELLA SELVA NEOTROPICALE.
LA FORESTA DI NUBI VENEZUELANA.

RIASSUNTO

Le ricerche nei suoli delle foreste tropicali umide hanno spesso fornito basse biomasse di invertebrati.

Esaminando peraltro i suoli sospesi in foreste di nubi del Venezuela, sono state raccolte consistenti quantità di invertebrati del suolo: oligocheti, isopodi terrestri, diplopodi, chilopodi, blatto-dei, acari, ecc.

Abbiamo verificato che il materiale terroso che viene a formarsi all'interno di epifite tra cui le bromeliacee che vegetano da 3 a 25 m di altezza, è ricco di nutrienti che alimentano una elevata densità di invertebrati al suolo. Almeno di dieci volte è maggiore il numero di invertebrati del suolo presente nei suoli sospesi rispetto al suolo reale. Questa elevata attività di invertebrati del suolo sulla chioma degli alberi ha notevoli implicazioni per quanto attiene il ciclo dei nutrienti nelle foreste di nubi. Queste ricerche offrono inoltre nuovi approcci ai meccanismi evuzionistici delle faune del suolo.

ABSTRACT

SOIL INVERTEBRATE AND NUTRIENT DISTRIBUTION IN
THE VENEZUELAN CLOUD FORESTS

Surveys of soil-inhabiting invertebrates on the forest floors of Neotropical cloud forest produce surprisingly few animals. However, when suspended soils in the canopies of Venezuelan cloud forests are examined, large numbers of "forest floor" dwelling invertebrates such as earthworms, isopods, millipeds, centipeds and

cockroaches etc., can be found. We discovered that the soil and humus which collects and forms in bromeliads growing 3-25 m above the forest floor provide a nutrient rich habitat for large numbers of soil invertebrates. In comparisons between bromeliads and the forest floor below, there were over ten times more animals in the bromeliad litter and soil than in the forest floor at a particularly moist site. These have important implications for decomposition and nutrient cycling in Neotropical cloud forests. These findings involve a new approach in considering evolutionary trends and habitats for "soil" invertebrates.

Key words: Neotropical cloud forest, soil invertebrates, suspended soils, biodiversity.

INTRODUZIONE

Rarefazione di invertebrati nell'intrico di vegetazione, rarefazione della pedofauna (nel suolo), impoverimento di nutrienti nel suolo, sono la nota ricorrente se non univoca di ambienti tropicali umidi non solo nel continente americano (JORDAN ed HERRERA, 1988; PAOLETTI et al. 1988; PAOLETTI et al. 1989).

Il maggior problema che si affaccia al ricercatore è ad esempio come randomizzare e limitare la messa a fuoco delle problematiche. Si ha l'impressione di venir travolti dalla complessità, frutto del numero elevato, sia di organismi che di interazioni possibili. Si sono così avute stime forse eccessive ma non assurde di taxa che stando al comparto animale raggiungerebbero i 30 milioni di specie su estrapolazioni elaborate in Costa Rica (ERWIN, 1982, 1983; MINELLI, 1989).

La nostra esperienza, ad esempio, di una decina d'anni di ricerche in zone per lo più di parco nazionale in Venezuela ci ha fornito una massa ingente di generi e specie nuove che possiamo valutare nell'ordine di 350-500, un numero però non strabiliante. Su alcuni lotti da noi meglio studiati, raccolti in zone peraltro assai visitate dagli zoologi (MARCUSZI, 1950), il tasso di specie nuove è valutabile mediamente ad un terzo di tutte le specie (Tab. I). Con simili sistemi di raccolta si può valutare che nella pianura veneta si abbia un tasso di nuovi taxa pari a 1%-2% delle specie raccolte (PAOLETTI, 1988a).

Qui desideriamo focalizzare più che la problematica della complessità della foresta di nubi venezuelana un problema funzionale: i meccanismi di distribuzione della pedofauna.

Tab. I: Situazione campione di alcuni lotti di invertebrati venezuelani già studiati o in corso di studio.

Taxa	specie nuove	i cui solo nelle bromelie	generi nuovi	i cui solo nelle bromelie	specie note	esemplari studiati
Oligochaeta	9	5	0	0	12	88
Hirudinei	0	0	0	0	1	1
Gastropoda	0	0	0	0	15	39
Oribatida	7	3	1	0	183	1133
Isopoda	12	2	2	0	25	250
Diplopoda	2	0	1	0	2	91
Phalangida	4	0	1	0	19	75
Protura	0	0	0	0	1	1
Diplura	1	0	0	0	?	32
Curculionidae	2	0	0	0	0	4
Scidmaenidae	4	0	0	0	12	50
Pselaphidae	12	3	2	0	10	36
Psocoptera	22	2	0	0	5	51
Hemiptera	1	1	0	0	2	42
Totale	76	16	7	0	278	1861

Mentre il concetto di fauna del suolo ha mostrato i suoi limiti sino dagli anni cinquanta, con il lavoro di DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951) che dimostrava per l'Africa equatoriale quanto i suoli sospesi della foresta potessero sostenere invertebrati assimilabili alla fauna del suolo, era rimasta scarsamente definita la congerie dei meccanismi che determinano la distribuzione della fauna nell'ambiente forestale umido (NADKARNI, 1984; PAOLETTI, 1988; PAOLETTI et al. 1989).

Il modello che si è voluto indagare è rappresentato da: suolo (a terra) ricoperto di lettiera e di detrito vegetale, suoli sospesi costituiti in particolare dalle bromelie, piante epifite ed arboricole (Fig. 1) facilmente misurabili ed analizzabili, riccamente abitate da vertebrati ed invertebrati (Fig. 2).

Questo contributo riassume buona parte di quanto sinora si è fatto e si sta facendo in questo campo grazie ad un sabbatico presso l'università di Ohio (USA) di uno di noi (M.G.P.).

MATERIALI E METODI

Il campionamento con ombrello da entomologo (telo bianco di cm 80 x 80) e l'esame delle bromelie ed altre piante epifite arboricole aveva fornito abbondante materiale riferibile alla pedofauna (PAOLETTI, 1980, 1988); si era così deciso di compiere una serie sistematica di prelievi di suolo e lettiera, di terra contenuta nelle bromelie, di materiale epifitico, legno marcio ecc. in due campagne di ricerca nel 1987 e 1988 nel periodo gennaio-febbraio.

Nel 1987 i campioni di suolo di 30 cm x 30 cm, per 10 cm di profondità, e la lettiera sovrastante venivano smistati manualmente e separatamente. Pure manualmente venivano smistati i contenuti delle bromelie arboricole in prossimità della zona di prelievo dei campioni di suolo. Le bromelie raccolte erano situate a 3-25 metri di altezza. Venivano fatte analisi del suolo e della lettiera raccolti a terra e di suolo e lettiera raccolti all'interno delle bromelie. Nel 1988 i campionamenti a terra venivano fatti con carotatore di diametro interno di cm 6 sino ad una profondità di 8-10 cm ed il materiale veniva analizzato al Tullgren modificato (modello a gradiente termico di Edwards e Fletcher, 1970) presso l'Università di Ohio, (USA) a Wooster. Suoli contenuti nelle bromelie arboricole e suoli sospesi tra le epifite arboricole (varie famiglie) venivano raccolti sino a 25 m di altezza sugli alberi.

Due siti presso il parco Pittier, Cordillera de la Costa, Estado Aragua (Portachuelo, Rancho Grande a 1100-1200 m s.m., 1841 mm di piovosità media annua, M.D., 1980) venivano presi in consi-

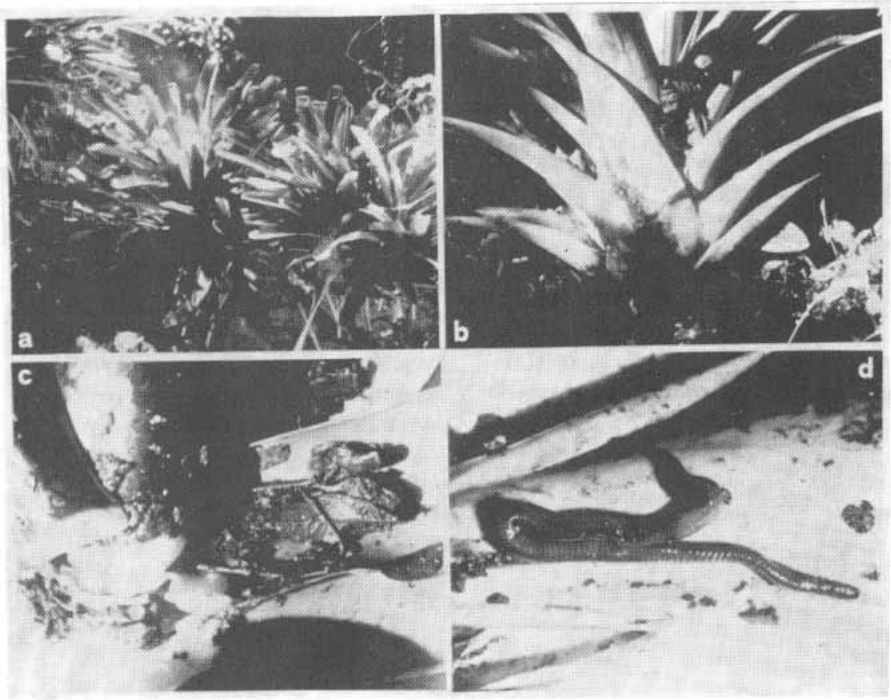


Fig. 1 - L'ambiente forestale della selva di nubi venezuelana è ricchissimo di epifite. Le Bromeliacee (a) qui rappresentate coprono talora massicciamente gli alberi.
 b - Tra le foglie a rosetta si raccolgono foglie ed altro materiale.
 c - Tale materiale si trasforma in terriccio anche per la presenza di una ricca pedofauna.
 d - un *Rhinodrilus* sp. (Glossoscolecidae) annidato tra le foglie di una bromelia (PC).

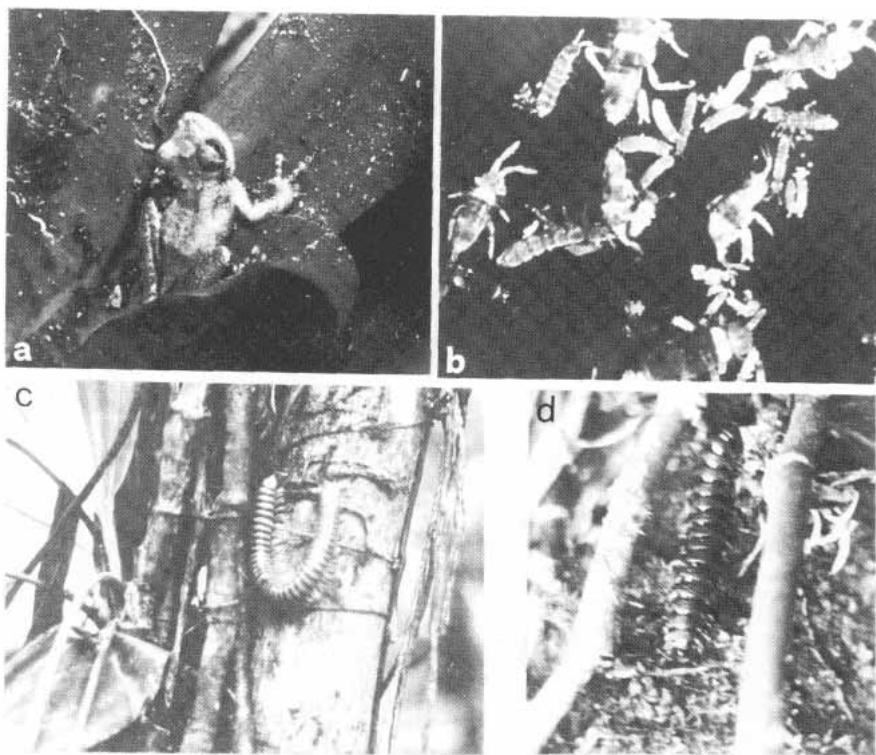


Fig. 2 - All'interno delle bromelie (PC) si possono trovare piccole rane (*Flectonus pygmaeus*) (a) quanto minuscoli collemboli e numerosi acari (b).
Ma anche sui tronchi (PC) è possibile individuare grossi diplopodi: *Neocricus* sp. (c) e *Amplinus* sp. (d).

derazione in maniera particolare. Per ogni sito ed ogni microambiente indagato venivano raccolti 5-12 campioni per essere poi smistati. Le Bromeliacee dominanti nei due siti studiati erano: *Vriesea platynema* a Rancho Grande (RG), *Aechmea splendens* e *Vriesea lasserii* a Portachuelo (PC).

Tab. II: Ordini di macro e micro invertebrati raccolti nelle bromelie (suolo e lettiera) e nel suolo forestale (suolo e lettiera) nel febbraio 1987.

Ordini	Sito umido (Portachuelo)		Sito meno umido (Rancho Grande)	
	Bromelie	Suolo forestale	Bromelie	Suolo forestale
Oligochaeta (2)	26	4	3	1
Hirudinea	4	0	0	0
Oniscoidea (4)	57	32	17	16
Diplopoda (4)	68	46	14	30
Chilopoda (3)	13	24	8	20
Symphyla	0	11	0	0
Diplura (2)	0	9	0	8
Blattodea	15	4	37	15
Orthoptera	1	2	0	1
Dermaptera	0	3	5	1
Psocoptera	0	1	2	1
Hemiptera	29	8	39	39
Coleoptera (14)	86	92	209	59
Diptera	38	7	28	3
Hymenoptera (1)	456	64	149	110
Pseudoscorpionida	0	7	0	11
Pedipalpida	0	2	0	3
Phalangida	1	3	3	15
Aranea	12	17	8	25

+ I numeri fra parentesi indicano le famiglie riconosciute.
Ogni valore è relativo alla somma di nove campioni.

Tab. III: Ordini e numero di invertebrati (> 3 mm) raccolti nelle bromelie (suolo e lettiera) e nel suolo forestale (suolo e lettiera) nel gennaio 1988.

Ordini	Sito umido (Portachuelo)		Sito meno umido (Rancho Grande)	
	Bromelie	Suolo forestale	Bromelie	Suolo forestale
Oligochaeta	0.00	0.00	0.00	0.00
Hirudinea	0.00	1.25	0.00	0.00
Oniscoidea	2.22	15.55	43.00	8.57
Diplopoda	7.22	13.75	1.50	10.00
Chilopoda	2.77	0.00	14.00	0.71
Symphyla	0.00	0.00	0.00	0.00
Diplura	0.00	0.00	0.00	0.00
Blattodea	13.33	0.00	23.00	6.42
Orthoptera	1.11	5.00	1.50	2.85
Dermaptera	1.66	3.75	3.00	0.00
Psocoptera	0.00	5.00	1.00	0.71
Hemiptera	0.00	1.25	11.50	3.57
Coleoptera	11.66	32.50	97.50	22.14
Diptera	4.44	0.00	7.50	0.00
Hymenoptera	5.55	6.25	63.50	16.42
Pseudoscorpionida	0.00	1.25	0.00	0.71
Pedipalpida	0.00	0.00	0.00	0.00
Phalangida	2.77	20.00	0.00	4.28
Aranea	8.33	13.75	16.00	8.57

Ogni valore è relativo alla somma di cinque campioni.

Nel caso in cui i campioni erano in numero maggiore sono stati normalizzati a cinque.

Tab. IV: Ordini e numero di micro invertebrati (< 3 mm) raccolti nelle bromelie (suolo e lettiera) e nel suolo forestale (suolo e lettiera) nel gennaio 1988. Estrazione con Tullgren modificato.

Ordini	Sito umido (Portachuelo)		Sito meno umido (Rancho Grande)	
	Bromelie	suolo forestale	Bromelie	Suolo forestale
Mesostigmati	144	69	312	116
Criptostigmati	269	136	741	70
Altri acari	22	5	27	9
Araneidae	1	0	8	3
Blattodea	8	0	7	0
Chilopoda	3	0	5	0
Coccoidea	7	0	3	0
Coleoptera	107	15	196	14
Collembola	461	74	848	20
Dermaptera	0	1	4	0
Diplopoda	5	4	24	8
Diplura	1	3	0	0
Diptera	73	22	21	4
Enchytraeidae	0	0	2	0
Hemiptera	42	0	47	1
Hymenoptera	66	13	156	242
Neuroptera	0	0	2	0
Oniscoidea	1	0	4	0
Omoptera	0	2	1	11
Phalangida	0	0	1	1
Protura	0	1	0	0
Psocoptera	0	0	2	0
Symphyla	0	3	0	0
Thysanoptera	1	0	11	0
Eseplari totali / g di suolo	4.0455	0.276	2.298	0.2625
Totale fitosaprofagi / g di suolo	3.2605	0.0835	1.8355	0.2
Totale predatori+parassitoidi / g di suolo	0.788	0.1925	0.462	0.062

Ogni valore è relativo alla somma di dieci campioni.

RISULTATI

Le epifite ricoprono talora fittamente alberi ed arbusti della selva di nubi. Tra le epifite le Bromeliacee, famiglia endemica del Sudamerica, hanno un ruolo rilevante per numero di specie e biomassa nella foresta di nubi come più in generale nelle foreste neotropicali (MADISON, 1977; SUDGEN and ROBINS, 1979; BENZING, 1980; FRANK, 1983; HUBER, 1986; OLIVA-ESTEVA and STEYERMARK, 1987).

Le nostre raccolte del 1987 hanno permesso di rilevare che le bromelie raccolgono nella loro rosetta fogliare una quantità di lettiera che è proporzionale alla quantità di suolo che qui si forma all'interno della rosetta stessa (Fig. 3). La quantità di lettiera raccolta al loro interno si è dimostrata proporzionale al diametro delle bromelie (Fig. 4).

La quantità di lettiera catturata dalle bromelie è inversamen-

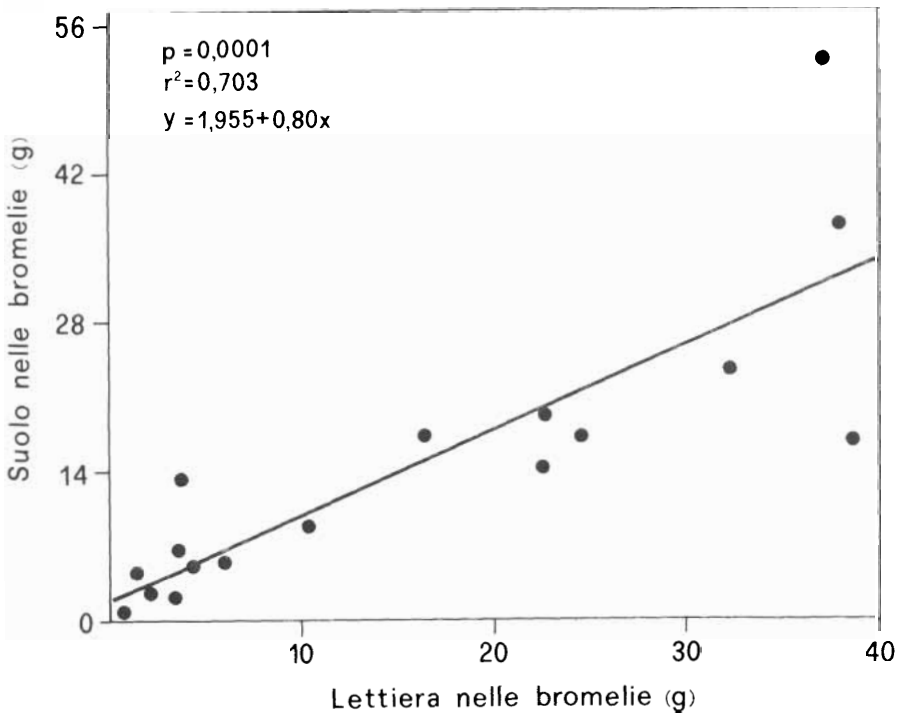


Fig. 3 - All'interno delle bromelie la quantità di suolo e di lettiera appaiono generalmente ben correlate. I dati provengono dalle due stazioni. Raccolte del 1987 a PC e RG.

te proporzionale alla quantità di lettiera reperita al suolo sottostante (Fig. 5). La dimensione delle bromelie ottenuta dal loro diametro è inversamente proporzionale alla quantità di lettiera che si accumula al suolo (Fig. 6).

Secondo questi dati la bromelie sottraggono al suolo la lettiera prodotta dagli alberi. Viene accreditato così un modello epifitico, *nutrient piracy*, già ipotizzato da BENZING e SEEMAN, 1978. Secondo tale modello infatti esiste una forma di competizione indiretta per la lettiera tra bromelie ed albero ospite. La lettiera viene così sottratta al suolo ed utilizzata dalle bromelie a proprio vantaggio anziché dalle radici dell'albero, nel suolo.

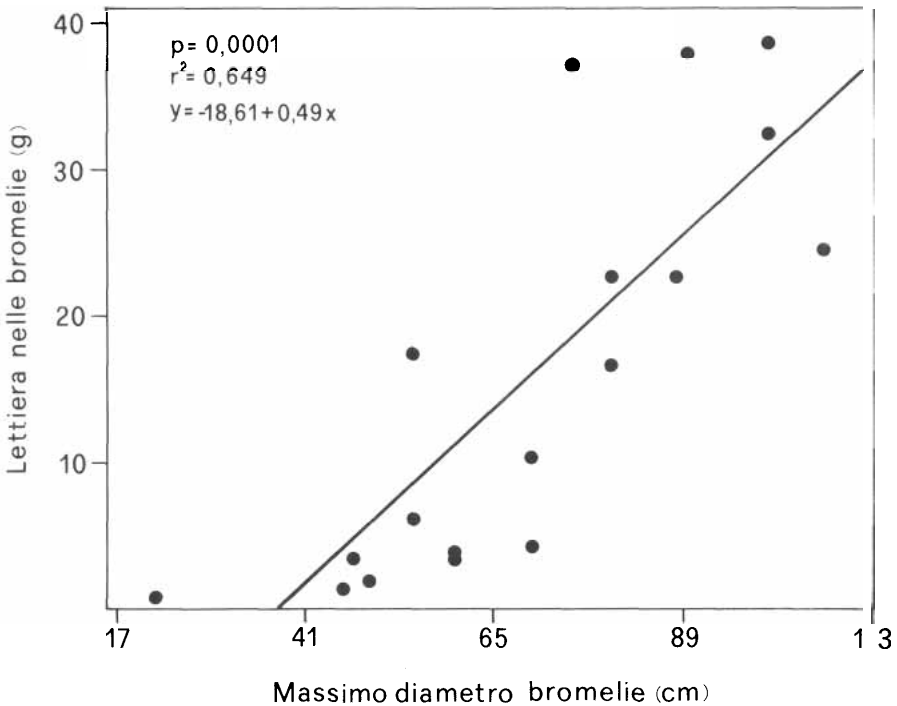


Fig. 4 - Nelle bromelie la quantità di lettiera intercettata è proporzionale al diametro delle piante. I dati provengono dalle due stazioni. Raccolte del 1987 a PC e RG.

DISTRIBUZIONE DEGLI INVERTEBRATI E DEI NUTRIENTI

La tabella II mostra la distribuzione di invertebrati raccolti in due siti nel parco Pittier: Portachuelo (PC) (stazione più umida) e Rancho Grande (RG) (stazione un po' meno umida, HUBER, 1986). Si ha la somma di invertebrati raccolti in nove bromelie per sito (diametro medio cm 69), dalla lettiera e dal suolo trovati nella rosetta (Fig. 1) e dal suolo sottostante (lettiera più suolo sino a 10 cm di profondità).

Si rileva che parecchi taxa sono assai più abbondanti nelle bromelie che nel suolo. Ciò è in particolare molto accentuato per gli Oligocheti Glossoscolecidae.

Nelle tabelle III, IV si possono vedere raggruppati i macro in-

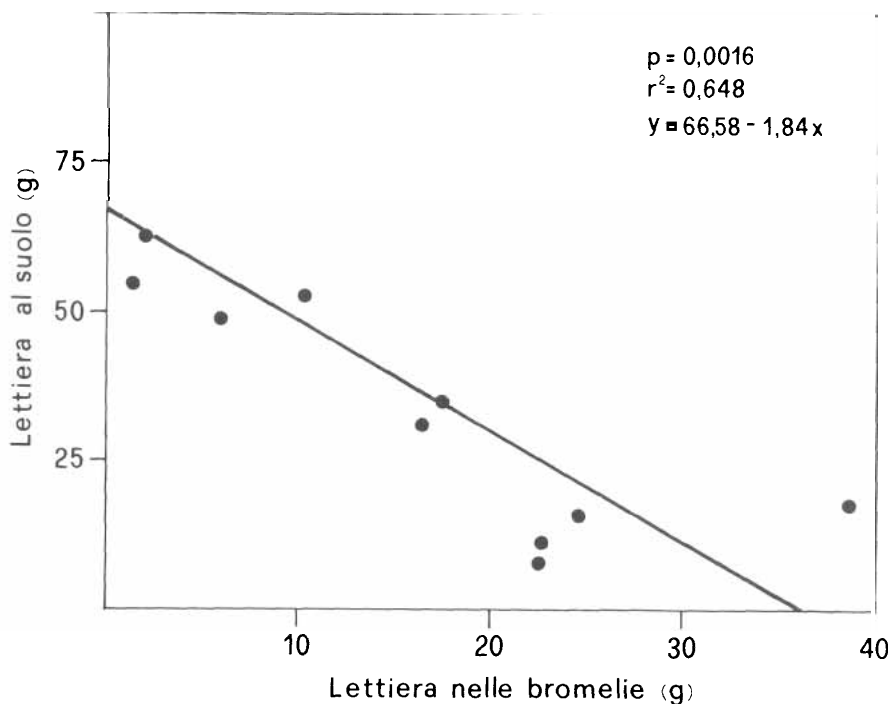


Fig. 5 - La quantità di lettiera nelle bromelie è inversamente proporzionale alla quantità di lettiera che si raccoglie alla superficie del suolo in prossimità dell'albero su cui era stata raccolta la bromelia. Raccolte del 1987 a PC e RG.

vertebrati smistati manualmente ed i microinvertebrati (mesofauna e microfauna smistata al Tullgran modificato) raccolti nel 1988 da bromelie e dal suolo a Portachuelo o Rancho Grande.

La Fig. 7 riassume i dati quantitativi rapportati al peso dei campioni prelevati, che fanno risaltare la consistente concentrazione di fauna nelle bromelie rispetto al suolo pur con una maggior accentuazione nella stazione più fortemente umida, Portachuelo, rispetto a Rancho Grande.

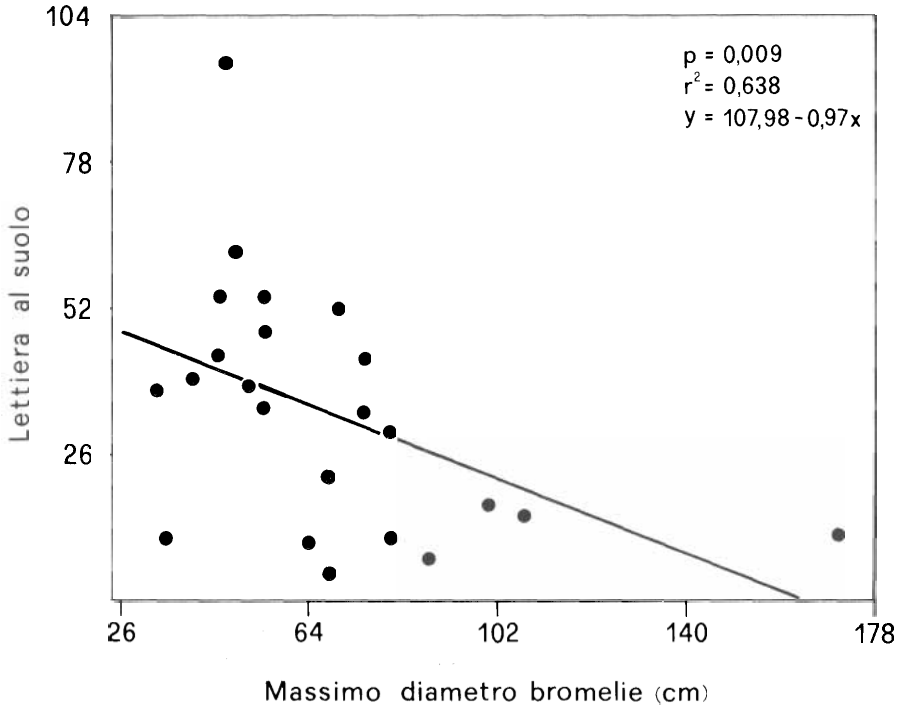


Fig. 6 - Il diametro delle bromelie sembra essere inversamente correlato con la quantità di lettiera alla superficie del suolo in prossimità dell'albero su cui era stata raccolta la bromelia. Raccolte del 1987 a PC e RG.

NUTRIENTI NEL SUOLO E SOPRASSUOLO

Le analisi del suolo e dei suoli sospesi contenuti nelle bromelie offrono un quadro che conferma una maggior concentrazione di nutrienti nei suoli sospesi rispetto al suolo reale. I suoli sospesi sono più ricchi di nutrienti (Tab. V) e di ciò si ha una maggiore accentuazione nel sito relativamente più umido, per la maggiore esposizione alle nubi (PC).

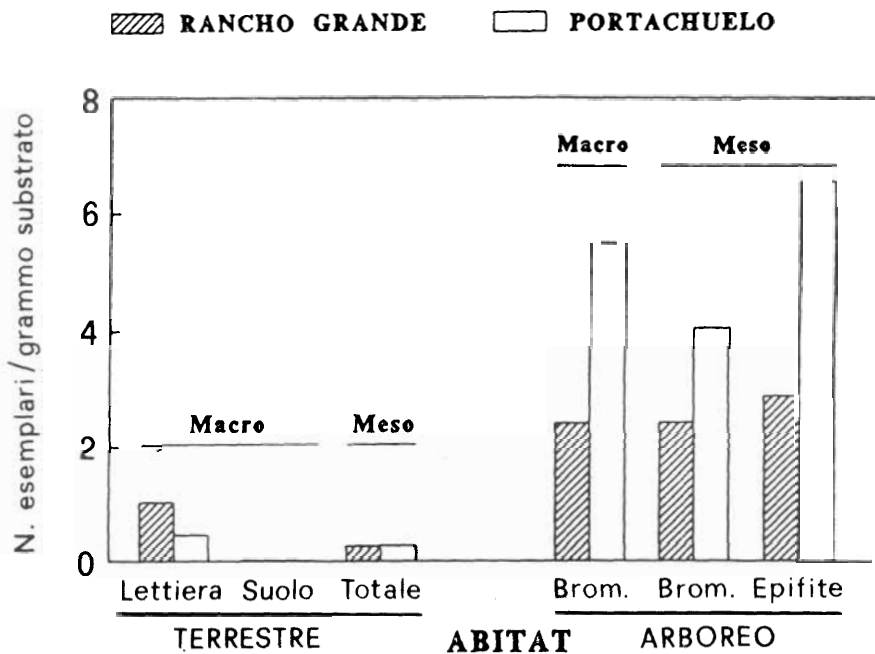


Fig. 7 - Il numero totale di esemplari di invertebrati raccolti nelle bromelie è rappresentato per grammo di substrato. Macro, si riferisce alla fauna smistata manualmente (> 3 mm), Meso, si riferisce alla mesofauna ottenuta con apparato Tullgren (< 3 mm). Brom. sta per bromelia. Le epifite rappresentano campioni di cm 10x10 di materiale epifitico (radici, terriccio, materiale organico) raccolto sui tronchi in prossimità di bromelie. Per quanto i dati della mesofauna (Tullgren) siano del 1988 e della macrofauna (smistamento manuale) del 1987 e quindi non strettamente comparabili, risalta la similitudine di quantità riferite al grammo.

Tab. V: Nutrienti contenuti nei suoli sospesi delle bromelie e nel suolo forestale. Campionamenti 1987.

Nutrienti	PORTACHUELO			RANCHO GRANDE		
	Suolo nelle bromelie	P+	Suolo forestale	Suolo nelle bromelie	P+	Suolo forestale
SO %	76.7	<0.0001	19.1	74.0	<0.0001	8.56
N (%)	2.1	<0.0001	0.6	2.3	<0.0001	0.46
P (mg/g)	20.3	0.14	15.8	27.1	0.016	9.56
K (mg/g)	177.9	0.20	134.9	302.9	0.02	174.80
Ca (mg/g)	1048.8	0.0008	350.0	1625.6	0.4	1939.90
Mg (mg/g)	208.1	0.005	111.9	238.3	0.045	441.70

DISCUSSIONE

Questi dati quantitativi confermano un precedente saggio basato su poche analisi eseguite ad Izcaragua, presso Caracas, e al Jarillo, presso Colonia Trovar (PAOLETTI, 1988) che indicavano una maggiore concentrazione di nutrienti nei suoli sospesi delle bromelie rispetto al suolo forestale.

Come si viene formando questa maggior concentrazione di nutrienti nei suoli sospesi?

Mentre non vi sono dati quantitativi sull'apporto meteorico di nutrienti nella Cordillera da la Costa di cui il Parco Pittier fa parte e neppure dati certi sull'apporto di nutrienti di origine marina, non si può escludere che l'apporto per deposizione sia di un certo rilievo (JORDAN, 1985).

L'elevata concentrazione di nutrienti nei suoli sospesi appare dai nostri dati correlata alla ricchezza e concentrazione di invertebrati di almeno dieci volte più abbondanti nei suoli sospesi che al suolo, (PAOLETTI et al., 1988, 1989).

Si può ritenere che le reti trofiche specifiche dei suoli in ambienti temperati, si trovino disperse nella vegetazione per una più diffusa ed elevata disponibilità di nutrienti nello strato aereo della vegetazione. Questo sembra il significato della Fig. 8 ottenuta con l'analisi fattoriale delle componenti faunistiche presenti nel suolo, nella lettiera a terra e all'interno delle bromelie. Le bromelie sottendono un'area assai più vasta che suoli e lettiera a terra.

Che vi siano meccanismi sofisticati di cattura di nutrienti è dimostrato dall'abbondanza di VAM micorrize tra le radici di epifite della chioma forestale (RABATIN, STINNER e PAOLETTI, in preparazio-

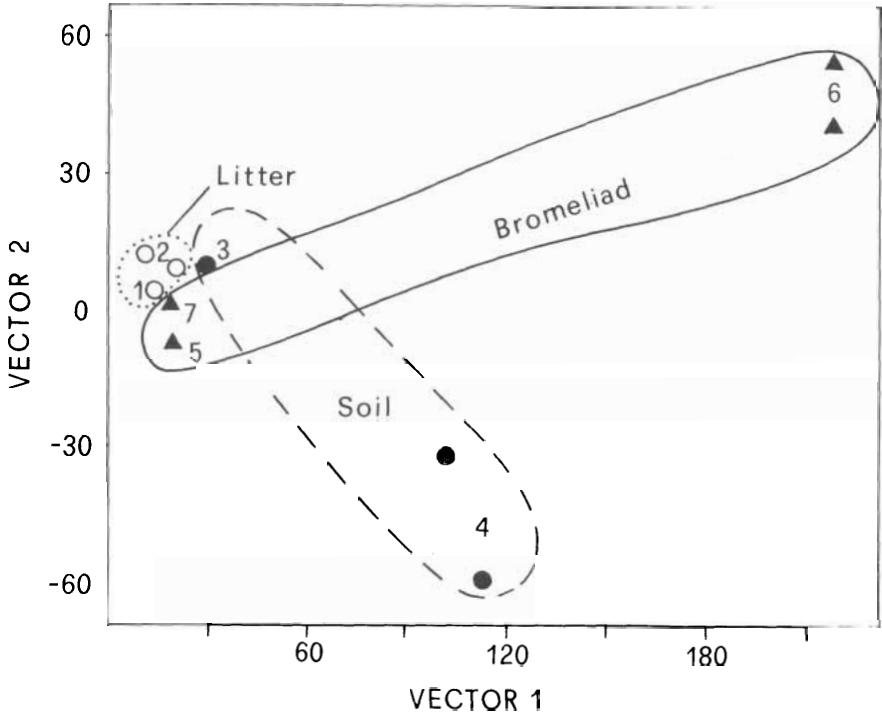


Fig. 8 - L'analisi fattoriale dei maggiori raggruppamenti animali raccolti (del 1987 a RG e PC) nella lettiera a terra, all'interno del suolo e dentro le bromelie fa risaltare la maggiore diversità faunistica all'interno delle bromelie, rispetto al suolo ed alla lettiera.

Tab. VI: Formicidi raccolti nei campioni di suolo, su epifite e nelle bromelie.
 Somma di dieci campioni per sito nel Parco Pitter
 (det. W.L. Brown Jr. 12-7-88)

	PORTACHUELO			RANCHO GRANDE			
	TOT. BR. PC	TOT. E.S. PC	TOT. SO. PC	TOT. SO RGR.	TOT. BR. RGR.	TOT. R.W. RGR.	TOT. TA
<i>Eurhopalothrix boulandi</i>	0	0	0	1	0		0
<i>Hypoconera</i> sp.	2	0	0	0	6	3	0
<i>Hypoconera ditinguenda</i>	10	0	0	0	0	0	0
<i>Pachycondyla</i> sp.	0	0	0	0	0	3	0
<i>Paratrechina stigma</i> ?	19	14	2	10	22		0
<i>Strumigenys gundlaky</i>	0	0	0	5	0	1	0
<i>Thaumatomyrmex ferox</i> Mann	0	0	0	0	0	0	0
<i>Typhlomyrmex pusillus</i>	0	0	0	0	0	0	3
TOT. Predatori:	31	14	2	16	28	7	3
<i>Brachymyrmex</i> sp.	4	2	0	103	0	0	2
<i>Brachinoma</i> sp.	7	0	0	0	0	0	0
<i>Camponotus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrmelachista</i> sp.	0	0	0	1	0		0
<i>Solenopsis</i> sp.	19	4	7	13	35	2	0
<i>Tapinoma</i> sp.	17	6	2	0	1	0	0
Bethylidae	0	0	3	0	0	0	0
TOT. polifagi:	47	12	12	117	37	2	2
TOTALE	78	26	14	143	65	9	5

BR = bromelie
 SO = suolo
 E.S. = epifite arboree
 R.W. = legno marcio
 TA = ambiente coltivato
 PC = Portachuelo
 RGR = Rancho Grande

ne), mentre il passaggio ad esempio di azoto sembra dimostrato tra i microorganismi ricoprenti le foglie stesse nella foresta pluviale (BENTLEY e CARPENTER, 1984).

L'elevato numero di invertebrati presenti nei suoli sospesi appartenenti a gruppi tassonomici presenti nel suolo (basterebbe pensare a diplopodi, lombrichi ed isopodi), si abbina all'elevata presenza di invertebrati in movimento nell'intrico della chioma arborea (ADIS, 1988; STORK, 1988; WILSON, 1987).

Se le catture con l'ombrello da entomologo hanno fatto valutare la enorme rilevanza degli invertebrati della chioma arborea, smisurato settore della foresta di nubi (PAOLETTI, 1980, 1988), esiste presumibilmente una continuità tra suoli sospesi e fronde ed un movimento continuo la cui struttura e dinamica rimangono sconosciute.

Ci si può allora chiedere se esista un vantaggio per un organismo terricolo, quali in genere sono ritenuti ad esempio gli Isopodi terrestri, a salire sugli alberi o a rimanere sulle bromelie. La risposta la stiamo vagliando con l'analisi di una specie particolarmente vagile *Ischioscia variegata*, che viene raccolta sia a terra, tra la lettiera e nel suolo sia, talora abbondantissima, nei suoli sospesi e sulle fronde (dove assieme ad alcuni altri isopodi viene raccolta con l'ombrello da entomologo).

Le analisi sinora condotte comparativamente su materiale raccolto a terra e sugli alberi indicano che realmente la concentrazione di nutrienti nei contenuti del tubo digerente ma anche nei tessuti degli isopodi, come negli embrioni delle femmine ovigere, è in genere più elevata negli esemplari raccolti su bromelie e sulla vegetazione rispetto a quelli raccolti a terra (PAOLETTI, FURLAN, DREON, FAVRETTO, in prep.).

Questo premio di nutrienti agli "scalatori" pone una serie di quesiti sull'evoluzione dei suoli e degli invertebrati del suolo. Il quesito si potrebbe presentare così: invertebrati evolutisi nel suolo hanno colonizzato gli alberi o la migrazione è avvenuta in senso inverso? (PAOLETTI et al., 1989).

La presenza sugli alberi di una ricca pedofauna, d'altronde verificata anche in zone amazzoniche periodicamente inondate dai fiumi (ADIS, 1988), fa da sfondo ad una ricchissima messe di fauna nella chioma degli alberi delle foreste neotropicali umide (PAOLETTI, 1980; ERWIN, 1982; PERRY, 1984; WILSON, 1987; STORK, 1988). La chioma forestale rimane peraltro in gran parte un ambiente inesplorato (ERWIN, 1983; SOUTHWOOD, 1986; Wilson, 1988).

Si pone allora la questione dell'evoluzione di questo sistema di piante ed animali ed è opportuno rivedere i meccanismi che avreb-

bero determinato l'evoluzione degli invertebrati del suolo e del soprasuolo.

Il suolo della foresta tropicale soggetto ad elevata predazione, e quindi scarsamente affidabile per gli invertebrati, è spesso stato l'oggetto di osservazioni dei numerosi mirmecologi che hanno studiato le razzie delle formiche guerriere (army ants) (FRANKS e FLETCHER, 1983; WILSON, 1987). Pur non potendo misurare l'effetto di predazione nei suoli della Cordillera de la Costa in Venezuela in maniera sofisticata, la mancanza di rappresentanti delle formiche guerriere fa pensare che la pressione di predazione non sia l'unico elemento attuale, determinante per la migrazione verso l'alto (Tab. VI).

D'altronde le formiche sono molto ben rappresentate anche nella parte alta della vegetazione (PAOLETTI et al., 1989).

Nell'evoluzione verso l'alto di fauna e flora a caccia di migliori opportunità diviene un fatto di notevole rilievo. Queste opportunità di spazi vitali stimati nell'ordine di 2000 volte quello dell'area basale del tronco di faggio (SOUTHWOOD, 1978) sono forse 10 o 50 volte maggiori in una foresta di nubi coperta da epifite.

Disponibilità di spazio, microclima favorevole, assieme a maggior disponibilità nutrienti sono ottime circostanze per una colonizzazione intensa della chioma forestale.

BIBLIOGRAFIA

- ADIS J. 1988. On the abundance and density of terrestrial arthropod in Central Amazonian dryland forests. *J. Tropical Ecology*, 4: 19-24.
- BENTLEY B.L., CARPENTER E.J. 1984. Direct transfer of newly fixed nitrogen from free-living epiphyllous microorganisms to their host plant. *Oecologia*, 63: 52-56.
- BENZING D. 1980. *The biology of Bromeliads*. Mad River Press.
- BENZING D.H. and SEEMAN J. 1978. *Selbiana* 2: 133-148.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE D.C. 1951. *Microfauna du sol des pays temperes et tropicaux*. Suppl. *Vie et Milieu*, Paris.
- EDWARDS C.A. and FLETCHER 1970. *Proc. Symp. Methods of Study in Soil Ecology (U.N.E.S.C.O., Geneva)*, pp. 57-66.
- ERWIN T.L. 1982. Tropical Forests: their richness in Coleopters and other arthropod species. *The Coleopterist Bulletin*, 36: 74-75.
- ERWIN T.L. 1983. Tropical Forest Canopies: The last biotic Fronteer. *ESA Bulletin* pp. 14-19.
- FRANK J.H. 1983. Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities. in: J.K. Frank and L.P. Lounibos Eds. *Plexus Publ. Inc. Medford*, pp. 101-128.
- FRANKS N.R. and FLETCHER C.R. 1983. Spatial patterns in Army Ant Foraging and Migration: *Eciton Burchielli* on Barro Colorado Island, Panama. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 261-270.
- HUBER O. 1986. *La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. O. Huber Ed. Fondo Editorial Acta Cientifica Venezolana, 288 pp.
- JORDAN C.F. 1985. *Nutrient cycling in tropical forest ecosystems*. J. Wiley, N.Y.
- JORDAN C.F. and HERRERA R. 1981. Tropical Rain Forests: are nutrient really critical ? *The American Naturalist*, 117: 167-180.
- MADISON M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2: 1-13.
- MARCUZZI G. 1950. Problemi inerenti al popolamento animale della selva pluviale in Venezuela. *Arch. Zool. It.* 297-324.
- MINELLI A. 1989. The role of taxonomy in the analysis of natural and agricultural communities. In: M.G. Paoletti, B.R. Stinner and G.G. Lorenzoni, *Agricultural Ecology and Environment*, Elsevier, pp. 57-66.
- MINISTERO DE LA DEFENSA, 1980. *Promedios climaticos de Venezuela periodo 1951-1970*. D.C.U. 551,552.2.

- NADKARNI N.M. 1981. Canopy roots: Convergent Evolution in Rainforest Nutrient Cycles. *Science*. 214: 1023-1024.
- NADKARNI N.M. 1984. *BIOTROPICA*, 16: 249-256.
- OLIVA - ESTEVA F. and STEYERMARK J.A. 1987. Bromeliaceae of Venezuela. *Armitano* 398 pp.
- PAOLETTI M.G., 1980. Le strategie di vita nella foresta neotropica: interesse teorico ed applicativo anche per gli ecosistemi delle regioni temperate. Il paradosso della fauna pensile del suolo. Alcune riflessioni. *Natura e Montagna*, 28: 115-128.
- PAOLETTI M.G. 1988. Life Strategies of Isopods and "soil invertebrates" in Venezuela. *Mon. Zool. Ital.*, 4:435-453.
- PAOLETTI M.G. 1988a. Soil Invertebrates in cultivated and uncultivated soils in northeastern Italy. *Redia* 71(2): 501-563.
- PAOLETTI M.G., STINNER D.H. and STINNER B.R. 1988. Soil invertebrates in the canopies of tropical cloud forests. *Proceeding 18th International Congress of Entomology, Vancouver*, p. 174.
- PAOLETTI M.G., STINNER D., STINNER B.R., BENZING D.H. and R.A.J. TAYLOR, 1989. Diversity of soil fauna in the canopy of Neotropical rainforest. *J. Tropical Ecology*, in press.
- PAOLETTI M.G., FURLAN C., DREON A.L., FAVRETTO M.R., 1989. Nutrient content of Invertebrates living in soil and canopies in the tropical cloud forest. In prep.
- PERRY D.R., 1984. The Canopy of the tropical Rain Forest. *Scientific American*, pp. 138-147.
- RABATIN S. STINNER B.R. and PAOLETTI M.G. VAM Micorrryza in a tropical cloud forest. In prep.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1978. The components of diversity. *Symposia of the Royal Entomological Society of London*, 9: 19-40.
- STORK N.E., 1988. Community structure of arthropod fauna of tropical trees an analysis of the global diversity of insecta. *Proceeding 18th International Congress of Entomology, Vancouver*, p. 174.
- STORK N.E., 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 35: 321-337.
- SUGDEN and ROBINS, 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian Cloud Forests. I. The distribution of the Epyphytic Flora. *Biotropica*, 11: 173-188.
- WILSON E.O., 1987. Causes of Ecological success: the case of the ants. *J. An. Ecol.*, 56: 1-9.
- WILSON E.O. (Ed.) 1988. *Biodiversity*. Nat. Ac. Press, Washington D.C., 521 pp.