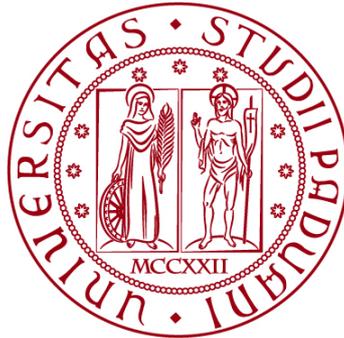


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Scienze Naturali



ELABORATO DI LAUREA

**Studio preliminare del comportamento sociale in
*Gromphadorhina portentosa***

**Tutor: Prof.ssa Clelia Gasparini
Dipartimento di Biologia**

**Co-tutor: Dott. Enzo Moretto
ButterflyArc srl - Esapolis**

Laureanda: Nicole Finotello

ANNO ACCADEMICO 2022/2023

Indice

| | |
|---|-----------|
| Introduzione | 1 |
| Socialità | 1 |
| Socialità negli scarafaggi..... | 3 |
| Scarafaggi: biologia ed ecologia | 4 |
| <i>Gromphadorhina portentosa</i> | 6 |
| Scopo dell'elaborato | 8 |
| Materiali e metodi | 9 |
| Isolamento e acclimatazione degli individui | 9 |
| Setup sperimentale | 10 |
| Osservazioni comportamentali | 10 |
| Analisi del comportamento | 11 |
| Analisi fenotipica degli individui | 12 |
| Risultati | 13 |
| Analisi morfologiche di base..... | 13 |
| Allocazione del tempo nei diversi comportamenti..... | 14 |
| Differenze comportamentali giorno/notte | 14 |
| Differenze comportamentali tra i giorni e tra i sessi | 15 |
| Comportamenti e caratteristiche morfologiche | 18 |
| Discussione | 20 |
| Conclusioni e studi futuri | 22 |
| Bibliografia | 24 |

Introduzione

Socialità

La socialità si riferisce alla tendenza degli animali di una stessa specie a vivere in gruppi stabili. La formazione di questi gruppi deriva dalla reciproca attrazione sociale tra individui caratterizzati da una sincronia di attività, la quale li porta al mantenimento di una certa coesione all'interno del gruppo (Michelena et al., 2008). Le motivazioni che hanno portato specie diverse alla socialità e le modalità con cui questa si è affermata devono essere collocate nello specifico quadro evolutivo e genetico di ogni specie. Una distinzione importante di cui bisogna tenere conto si ha tra le specie cosiddette gregarie e le specie sociali vere e proprie. Ciò che distingue essenzialmente le aggregazioni dai gruppi sociali risiede nella cooperazione tra gli individui. Mentre nelle aggregazioni gli individui sono attratti verso stimoli o risorse presenti in un dato punto dell'ambiente senza che ci sia una vera e propria organizzazione e cooperazione tra gli stessi, nei gruppi sociali l'attrazione reciproca deriva proprio dai benefici cooperativi che si possono ottenere dalla vita in gruppo. In questo modo si instaura una fitta e precisa rete di comunicazione intraspecifica e di organizzazione sociale all'interno del gruppo stesso (Bogliani et al., 2022). All'interno dei gruppi sociali, quindi, viene spesso definita una gerarchia (Chase, 1974) e una suddivisione dei ruoli che può dipendere da caratteristiche come età, sesso, dimensioni o eventuale posizione gerarchica degli individui (Bogliani et al., 2022).

L'evoluzione della socialità, esplicita nelle forme più diverse e con differenti gradi di organizzazione in specie anche filogeneticamente molto distanti tra loro, ha un significato adattativo e si fonda sul bilancio tra i costi e i benefici associati alla vita in gruppo (Bogliani et al., 2022). Spesso sono fattori abiotici, come la distribuzione delle risorse nel territorio o le condizioni climatiche, che determinano la tendenza alla socialità (Bogliani et al., 2022). Temperature basse, per esempio, facilitano l'aggregazione tra individui, in quanto la vicinanza fisica permette una termoregolazione più efficiente rispetto ai singoli individui (Despland & Le Huu, 2007; Bogliani et al., 2022). In altri casi si è visto come la socialità sia favorita in condizioni climatiche estreme, come alte temperature e scarse precipitazioni (Firman et al., 2020). Un altro esempio è fornito dalle specie che cacciano e si nutrono in gruppo, in cui si nota una associazione tra la distribuzione, l'abbondanza delle risorse e le dimensioni del gruppo (Zemel & Lubin, 1995). Vivere in gruppo permette agli individui, tra le altre cose, di compiere azioni che sarebbero altrimenti molto difficoltose, se non impossibili, da attuare singolarmente. Per esempio, la formazione di gruppi per la difesa del territorio costituisce un vantaggio rispetto alla messa in atto di strategie aggressive da parte dei singoli individui (Port et al., 2017). Anche nel caso della cattura delle prede, spostarsi e cacciare in gruppo rappresenta un vantaggio. Cacciare in modo cooperativo permette a predatori come licaoni (*Lycaon pictus*) e iene maculate (*Crocuta crocuta*) di catturare prede molto

più grandi e difficili da affrontare rispetto a quanto riuscirebbero a fare individualmente (Beauchamp, 2013; Bogliani et al., 2022). Un ulteriore fattore strettamente correlato con il bilancio costi/benefici è la dimensione ottimale del gruppo. Effetti associati alla dimensione del gruppo riguardano la competizione per le risorse e il rischio di predazione. Il primo fattore aumenta all'aumentare della numerosità degli individui, mentre il secondo, al contrario, diminuisce all'aumentare della numerosità (Majolo et al., 2008). Tre importanti effetti dell'aggregazione, che subiscono un incremento all'aumentare delle dimensioni del gruppo di appartenenza, sono l'effetto diluizione, l'effetto rilevamento (Delm, 1990) e l'effetto confusione (Tosh et al., 2009). Secondo queste teorie, un gruppo più numeroso abbassa le probabilità del singolo individuo di essere predato (effetto diluizione), potenzia il tasso e l'efficacia della vigilanza nel suo complesso e, infine, riduce il tempo speso dal singolo individuo nella sorveglianza del territorio. La cooperazione tra i membri di un gruppo aumenta anche l'efficacia della difesa di una fonte alimentare da eventuali approfittatori (Bogliani et al., 2022). Uno dei vantaggi maggiori, però, riguarda la possibilità di un efficace interscambio di informazioni all'interno del gruppo, come il caso della danza delle api. Attraverso precisi movimenti, opportunamente orientati nello spazio, le api sono in grado di veicolare, nei confronti delle proprie compagne, informazioni precise sull'esatta posizione, in termini di direzione, distanza e qualità, della fonte alimentare trovata (Dyer, 2002). Altri vantaggi del vivere insieme derivano dall'opportunità di instaurare comportamenti altruistici e di cooperazione tra i membri del gruppo, come anche la possibilità di giovare dell'esperienza dei membri più anziani per risolvere eventuali situazioni complicate (Bogliani et al., 2022). La socialità ha degli effetti anche nella difesa nei confronti di malattie e parassiti. Le renne (*Rangifer tarandus*), per esempio, sono in grado di modificare la loro organizzazione spaziale in funzione delle specifiche strategie di attacco dei loro principali parassiti. In particolare, diminuiscono la distanza interindividuale se vengono attaccate dalle zanzare, mentre la aumentano nel caso di attacco da parte dei tafani (Bogliani et al., 2022). Le formiche della specie *Lasius neglectus* utilizzano la tecnica dell'allogrooming, in cui le operaie pulitrici hanno il compito di rimuovere le spore dai corpi delle compagne infettate (Bogliani et al., 2022). La socialità, d'altro canto, come ogni altra strategia adattativa, porta con sé anche dei costi associati. I predatori spesso tendono a scegliere gruppi più cospicui in modo da massimizzare il successo dell'attacco. Al tempo stesso, vivere in gruppo spesso comporta la necessità di condivisione delle risorse o di competizione nel caso in cui queste siano limitate nel territorio (Bogliani et al., 2022). Una disposizione molto ravvicinata dei membri di un gruppo e una numerosità elevata, inoltre, possono comportare la diffusione molto più rapida di infezioni e patogeni (Sabel et al., 2010). Anche nel caso della riproduzione, spesso l'accesso ad un eventuale partner è regolamentato dalle gerarchie e individui subordinati ne rimangono spesso esclusi. Un altro costo associato all'aggregazione è l'aumento dei casi di infanticidio e di cannibalismo (Bogliani et al., 2022). Quest'ultimo

sembra essere positivamente correlato con l'aumentare della densità del gruppo e rappresenta uno dei costi associati all'aggregazione negli scarafaggi (Bell et al., 2007).

Socialità negli scarafaggi

Un gruppo particolarmente interessante per lo studio della socialità è quello degli scarafaggi. Gli scarafaggi presentano una straordinaria varietà a livello di organizzazione sociale che va di pari passo con la loro enorme versatilità in termini di habitat, abitudini alimentari o modalità di riproduzione. Per semplicità, i diversi taxa vengono suddivisi in tre macrocategorie in base all'organizzazione sociale: solitari, gregari e sociali (Bell et al., 2007). Alle specie solitarie appartengono, per esempio, specie adattate a vivere in caverne buie e profonde (Bell et al., 2007). In questi casi, gli individui possono aggregarsi solo in fase di accoppiamento o se attratti da una specifica risorsa nel territorio. In altre situazioni, studi di laboratorio hanno constatato, invece, che in queste specie gli individui tendono attivamente a distanziarsi e separarsi dai conspecifici (van Baaren & Deleporte, 2001). Per quanto concerne le specie gregarie, si possono distinguere due categorie di aggregazioni: aggregazioni di coorte e aggregazioni di affiliazione. Le aggregazioni di coorte sono di fatto dei gruppi di parentela, in cui fratelli e sorelle non si disperdono e, così facendo, si aggregano formando un gruppo familiare. Le aggregazioni di affiliazione, d'altro canto, non presuppongono necessariamente legami di parentela tra i membri dello stesso gruppo. La seconda categoria, anche a causa dell'eterogeneità degli individui costituenti il gruppo, spesso presenta sistemi di organizzazione sociale più complessi (Bell et al., 2007).

Alla base della formazione e dell'organizzazione dei gruppi vi è un complesso sistema di comunicazione tra gli individui in cui i feromoni rivestono un ruolo fondamentale. Il motore della reciproca attrazione tra gli individui sembra risiedere in un feromone chiamato, appunto, "feromone di aggregazione". Questo composto chimico viene prodotto dalle cellule del cuscinetto rettale ed escreto attraverso le feci. Una volta espulso, le sue componenti volatili vengono assorbite dalla cuticola degli scarafaggi nelle vicinanze, inducendone il comportamento di aggregazione (Ishii & Kuwahara, 1967). A questo punto, l'organizzazione del gruppo sembra derivare da una vastissima gamma di feromoni, tra cui feromoni sessuali, di allarme o mediatori del riconoscimento di parentela (Bell et al., 2007). In casi di sovraffollamento, un feromone di dispersione, isolato da campioni salivari in *Blattella germanica*, la blatta germanica, induce un comportamento di repulsione reciproca tra gli individui (Faulde et al., 1990). Anche i fattori ambientali svolgono un importante ruolo nella definizione della struttura sociale o nella scelta iniziale del luogo più adatto in cui costituire la colonia. Un abbassamento dell'umidità atmosferica, per esempio, può portare ad una maggior aggregazione in alcune specie (Dambach & Goehlen, 1999). Gli scarafaggi sembrano formare gruppi la cui organizzazione risulta essere auto-regolata attraverso la definizione di regole, la

comunicazione tra gli individui e la modulazione dei comportamenti individuali rispetto ai conspecifici (Bell et al., 2007). All'interno del complesso sistema di comunicazione intraspecifica degli scarafaggi non rientra esclusivamente l'uso di feromoni, ma anche il contatto fisico, la produzione di specifici composti chimici, l'alterazione del microclima locale o l'uso di segnali sonori (Mistal et al., 2000; Bell et al., 2007).

L'aggregazione e la socialità negli scarafaggi comportano numerosi benefici, uno tra i quali, oltre a quanto già citato in precedenza, riguarda la possibilità di creare dei microclimi isolati rispetto all'ambiente circostante. Un effetto diretto della socialità e della formazione di gruppi in *Gromphadorhina portentosa* riguarda, infatti, il mantenimento di un adeguato bilancio idrico e la conseguente riduzione della dispersione dell'acqua corporea durante la lunga stagione secca del Madagascar (Yoder & Grojean, 1997). Studi effettuati su *B. germanica*, inoltre, hanno permesso di affermare che uno dei fini della socialità negli scarafaggi riguarda l'accoppiamento. Gli incontri con potenziali partner, infatti, vengono favoriti dal comportamento gregario. Al tempo stesso, però, la presenza di eventuali rivali nelle vicinanze può comportare costi associati alla competizione intra- ed intersessuale. I benefici dell'aggregazione si riflettono, infine, su una maggiore protezione delle ninfe e dei giovani, che sono più vulnerabili a disseccamento, predazione e denutrizione (Bell et al., 2007).

La socialità, quindi, alla luce di un favorevole bilancio costi/benefici, esprime la soluzione adattativa più diffusa all'interno delle diverse specie di scarafaggi e rappresenta un mondo, per alcuni versi, ancora da scoprire.

Scarafaggi: biologia ed ecologia

Gli scarafaggi sono insetti appartenenti all'ordine dei Blattoidei. Si tratta di un gruppo estremamente antico con fossili di scarafaggi risalenti al Carbonifero superiore (da 318.1 ± 1.3 a 299.0 ± 0.8 Ma). Gli scarafaggi sono insetti cosmopoliti, diffusi praticamente in ogni habitat. Sono prevalentemente presenti a latitudini comprese tra i 30° N e i 30° S nelle regioni calde e umide di Africa e America tropicale, ma possono essere rinvenuti anche ad altre latitudini (Bell et al., 2007) con adattamenti specifici per sopravvivere, per esempio, anche a temperature estremamente basse (Worland et al., 2004). La loro grande adattabilità a diversi tipi di ambienti, sia naturali che antropici (Bell, 2012), deriverebbe da una plasticità che si riflette su vari livelli. Per esempio, studi effettuati su *Periplaneta americana*, la blatta americana, dimostrano che, oltre ad una plasticità comportamentale (Clarebrough et al., 2000), essi sono in grado di modificare in poche generazioni il numero e la durata dei diversi stadi di sviluppo, le loro dimensioni, la loro capacità di immagazzinamento dell'acqua, la resistenza alla fame e la densità dei loro endosimbionti intestinali al fine di adattarsi a differenti condizioni ambientali (Mira & Raubenheimer, 2002). La maggior parte delle specie risulta essere crepuscolare e, mentre alcune risultano essere attive solo per un breve periodo subito dopo il

tramonto, altre specie presentano un certo grado di attività durante tutta la notte (Bell et al., 2007). Gli individui di queste specie, quindi, tendono a nascondersi durante il giorno, mentre durante la notte risultano attivi nell'alimentazione, esplorazione del territorio, ricerca di partner sessuali, accoppiamenti o ovodeposizione. Studi effettuati su *Parcoblatta pennsylvanica*, la blatta del legno della Pennsylvania, hanno constatato come la quantità di luce sia il principale fattore che influenza il grado di attività degli individui di questa specie e che, in condizioni controllate di laboratorio con buio continuo, il grado di attività dei soggetti analizzati risulta massimo finché non subentra la fatica (Park & Keller, 1932). Alla base dei ritmi di attività degli scarafaggi vi è un orologio circadiano presente in una regione del cervello associata sia anatomicamente che funzionalmente al sistema ottico. I livelli di luce che vengono percepiti, quindi, permettono la sincronizzazione dell'orologio circadiano e del conseguente grado di attività con il ciclo luce/buio ambientale (Helfrich-Förster, 2004).

Gli scarafaggi sono insetti emimetaboli e presentano, quindi, uno sviluppo graduale. Lo stadio giovanile, dopo la schiusa delle uova, rappresenta lo stadio di ninfa, il quale ha aspetto simile all'adulto e si accresce tramite mute successive. Molte specie allo stadio adulto vedono la comparsa delle ali, ma in alcune specie le ali sono ridotte o addirittura assenti (Cochran & World Health Organization, 1999). Per quanto riguarda le strategie riproduttive, l'ordine dei Blattoidei risulta essere un gruppo molto vario: vi sono specie ovipare, ovovivipare, vivipare e partenogenetiche (Roth & Willis, 1954).

Gli scarafaggi vengono tipicamente ritenuti organismi onnivori e generalisti, ma spesso questa visione è data dalle conoscenze che si basano su specie infestanti. In contesti urbani, infatti, queste specie si cibano praticamente di tutto, ma molto diverse sono le condizioni naturali. In natura queste specie possono essere specializzate e le preferenze alimentari possono addirittura essere sesso-specifiche o variare in funzione dell'età, dello stato di sviluppo o riproduttivo dell'individuo. Gli scarafaggi riescono, inoltre, a bilanciare la loro dieta operando una selezione tra i cibi a disposizione e adattandosi, quindi, alle disponibilità dell'ambiente (Bell et al., 2007). Gli scarafaggi si nutrono generalmente di materiale vegetale ed animale in decomposizione a livello della lettiera, ma possono agire anche come consumatori primari cibandosi principalmente di vegetazione giovane (Bell et al., 2007). Il loro ruolo come decompositori risulta estremamente importante (Wardle et al., 2004) proprio perché le loro attività di alimentazione, locomozione, escavazione e canalizzazione portano alla frammentazione del substrato esponendo nuova superficie all'azione dei microrganismi (Lavelle, 2002; Bell et al., 2007). Oltre alla disgregazione fisica, gli scarafaggi contribuiscono alla degradazione chimica del suolo trasportando in e sul proprio corpo alcuni microrganismi con cui possono anche instaurare delle relazioni simbiotiche e mutualistiche (Crawford & Taylor, 1984; Bell et al., 2007). Gli scarafaggi, infine, possono predare e nutrirsi anche di altri invertebrati (Bell et al., 2007). È presente anche il cannibalismo, che spesso risulta direttamente correlato alla qualità e alla quantità di risorse alimentari

disponibili, anche se studi effettuati in *B. germanica* documentano casi di cannibalismo da parte di individui di entrambi i sessi e di tutte le età anche in condizioni alimentari ottimali (Gahlhoff et al., 1999).

Indubbiamente meno conosciuto è il ruolo di alcune specie di scarafaggi come impollinatori, che si cibano di pollini, nettare ed essudati dei fiori sui quali vanno a posarsi (Nagamitsu & Inoue, 1997; Vlasáková et al., 2008).

Gromphadorhina portentosa

Gromphadorhina portentosa (Schaum, 1853 ord. Blattodea; fam. Blaberidae) è comunemente nota come blatta fischiante del Madagascar. Questa specie, infatti, è endemica dell'isola del Madagascar dove vive all'interno della lettiera della foresta pluviale. Gli adulti hanno dimensioni che variano tra i 5 e i 10 cm di lunghezza (Monahan et al., 2023) e, in particolare, i maschi [Fig. 1.1] tendono ad essere leggermente più piccoli delle femmine [Fig. 1.2] (Breed et al., 1981). Entrambi i sessi presentano due tubercoli sulla superficie dorsale del pronoto, assimilabili a corna, maggiormente pronunciati nei maschi e solo accennati nelle femmine. I maschi, inoltre, a differenza delle femmine, presentano antenne ricoperte da numerosi peli sensoriali (Barth, 1968). La specie presenta dunque dimorfismo sessuale.



Figura 1.1 Esemplare maschio di *G. portentosa*.



Figura 1.2 Esemplare femmina di *G. portentosa*.

Gli individui di *G. portentosa* sono atteri e presentano il secondo paio di spiracoli addominali modificati attraverso i quali può essere spinta forzatamente l'aria, in modo da produrre il tipico sibilo che caratterizza questa specie. Il sibilo viene prodotto da entrambi i sessi in condizioni di pericolo o disturbo e dai maschi in fase di corteggiamento, accoppiamento o durante le lotte intraspecifiche per il territorio.

G. portentosa è una specie notturna e onnivora. Viene considerata una specie ovovivipara, in quanto le uova vengono trattenute all'interno dell'ooteca della femmina durante il periodo di gestazione della durata di circa 2/3 mesi e fino alla loro schiusa con conseguente parto di ninfe già indipendenti. Le ninfe vanno incontro ad una serie di mute successive nell'arco di circa 6 mesi, fino al raggiungimento dello stadio adulto e della maturità sessuale (Monahan et al., 2023). Subito dopo il processo di muta, l'esemplare presenta una colorazione bianca finché l'esoscheletro non si sarà indurito e pigmentato [Fig. 1.3].



Figura 1.3 Esemplare di *G. portentosa* subito dopo la muta.

In *G. portentosa* l'accoppiamento avviene in seguito ad un corteggiamento caratterizzato da comportamenti stereotipati e della durata di circa 5 minuti. La copula, una volta avvenuto il contatto, prosegue per circa 20-30 minuti (Barth, 1968). Studi recenti in *G. portentosa* hanno evidenziato come le femmine siano in grado di operare una discriminazione tra i maschi, in particolare sulla base delle dimensioni, preferendo l'accoppiamento con maschi più grandi se messe di fronte ad un test di scelta binaria. Le dimensioni, però, non sembrano essere l'unico fattore discriminante utilizzato per la scelta sessuale femminile. Dagli esperimenti, infatti, è stato messo in luce come le femmine tendano a rifiutare e ad allontanarsi da maschi che mostrano comportamenti aggressivi nei confronti di eventuali avversari (Clark, 1998).

G. portentosa è una specie sociale e forma gruppi con gerarchie stabili e in cui sono presenti maschi dominanti e territoriali (Barth, 1968). Spesso i soggetti maschi ricorrono all'utilizzo di display stereotipati che forniscono ai conspecifici informazioni di dominanza. Questi display, come in altre specie animali, servono ad evitare o minimizzare la probabilità di arrivare allo scontro fisico per stabilire la dominanza o l'accesso ai partner. Nel caso in cui si arrivi ad uno scontro diretto, vengono utilizzati sia i sibili sia le corna (Clark & Moore, 1994). I comportamenti coinvolti in interazioni agonistiche tra maschi sono descritti nel lavoro di Clark & Moore (1994) e sono essenzialmente suddivisi tra comportamenti aggressivi, volti quindi a stabilire una posizione sociale di superiorità rispetto all'avversario, e comportamenti, al contrario, di sottomissione. Tra i comportamenti aggressivi rientrano, per esempio, il cosiddetto "Abdomen Flick", il quale consiste nello spingere l'addome verso l'alto a contatto con l'avversario, o il "Lunge", che prevede una spinta in avanti verso l'avversario. Tra i comportamenti di sottomissione, invece, si possono citare il "Crouch", in cui il soggetto abbassa il corpo contro il substrato e rimane immobile e il "Retreat", che consiste nell'allontanamento dall'avversario. In genere, la dominanza, così come la manifestazione di comportamenti aggressivi, presenta una correlazione con le dimensioni del

maschio. Infatti, il maschio dominante risulta essere significativamente più grande dell'avversario subordinato (Clark & Moore, 1995). Il livello di aggressività può essere modulato anche andando a modificare la quantità o la qualità delle risorse dell'ambiente. In particolare, la presenza di femmine e lo status dell'individuo nel territorio (se l'individuo è il residente o l'intruso) hanno degli effetti sul grado di aggressività del maschio (Guerra & Mason, 2005). Anche il cibo rappresenta una risorsa in grado di aumentare le esibizioni di comportamenti aggressivi nei maschi. Quando un gruppo di soggetti maschi, infatti, viene trattato con cibo in quantità limitate, si nota un aumento significativo delle esibizioni aggressive (Yoder et al., 2014). In precedenti studi su *G. portentosa* effettuati da Clark & Moore (1994; 1995) viene fatto uso all'interno delle arene di piccoli rialzi in legno allo scopo di indagare le manifestazioni di dominanza. È noto in molte specie del regno animale, infatti, come posizioni sopraelevate, che permettono di esprimere il proprio status sociale e di avere una migliore visuale del territorio, rappresentino una diretta esibizione di dominanza. La gerarchia all'interno di un gruppo sembrerebbe essere stabile già dopo 4 giorni dalla formazione del gruppo stesso (Shockley, 2002). Sulla socialità di questa specie sono ancora molti gli aspetti da definire. Per esempio, poca considerazione (se non nulla) è stata data al comportamento sociale femminile, che è stato considerato solamente come una condizione a contorno per aumentare l'aggressività dei maschi.

Scopo dell'elaborato

Lo scopo di questa tesi è studiare in modo preliminare il comportamento sociale in piccoli gruppi di individui di *G. portentosa*, senza precedenti interazioni sociali. In particolare, il progetto si concentra sullo studio dell'utilizzo dello spazio a disposizione da parte degli animali anche a seconda delle fasi del giorno, della eventuale gerarchia per l'accesso al cibo e l'utilizzo della posizione rialzata (indice di dominanza). Si vuole anche andare ad indagare se la dominanza o l'utilizzo degli spazi siano associati a caratteristiche morfologiche (in particolare della dimensione corporea) degli individui.

Materiali e metodi

Isolamento e acclimatazione degli individui

Gli esperimenti sono stati svolti presso il museo “Esapolis” (museo di insetti presso Padova, <https://www.micromegamondo.com/esapolis>). Gli individui utilizzati per lo studio sono stati isolati dalla colonia presente nella sezione “Insetti sociali” del museo. Questa colonia è estremamente numerosa, motivo per cui si ritiene verosimile escludere la presenza di una gerarchia unica o di interazioni stabili tra tutti i membri della colonia stessa. Disponendo in gruppi diversi esemplari prelevati casualmente, ci si aspetta, quindi, di osservare lo stabilirsi di gerarchie all’interno dei gruppi sociali. Il laboratorio in cui sono stati condotti gli esperimenti viene mantenuto ad una temperatura controllata di 26-30°C e un’umidità del circa 40-50%, così da riprodurre le condizioni ambientali dell’habitat in cui la specie in esame tipicamente vive (Madagascar). Il ciclo luce/buio di 12:12 ore, inoltre, è stato invertito in modo da permettere di effettuare gli studi durante il giorno, essendo *G. portentosa* una specie attiva di notte. Per l’osservazione dei comportamenti nelle ore di buio gli animali sono stati illuminati con luci rosse, le quali non vengono percepite dagli animali stessi.

Gli studi comportamentali sono stati effettuati su 4 gruppi, ciascuno costituito da 3 maschi e 3 femmine di *G. portentosa*. Non conoscendo a priori la loro età, sono stati selezionati solo soggetti che avessero dimensioni riconducibili all’età adulta (> 5 cm) e che avessero già sviluppato la capacità di produrre il sibilo. Prima della formazione dei gruppi sperimentali gli individui sono stati isolati individualmente in modo che non potessero avere interazioni con gli altri membri del gruppo e che non si potessero instaurare, perciò, delle gerarchie precedenti. Sono stati così lasciati per almeno tre giorni per permettere l’acclimatazione al fotoperiodo invertito.

I soggetti sono stati inseriti separatamente all’interno di scatole di plastica (17.5 x 11.5 x 7 cm) [Fig. 2.1] precedentemente forate in modo da permettere il passaggio di aria e contenenti cibo (cibo secco per cani) e



Figura 2.1 Individuo isolato singolarmente.

acqua *ad libitum*. Come fonte d’acqua è stato utilizzato un gel specifico per insetti (Dr. Raptor Bug Gel) per evitare il rischio di annegamento. A ciascun individuo è

stato assegnato un codice alfanumerico univoco in modo da poterne distinguere il gruppo di appartenenza e il singolo individuo rispetto ai compagni dello stesso gruppo. Ognuno è stato poi marcato in modo univoco con acrilico bianco affinché potesse essere facilmente distinto durante le osservazioni.

Setup sperimentale

È stato allestito un contenitore in plastica (38 x 26.5 x 19 cm) [Fig. 2.2] in cui è stato inserito un piccolo rifugio ricavato a partire da un contenitore in cartone per uova e un rialzo in legno di dimensioni 10 x 5.5 x 9 cm per creare una posizione sopraelevata. Il coperchio è stato tagliato centralmente per assicurare una visione ottimale da parte della fototrappola con cui sono stati registrati i comportamenti, posizionata al di

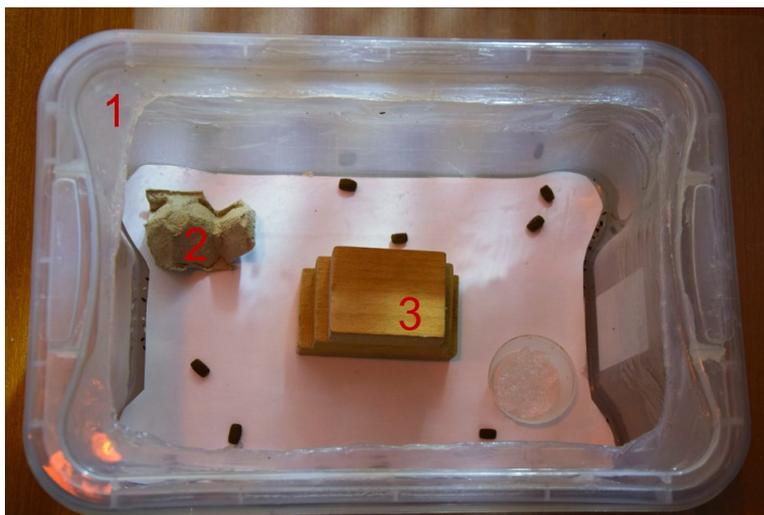


Figura 2.2 (1) Arena utilizzata per lo studio con (2) rifugio e (3) rialzo.

sopra della scatola stessa. Le pareti del contenitore sono state cosparse da vaselina per evitare che gli individui potessero scappare. Acqua e cibo sono stati forniti *ad libitum*. La disposizione dei diversi oggetti all'interno del contenitore è stata mantenuta costante durante tutto il periodo sperimentale (7 giorni). Al termine dell'osservazione di ogni gruppo, tutti gli oggetti e il contenitore stesso sono stati puliti con alcol in modo da non influenzare il comportamento dei gruppi successivi con odori o feromoni degli individui precedenti.

Osservazioni comportamentali

Per le osservazioni è stata utilizzata una fototrappola Scout Guard BG710-M-4G impostata per scattare una foto ogni 5 minuti. L'intervallo di tempo è stato scelto anche in modo da poter notare eventuali accoppiamenti, che in media durano 15-20 minuti. Ogni gruppo è stato monitorato per un periodo di 7 giorni. Il primo giorno della formazione di ogni gruppo sperimentale, gli individui sono stati inseriti all'interno dell'arena di studio entro le prime due ore di buio. Per tre volte durante l'osservazione di ogni gruppo è stato effettuato un semplice test per valutare eventuali gerarchie per l'accesso al cibo. Questo test consiste nell'inserire all'interno dell'arena sperimentale un pezzo di cibo fresco, banana e mela, e di lasciarlo a disposizione per un tempo prestabilito di 30 minuti. Durante questo lasso di tempo è stato osservato il comportamento degli individui, ed in particolare, dopo

quanto tempo e chi si avvicina al cibo; se il cibo viene monopolizzato dallo stesso individuo o se più individui mangiano insieme.

Il test è stato ripetuto sempre alla stessa ora. In particolare, il primo test è stato effettuato dopo un'ora dalla creazione del gruppo sociale, il secondo a metà del periodo di osservazione, mentre l'ultimo test è stato effettuato l'ultimo giorno di osservazione.

Analisi del comportamento

Per lo studio del comportamento, le immagini scattate dalla fototrappola sono state analizzate utilizzando il software BORIS (scaricabile dal sito <http://www.boris.unito.it/pages/download.html>). BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software) è un software open source sviluppato dall'Università di Torino per l'osservazione di comportamenti a partire da video, immagini o osservazioni dal vivo. Grazie a questo software è possibile costruire un etogramma in cui si associano ai comportamenti che si vogliono analizzare dei codici alfanumerici. In questo modo si può poi procedere all'analisi delle immagini, andando facilmente a correlare ai soggetti i codici dei comportamenti osservati. Al fine dell'analisi con il software, sono stati presi in considerazione 5 diversi comportamenti riscontrati durante le osservazioni elencati in Tabella 2.1, più un ulteriore comportamento, *sotto rifugio*, ricavato per complementarità dal comportamento *visibile*. È da tenere conto che in questo studio sono stati considerati “visibili” tutti quei soggetti che avessero almeno il capo al di fuori del rifugio. I comportamenti, inoltre, sono stati suddivisi in “State” e “Point” rispettivamente a seconda che il comportamento avesse una durata, espressa in secondi, o fosse puntiforme (presenza/assenza del comportamento).

Tabella 2.1 Elenco e descrizione dei comportamenti presi in considerazione per l'analisi. “State” indica che il comportamento ha una durata [s]; “Point” indica che il comportamento è puntiforme e non ha una durata.

| Comportamento | Descrizione | Tipologia |
|----------------------|---|------------------|
| Sopra rialzo | L'individuo si trova sopra al rialzo | State |
| Sopra rifugio | L'individuo si trova sopra al rifugio | State |
| Visibile | L'individuo è visibile all'interno dell'arena e non interagisce con gli oggetti | State |
| Cibo fresco | L'individuo mangia il cibo fresco | Point |
| Accoppiamento | Due individui (un maschio e una femmina) sono in posizione di accoppiamento | Point |

Per l'analisi comportamentale non sono state utilizzate tutte le immagini scattate durante il periodo di osservazione, ma sono state prese in considerazione solo le tre giornate in cui è stato effettuato anche il test della frutta fresca. In particolare, del primo sono state analizzate tre ore complessive all'interno del periodo di buio (prima ora, ora centrale e ultima ora). Per quanto riguarda il giorno centrale, sono state analizzate le immagini di tutte le ore, sia di buio che di luce. Infine, dell'ultimo giorno è stata analizzata la prima ora di buio. Questo è stato utile anche per andare ad ottenere un indice del tasso di attività degli individui durante le ore di luce,

ovvero il loro periodo di inattività, e per andare poi a confrontarlo con il tasso di attività registrato nelle ore di buio.

Analisi fenotipica degli individui

Una volta concluso il periodo di osservazione di ogni gruppo, tutti gli individui sono stati pesati e misurati. Queste misurazioni sono state effettuate al termine del periodo di osservazione in modo che tali procedure non rappresentassero una potenziale fonte di stress e non andassero, quindi, ad influenzare il comportamento sociale durante gli esperimenti. In particolare, di ogni individuo è stato misurato il peso (in g, accuratezza ± 0.003 g) utilizzando una bilancia di precisione (OHAUS Scout SKX123). Nello specifico, sono state effettuate tre pesate e ne è stata presa la media. Sono state, inoltre, misurate in mm lunghezza [Fig. 2.3] e larghezza [Fig. 2.4] del pronoto e lunghezza dorsale [Fig. 2.5]. Queste misure sono state prese analizzando le fotografie scattate con una macchina fotografica digitale. Le immagini ottenute (che avevano anche con un riferimento millimetrico, necessario per la calibrazione delle stesse) sono state elaborate utilizzando il software ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/download.html>). Nel caso degli individui maschi è stata misurata anche la lunghezza delle corna [Fig. 2.6], anche in questo caso tramite foto elaborate poi con ImageJ.



Figura 2.3 Lunghezza del pronoto.

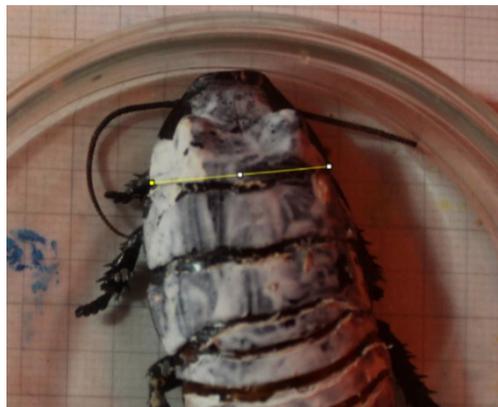


Figura 2.4 Larghezza del pronoto.



Figura 2.5 Lunghezza dorsale.



Figura 2.6 Lunghezza delle corna.

Risultati

Analisi morfologiche di base

Nello studio sono stati utilizzati in totale 24 esemplari, di cui 12 maschi e 12 femmine. La statistica descrittiva delle variabili misurate è riportata in Tabella 3.1.

Tabella 3.1 Statistica descrittiva delle variabili misurate degli individui con medie e deviazioni standard (DS) sia totali che con divisione tra i sessi. W = peso; LD = lunghezza dorsale; LP = lunghezza del pronoto; WP = larghezza del pronoto; HL = lunghezza delle corna dei maschi.

| | Totale | Maschi | Femmine |
|----------------|---------------|---------------|----------------|
| W (g) | 5.582 ± 0.990 | 5.205 ± 0.925 | 5.959 ± 0.940 |
| LD (cm) | 6.065 ± 0.404 | 5.884 ± 0.392 | 6.247 ± 0.340 |
| LP (cm) | 1.263 ± 0.092 | 1.291 ± 0.098 | 1.235 ± 0.080 |
| WP (cm) | 1.917 ± 1.153 | 1.885 ± 0.159 | 1.949 ± 0.147 |
| HL (cm) | 0.716 ± 0.064 | 0.716 ± 0.064 | |

Per quanto riguarda il peso (W), il campione variava da un minimo di 3.728 g ad un massimo di 6.542 g nei maschi e da un minimo di 3.997 g ad un massimo di 7.310 g nelle femmine. La lunghezza dorsale (LD) risultava compresa tra i 5.040 e i 6.684 cm nei maschi, anche se si deve tener conto che il valore minimo si riferiva ad un soggetto morto e che la lunghezza di soggetti morti è inferiore rispetto ai soggetti vivi (Bell et al., 2007). Nel caso delle femmine, invece, la lunghezza dorsale variava tra i 5.460 e i 6.679 cm. Lunghezza (LP) e larghezza (WP) del pronoto risultavano comprese, rispettivamente, tra i 1.171 e i 1.518 cm e tra i 1.669 e i 2.214 cm per quanto riguarda i maschi; mentre tra i 1.125 e i 1.405 cm e tra i 1.800 e i 2.281 cm nelle femmine. Infine, la lunghezza delle corna (HL) nei maschi presentava un intervallo tra i 0.572 e i 0.789 cm. Come atteso da studi precedenti, le diverse misure corporee sono correlate positivamente e significativamente tra loro sia nei maschi che nelle femmine, per esempio, la larghezza del pronoto è positivamente correlata alla lunghezza del pronoto ($r_{23}=0.449$, $P<0.001$), al peso ($r_{23}=0.699$, $P<0.001$), e alla lunghezza dorsale ($r_{23}=0.386$, $P=0.001$). Essendo le misure del pronoto meno soggette ad errori di misurazione (per esempio la lunghezza dorsale potrebbe venire influenzata dalla posizione più o meno appiattita dell'animale durante lo scatto della fotografia) e per evitare test multipli su variabili fra loro correlate nelle analisi successive verrà utilizzato solo il valore della larghezza del pronoto come indice di dimensione corporea. La larghezza del pronoto dei maschi in esame misurava in media 1.885 cm (± 0.159 DS), mentre quella delle femmine misurava in media 1.949 cm (± 0.147 DS). Solo nel caso della lunghezza delle corna e della lunghezza del pronoto, queste non risultano essere significativamente correlate, tra loro ($r_{23}=0.086$, $P=0.561$). I maschi utilizzati nello studio presentano corna con lunghezza media di 0.716 cm (± 0.064 DS).

Tramite un test statistico (test t) è stato possibile confermare che la differenza tra le dimensioni dei soggetti maschi e le dimensioni dei soggetti femmine è significativa, con le femmine più grandi dei maschi (test $t=2.127$, $P=0.036$).

Allocazione del tempo nei diversi comportamenti

Delle tre giornate analizzate, è stato preso in considerazione un numero diverso di ore, in particolare 3 ore nel giorno 1, 24 ore nel giorno 4 e 1 ora nel giorno 7. Per rendere uniforme il confronto tra le diverse giornate si è deciso di utilizzare le proporzioni del tempo trascorso nei comportamenti sul tempo totale di osservazione nei diversi periodi. Dei diversi comportamenti presi in considerazione, il grado di attività generale degli individui è stato calcolato sommando le proporzioni del tempo trascorso fuori dal rifugio, perciò sommando le proporzioni dei tempi registrati nei comportamenti *visibile*, *sopra rialzo* e *sopra rifugio*. La statistica descrittiva delle proporzioni del grado di attività e del comportamento *sotto rifugio* è riportata in Tabella 3.2.

Tabella 3.2 Statistica descrittiva delle proporzioni del grado di attività e del comportamento sotto rifugio. Sono riportate media e deviazione standard (DS).

| Comportamento | Giorno 1 (notte) | Giorno 4 giorno / notte | | Giorno 7 (notte) |
|-------------------|---------------------|----------------------------|------------------|---------------------|
| Grado di attività | 0.651 ± 0.353 | 0.473 ± 0.453 | 0.591 ± 0.389 | 0.477 ± 0.399 |
| Sotto rifugio | 0.349 ± 0.353 | 0.527 ± 0.453 | 0.409 ± 0.389 | 0.424 ± 0.392 |

Differenze comportamentali giorno/notte

Per queste analisi si è considerato solo il giorno 4, in cui sono state analizzate le ore sia di giorno che di notte. La proporzione del grado di attività in media risulta 0.473 (± 0.453 DS) di giorno e 0.573 (± 0.382 DS) di notte. I valori espressi come proporzione sono stati poi trasformati (arcoseno) prima di essere utilizzati nei test, ma riportati come proporzioni in grafici e tabelle. Il grafico in Figura 3.1 mostra il grado di attività diviso per sesso e per fase del giorno e, sebbene si noti una tendenza verso l'aumento dell'attività durante la notte sia per le femmine che per i maschi, la differenza non risulta significativa (giorno/notte: $t=0.610$, $P=0.545$). Ciò che, invece, risulta significativa è la differenza tra il grado di attività tra i due sessi (sesso: $t=2.184$, $P=0.003$). I maschi allora tendono maggiormente ad esplorare l'arena di studio e ad interagire con gli oggetti rispetto alle femmine in entrambe le fasi del giorno.

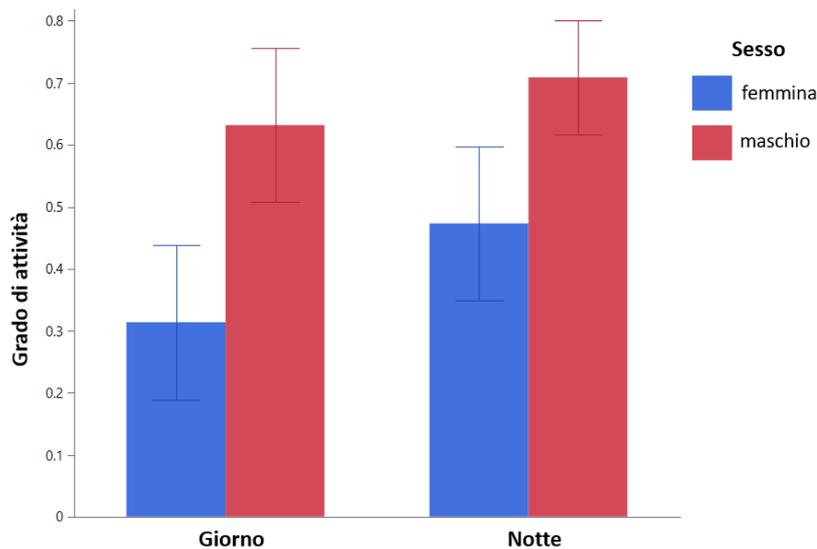


Figura 3.1 Grado di attività diviso tra i sessi e tra le due fasi del giorno (giorno/notte).

Per quanto riguarda i comportamenti *sopra rialzo* e *sopra rifugio* è stata calcolata la proporzione di utilizzo del rialzo e del rifugio rispettivamente, considerando come tempo totale quello in cui gli individui risultavano attivi, cioè fuori dal rifugio e non nascosti. In questo modo si ottiene una stima dell'uso del rialzo e del rifugio, come oggetti sopraelevati, rispetto al tempo di attività e, perciò, si riesce a valutare quanto questi due oggetti siano stati utilizzati dagli individui durante i loro periodi di attività. Il rialzo viene utilizzato in media 0.070 (± 0.215 DS) rispetto alla durata totale dell'attività, 0.063 (± 0.234 DS) di giorno e 0.072 (± 0.212 DS) di notte. Il rifugio, invece, viene utilizzato in media 0.071 (± 0.192 DS) rispetto al totale dell'attività, 0.093 (± 0.258 DS) di giorno e 0.065 (± 0.171 DS) di notte. In seguito, verranno utilizzate le proporzioni *sopra rialzo* e *sopra rifugio* così descritte.

Differenze comportamentali tra i giorni e tra i sessi

Per andare a valutare come i comportamenti siano variati nel tempo e, quindi, evidenziare l'eventuale instaurarsi di una gerarchia tra gli individui, è stato analizzato il variare del grado di attività nei tre giorni di osservazione presi in esame [Fig. 3.2], del comportamento sopra rialzo [Fig. 3.3] e del comportamento sopra rifugio [Fig. 3.4]. In questa analisi è stata esclusa la parte diurna del giorno 4, perciò sono state considerate solo le notti, dato che nelle giornate 1 e 7 le ore diurne non sono state analizzate. Per il grado di attività non risulta esserci una differenza significativa nei tre giorni esaminati ($F=1.411$, $P=0.251$) e nemmeno tra i sessi ($F=3.191$, $P=0.078$), anche se quest'ultimo valore indica che la differenza tra maschi e femmine è quasi significativa, con i maschi che risultano essere più attivi delle femmine [Fig. 3.5]. Per quanto riguarda il tempo passato sopra il rialzo o sopra il rifugio, le differenze non risultano significative né tra i sessi né tra i giorni ($P>0.005$ in tutti i casi) [Fig. 3.6 e 3.7].

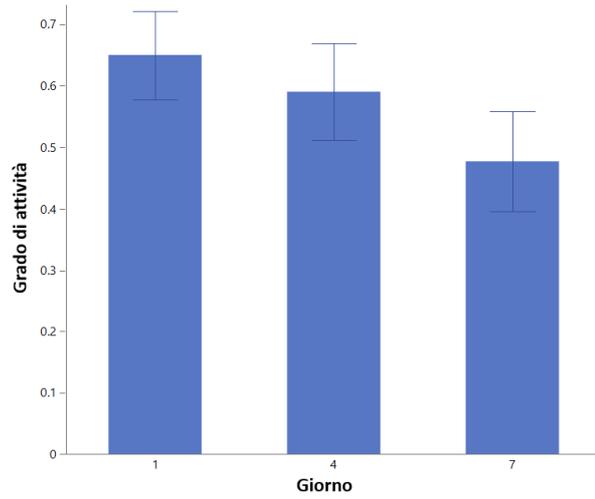


Figura 3.2 Andamento del grado di attività rispetto al passare dei giorni.

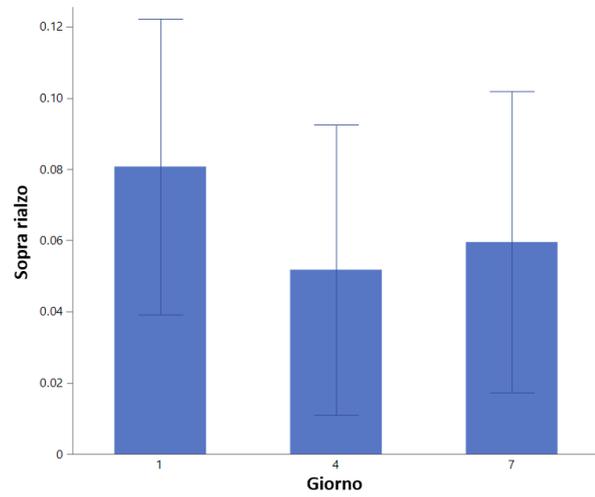


Figura 3.3 Andamento del comportamento sopra rialzo rispetto al passare dei giorni.

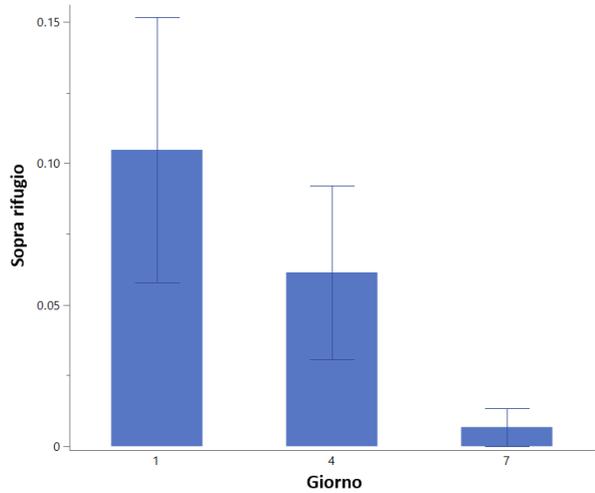


Figura 3.4 Andamento del comportamento sopra rifugio rispetto al passare dei giorni.

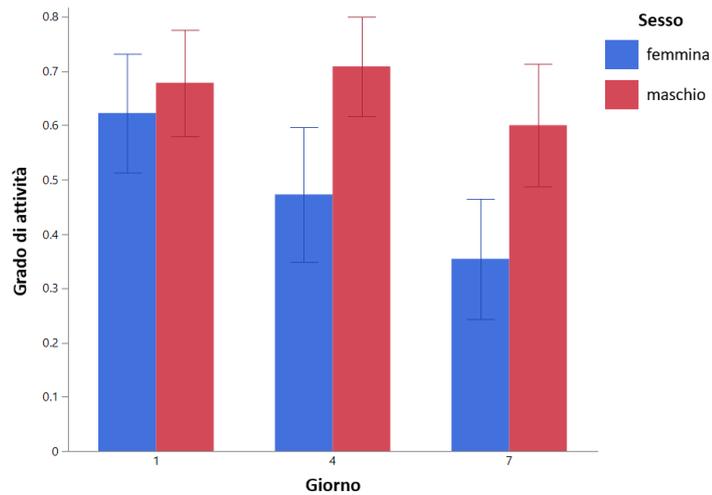


Figura 3.5 Andamento del grado di attività rispetto al passare dei giorni e con divisione tra i sessi.

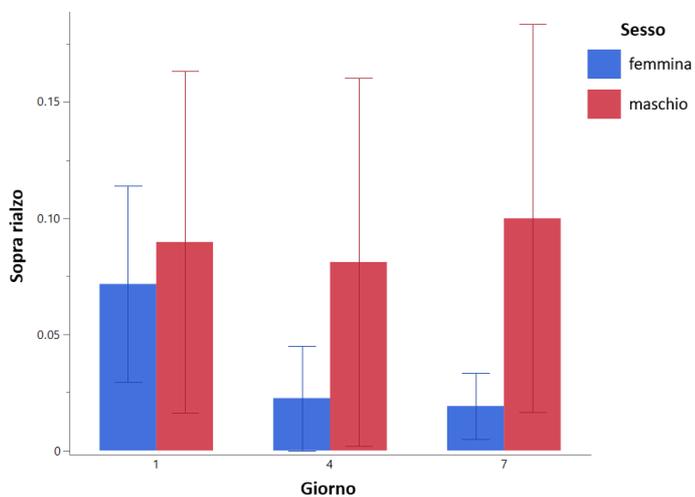


Figura 3.6 Andamento del comportamento sopra rialzo rispetto al passare dei giorni e con divisione tra i sessi.

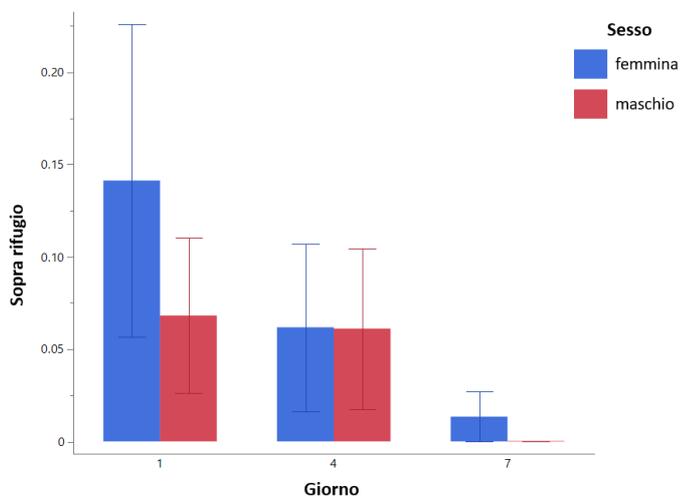


Figura 3.7 Andamento del comportamento sopra rifugio rispetto al passare dei giorni e con divisione tra i sessi.

Dal grafico in Figura 3.6 si nota come l'uso del rialzo risulti sbilanciato verso i maschi rispetto alle femmine, ma non è presente una differenza significativa nell'uso di quest'ultimo al passare dei giorni.

All'interno di ogni gruppo, infine, è stato analizzato l'utilizzo relativo del rialzo di ogni individuo rispetto agli altri dello stesso gruppo [Fig. 3.8], in modo da avere una stima dell'uso di questo oggetto rispetto ai singoli individui.

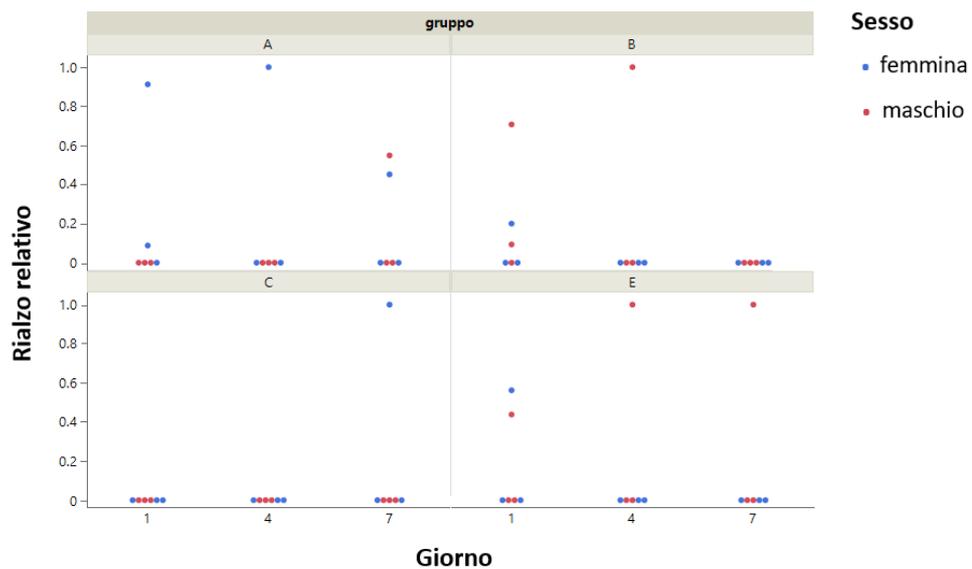


Figura 3.8 Utilizzo relativo del rialzo di un individuo rispetto agli altri dello stesso gruppo con divisione tra i gruppi (A, B, C ed E) e tra i giorni.

Discussione

Lo scopo di questa tesi è stato quello di indagare la formazione di gerarchie all'interno di gruppi neoformati di individui di *G. portentosa* e di evidenziare eventuali correlazioni tra i comportamenti sociali messi in atto dagli individui con le caratteristiche morfologiche e il sesso degli stessi. Nei testi, inoltre, si riporta che questa è una specie crepuscolare, come in moltissimi scarafaggi, ma non sembrano esserci studi specifici a riguardo, per cui si è andati a confrontare anche il grado di attività degli individui di notte rispetto al giorno.

Sono state prese in considerazione le proporzioni del tempo speso dagli individui nei diversi comportamenti e ne è stato messo in evidenza l'andamento rispetto al passare dei giorni di osservazione, al sesso e alle caratteristiche morfologiche degli individui. L'analisi morfologica ha prodotto i risultati attesi, secondo cui le dimensioni corporee sono tutte significativamente correlate tra di loro. Solo nel caso delle dimensioni delle corna degli individui maschi, queste non sono risultate significativamente correlate con la lunghezza del pronoto. Lo stesso risultato era stato riscontrato in un progetto di tesi precedente in cui erano stati prelevati individui dalla stessa colonia utilizzata in questo progetto (Vico, 2021).

Per quanto riguarda il confronto del grado di attività giorno/notte, il seguente studio non ha riscontrato una differenza significativa nell'attività tra le due fasi del giorno. Questo risultato può essere stato, però, influenzato dalla codifica che è stata data del grado di attività, che comprende le proporzioni del tempo speso nei comportamenti *visibile*, *sopra rialzo* e *sopra rifugio*, e, in particolare, della codifica data al comportamento *visibile*. Il fatto che un individuo rimanga visibile per un determinato tempo non porta specifiche informazioni sulla sua motilità e su quanto, quindi, sia effettivamente attivo, ma solo sul fatto che non fosse in quel momento nascosto al di sotto del rifugio. Ciò che, al contrario, è risultata significativa è la differenza del grado di attività tra i due sessi, secondo cui gli individui maschi tendono ad essere più attivi rispetto alle femmine in entrambe le fasi del giorno. I maschi, perciò, tendono maggiormente ad esplorare e ad utilizzare gli oggetti dell'arena rispetto alle femmine e questo potrebbe essere effettivamente correlato alla territorialità dei maschi. Altri studi simili non risultano essere stati condotti su *G. portentosa*, ma questi risultati sono coerenti con quelli ottenuti in un'altra specie di scarafaggi, *B. germanica*, di cui è stato analizzato il comportamento notturno. Da queste analisi ne è derivato che i maschi risultano essere più attivi nell'esplorazione del territorio rispetto alle femmine, le quali, invece, tendono maggiormente a rimanere nel luogo di rifugio o nelle sue vicinanze (Kanayama et al., 1993).

Per quanto concerne l'eventuale stabilirsi di una gerarchia tra gli individui all'interno del gruppo, i dati non rivelano un pattern chiaro. Dal grafico in Figura 3.8, infatti, si intuisce come alcuni individui utilizzino il rialzo maggiormente rispetto agli altri dello stesso gruppo, comportamento utilizzabile come indice di

dominanza (Clark & Moore, 1994, 1995). Ciò che si nota, però, è che l'uso del rialzo risulta una prerogativa di pochi individui fin dall'inizio e che gli stessi individui tendono poi a mantenere un comportamento simile anche nel corso dei giorni successivi. È importante precisare che ogni interpretazione, in questo caso, è da prendere con cautela in quanto, a causa del campione limitato e del totale mancato utilizzo del rialzo in un gruppo, non si è potuto effettuare un test statistico su questo preciso aspetto, che andrà valutato in studi futuri. Dall'analisi dell'utilizzo del rialzo, inoltre, si può notare come questo sia sicuramente sbilanciato nei confronti dei soggetti maschi che, appunto, lo utilizzano come indice di dominanza o come punto sopraelevato per l'esplorazione del territorio. Dall'osservazione dei gruppi in esame, però, il suo utilizzo non risulta essere un'esclusiva prerogativa dei maschi. Anche alcune femmine ne fanno uso e, proprio come nel caso dei maschi, si nota come siano tendenzialmente le stesse femmine ad utilizzarlo fin dall'inizio. L'uso simile di questo oggetto tra i due sessi ha permesso di avanzare un'ipotesi di una possibile gerarchia anche tra gli individui femmine e non solo tra i maschi, anche se in letteratura non sono presenti studi volti a verificare eventuali gerarchie femminili in questa specie. L'uso del rifugio come oggetto sopraelevato non era stato preventivato nella pianificazione dell'esperimento, ma, quando si è notato fin dalle prime osservazioni che più soggetti usavano stare anche per tempi prolungati al di sopra di esso, si è avanzata l'ipotesi che il rifugio, seppur meno elevato e centrale rispetto al rialzo, potesse comunque in qualche modo essere utilizzato con una finalità simile. Dai risultati e dai grafici riportati, tuttavia, si nota come gli andamenti dell'uso del rialzo e del rifugio siano differenti e non siano correlati tra loro, delineando una differenza nell'impiego dei due oggetti. Il rifugio, pertanto, non risulta essere stato utilizzato come rialzo, ma la seguente analisi non ha permesso di mettere in luce una possibile altra spiegazione del suo utilizzo. Tuttavia, essendo *G. portentosa* una specie gregaria, si potrebbe ipotizzare l'uso del rifugio, sopra o sotto indistintamente, come punto di aggregazione tra gli individui. Anche in questo caso, studi condotti su *B. germanica* hanno portato a risultati simili, in cui l'attrattività del luogo di rifugio risulta tanto maggiore tanto più individui sono presenti nello stesso (Ward & Webster, 2016). In *G. portentosa* la tendenza all'aggregazione nei luoghi di rifugio è stata riscontrata nel caso delle femmine, ma non nel caso dei soggetti maschi (Varadínová et al., 2010).

Prendendo in considerazione, infine, i comportamenti registrati in relazione alle caratteristiche morfologiche dei soggetti, non sono state rilevate correlazioni significative, se non una correlazione positiva tra le dimensioni delle femmine e l'utilizzo del rialzo. Da questo ne deriva, quindi, che femmine di dimensioni maggiori fanno un uso maggiore del rialzo, ancora una volta indicando una possibile gerarchia femminile basata sulla dimensione corporea che sarà interessante studiare più approfonditamente in futuro. Nel caso dei soggetti maschi, i risultati sono in linea con studi precedenti effettuati su maschi di *G. portentosa*, il

cui scopo era di analizzare la formazione di gerarchie tra maschi tramite lo studio dei comportamenti aggressivi tra essi. In questo caso, infatti, non è stata riscontrata una correlazione significativa tra i comportamenti aggressivi, indici di dominanza, e il peso dei soggetti (Clark & Moore, 1994).

Per quanto riguarda l'accesso al cibo fresco, anch'esso utilizzato come possibile indice di dominanza (Yoder et al., 2014), non ha condotto a risultati significativi. Le variabili associate a questo comportamento potrebbero essere molteplici e legate anche allo stato di sazietà o a preferenze individuali. Lo studio condotto da Carrel & Tanner (2002) suggerisce che in *G. portentosa* vi siano delle preferenze alimentari sesso-specifiche dovute ad un differente fabbisogno di nutrienti da parte dei due sessi, aspetto che potrebbe aver influito nella risposta alla frutta fresca. Nello stesso studio, inoltre, si riporta che il trattamento delle blatte con cibo secco per cani non costituisca una dieta completa portando ad una costante mancanza di specifici nutrienti. Per questo motivo, gli individui così trattati potrebbero essere equamente attratti da un alimento alternativo.

Conclusioni e studi futuri

In conclusione, questo studio ha evidenziato come i soggetti maschi siano maggiormente propensi ad esplorare un nuovo territorio e ad utilizzare posizioni sopraelevate rispetto alle femmine, sebbene anche soggetti femminili utilizzino il rialzo con una correlazione positiva con le loro dimensioni.

Trattandosi di uno studio preliminare, questo si basa su un numero di gruppi e di soggetti relativamente basso e studi ulteriori dovrebbero ampliare il campione e prendere in considerazione, perciò, più gruppi. Al fine di evidenziare una differenza significativa tra l'attività notturna e quella diurna, si potrebbe allestire un ulteriore studio in cui si fa uso di brevi videoregistrazioni, così da stimare più precisamente l'effettiva attività dei soggetti attraverso analisi con software che misurino il tempo passato in movimento rispetto al tempo passato immobili, che renderebbe più precisa l'analisi dei livelli di attività. Mentre, per andare ad indagare le correlazioni tra il comportamento sociale e le caratteristiche morfologiche degli individui, sarebbe utile operare una selezione a priori di soggetti con una maggiore variabilità dimensionale e andare poi a verificare se effettivamente i soggetti dominanti sono anche i soggetti di dimensioni maggiori. Anche nel caso delle dimensioni delle corna maschili, sarebbe utile in futuro selezionare a priori soggetti con una maggiore variabilità dimensionale delle corna, in modo da effettuare dei test di correlazione con le altre misure corporee e verificarne l'eventuale correlazione significativa che, invece, in questo studio non è stata evidenziata.

G. portentosa rappresenta una specie ancora poco studiata dal punto di vista del comportamento sociale, di cui sono stati indagati i comportamenti aggressivi e agonistici dei soggetti maschi nei confronti di eventuali altri oppositori maschi (e.g. (Breed et al., 1981; Clark & Moore, 1994; Yoder et al., 2014), ma al di fuori dei quali si è indagato poco. Per quanto riguarda i soggetti femmine, il comportamento

sociale non è ancora stato studiato. Da questo studio sono emersi risultati preliminari interessanti che meriterebbero ulteriori approfondimenti, per indagare a tutto tondo il complesso comportamento sociale di questa specie.

Bibliografia

- Barth, R. H. (1968). The mating behavior of *Gromphadorhina portentosa* (Schaum)(Blattaria, Blaberoidea, Blaberidae, Oxyhaloinae): an anomalous pattern for a cockroach. *Psyche*, 75(2), 124-131.
- Beauchamp, G. (2013). *Social Predation: How Group Living Benefits Predators And Prey*. Elsevier.
- Bell, W. J. (2012). *The Laboratory Cockroach: Experiments In Cockroach Anatomy, Physiology And Behavior*. Springer Science & Business Media.
- Bell, W. J., Roth, L. M., & Nalepa, C. A. (2007). *Cockroaches: Ecology, Behavior, and Natural History*. JHU Press.
- Bogliani, G., Carere, C., Cervo, R., Grasso, D. A., & Luschi, P. (2022). *Etologia: Lo Studio del Comportamento Animale*. UTET Università.
- Breed, M. D., Meaney, C., Deuth, D., & Bell, W. J. (1981). Agonistic interactions of two cockroach species, *Gromphadorhina portentosa* and *Supella longipalpa* (Orthoptera (Dictyoptera): Blaberidae, Blattellidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 197-208.
- Carrel, J. E., & Tanner, E. M. (2002). Sex-specific food preferences in the Madagascar hissing cockroach *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera: Blaberidae). *Journal of Insect Behavior*, 15, 707-714.
- Chase, I. D. (1974). Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science*, 19(6), 374-382.
- Clarebrough, C., Mira, A., & Raubenheimer, D. (2000). Sex-specific differences in nitrogen intake and investment by feral and laboratory-cultured cockroaches. *Journal of Insect Physiology*, 46(5), 677-684.
- Clark, D. C. (1998). Male mating success in the presence of a conspecific opponent in a Madagascar hissing cockroach, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera: Blaberidae). *Ethology*, 104(10), 877-888.
- Clark, D. C., & Moore, A. J. (1994). Social interactions and aggression among male Madagascar hissing cockroaches (*Gromphadorhina portentosa*) in groups (Dictyoptera: Blaberidae). *Journal of Insect Behavior*, 7, 199-215.
- Clark, D. C., & Moore, A. J. (1995). Genetic aspects of communication during male-male competition in the Madagascar hissing cockroach: honest signalling of size. *Heredity*, 75(2), 198-205.

- Cochran, D. G., & World Health Organization. (1999). *Cockroaches: Their Biology, Distribution and Control* (No. WHO/CDS/CPC/WHOPES/99.3). World Health Organization.
- Crawford, C. S., & Taylor, E. C. (1984). Decomposition in arid environments: role of the detritivore gut. *South African Journal of Science*, 80(4), 170.
- Dambach, M., & Goehlen, B. (1999). Aggregation density and longevity correlate with humidity in first-instar nymphs of the cockroach (*Blattella germanica* L., Dictyoptera). *Journal of Insect Physiology*, 45(5), 423-429.
- Delm, M. M. (1990). Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 337-342.
- Despland, E., & Le Huu, A. (2007). Pros and cons of group living in the forest tent caterpillar: separating the roles of silk and of grouping. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122(2), 181-189.
- Dyer, F. C. (2002). The biology of the dance language. *Annual Review of Entomology*, 47(1), 917-949.
- Faulde, M., Fuchs, M. E. A., & Nagl, W. (1990). Further characterization of a dispersion-inducing contact pheromone in the saliva of the German cockroach, *Blattella germanica* L. (Blattodea: Blattellidae). *Journal of Insect Physiology*, 36(5), 353-359.
- Firman, R. C., Rubenstein, D. R., Moran, J. M., Rowe, K. C., & Buzatto, B. A. (2020). Extreme and variable climatic conditions drive the evolution of sociality in Australian rodents. *Current Biology*, 30(4), 691-697.
- Gahlhoff Jr, J. E., Miller, D. M., & Koehler, P. G. (1999). Secondary kill of adult male German cockroaches (Dictyoptera: Blattellidae) via cannibalism of nymphs fed toxic baits. *Journal of Economic Entomology*, 92(5), 1133-1137.
- Guerra, P. A., & Mason, A. C. (2005). Information on resource quality mediates aggression between male Madagascar hissing cockroaches, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera: Blaberidae). *Ethology*, 111(6), 626-637.
- Helfrich-Förster, C. (2004). The circadian clock in the brain: a structural and functional comparison between mammals and insects. *Journal of Comparative Physiology A*, 190, 601-613.

- Ishii, S., & Kuwahara, Y. (1967). An aggregation pheromone of the German cockroach *Blattella germanica* L.(Orthoptera: Blattellidae): I. Site of the pheromone production. *Applied Entomology and Zoology*, 2(4), 203-217.
- Kanayama, A., Hirose, K., & Toba, M. (1993). Behavioural characteristics of the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *Proceeding of the 1st International Conference on Insect Pest in the Urban Environment, 1993*, 291-293. BPC Wheatons Ltd.
- Lavelle, P. (2002). Functional domains in soils. *Ecological Research*, 17, 441-450.
- Majolo, B., de Bortoli Vizioli, A., & Schino, G. (2008). Costs and benefits of group living in primates: group size effects on behaviour and demography. *Animal Behaviour*, 76(4), 1235-1247.
- Michelena, P., Gautrais, J., Gérard, J. F., Bon, R., & Deneubourg, J. L. (2008). Social cohesion in groups of sheep: effect of activity level, sex composition and group size. *Applied Animal Behaviour Science*, 112(1-2), 81-93.
- Mira, A., & Raubenheimer, D. (2002). Divergent nutrition-related adaptations in two cockroach populations inhabiting different environments. *Physiological Entomology*, 27(4), 330-339.
- Mistal, C., Takács, S., & Gries, G. (2000). Evidence for sonic communication in the German cockroach (Dictyoptera: Blattellidae). *The Canadian Entomologist*, 132(6), 867-876.
- Monahan, C. F., Bogan Jr, J. E., & LaDouceur, E. E. (2023). Histological Findings in Captive Madagascar Hissing Cockroaches (*Gromphadorhina portentosa*) and a Literature Review. *Veterinary Pathology*, 03009858231166659.
- Nagamitsu, T., & Inoue, T. (1997). Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak. *American Journal of Botany*, 84(2), 208-213.
- Park, O., & Keller, J. G. (1932). Studies in Nocturnal Ecology, II. Preliminary Analysis of Activity Rhythm in Nocturnal Forest Insects. *Ecology*, 13(4), 335-346.
- Port, M., Schülke, O., & Ostner, J. (2017). From individual to group territoriality: competitive environments promote the evolution of sociality. *The American Naturalist*, 189(3), E46-E57.
- Roth, L. M., & Willis, E. R. (1954). The reproduction of cockroaches. *Smithsonian Miscellaneous Collections*.

- Sabel, C. E., Pringle, D., & Schoerstrom, R. (2010). Infectious disease diffusion. *A Companion to Health and Medical Geography*, 111-132.
- Shockley, F. W. (2002). Instability of dominance hierarchies among male Madagascar hissing cockroaches, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera: Blaberidae). *Journal of Entomological Science*, 37(3), 281-282.
- Tosh, C. R., Krause, J., & Ruxton, G. D. (2009). Basic features, conjunctive searches, and the confusion effect in predator–prey interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 473-475.
- van Baaren, J., & Deleporte, P. (2001). Comparison of gregariousness in larvae and adults of four species of zetoborine cockroaches. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 99(1), 113-119.
- Varadínová, Z., Stejskal, V., & Frynta, D. (2010). Patterns of aggregation behaviour in six species of cockroach: comparing two experimental approaches. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 136(2), 184-190.
- Vico, M. (2021). Trade off tra i tratti pre e post copulatori maschili in *Gromphadorhina portentosa*. Tesi di laurea in Biologia, Università degli studi di Padova, a.a. 2020/2021.
- Vlasáková, B., Kalinová, B., Gustafsson, M. H., & Teichert, H. (2008). Cockroaches as pollinators of *Clusia* aff. *sellowiana* (Clusiaceae) on inselbergs in French Guiana. *Annals of Botany*, 102(3), 295-304.
- Ward, A., & Webster, M. (2016). *Sociality: The Behaviour of Group-living Animals* (Vol. 407). Berlin, Germany: Springer.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304(5677), 1629-1633.
- Worland, M. R., Wharton, D. A., & Byars, S. G. (2004). Intracellular freezing and survival in the freeze tolerant alpine cockroach *Celatoblatta quinquemaculata*. *Journal of Insect Physiology*, 50(2-3), 225-232.
- Yoder, J. A., & Grojean, N. C. (1997). Group influence on water conservation in the giant Madagascar hissing-cockroach, *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera: Blaberidae). *Physiological Entomology*, 22(1), 79-82.
- Yoder, K., Eline, D., & Wetzal, H. (2014). Food Resource Based Agonistic Interactions in Madagascar Hissing Cockroaches *Gromphadorhina portentosa*.

Zemel, A., & Lubin, Y. (1995). Inter-group competition and stable group sizes.
Animal Behaviour, 50(2), 485-488.