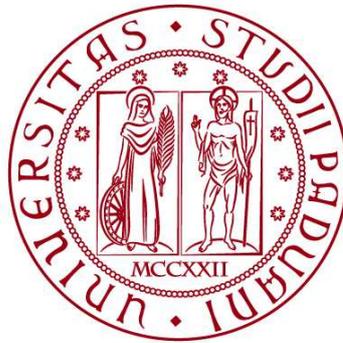


**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

**DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA**

**Corso di Laurea magistrale in Biologia Evoluzionistica**



**TESI DI LAUREA**

**Studio sullo sviluppo post-embrionale di  
*Gromphadorhina portentosa* in diversi contesti  
di socialità**

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

**Correlatore:** Prof. Giuseppe Fusco  
Dipartimento di Biologia

**Laureando:** Stefano Favaro

**ANNO ACCADEMICO 2022/2023**



# INDICE

<b>INDICE</b> .....	<b>3</b>
<b>INTRODUZIONE</b> .....	<b>5</b>
Ciclo vitale degli insetti e sviluppo post-embrionale .....	5
Sviluppo post-embrionale negli insetti .....	6
Legge di Dyar .....	9
Coefficiente di Dyar (r) .....	9
Crescita allometrica negli insetti .....	10
Relazioni tra allometria e legge di Dyar nell'ontogenesi degli insetti .....	10
Effetti biotici ed abiotici che possono influenzare lo sviluppo .....	11
Effetti abiotici .....	11
Effetti biotici .....	12
Blattodea .....	14
Socialità negli scarafaggi .....	15
Effetti della socialità nello sviluppo .....	17
<i>Gromphadorhina portentosa</i> .....	18
Socialità in <i>G. portentosa</i> .....	20
Scopo dell'elaborato .....	20
<b>MATERIALI E METODI</b> .....	<b>21</b>
Sintesi del progetto .....	21
Allevamento .....	21
Preparazione sperimentale .....	22
Misure morfologiche .....	23
Metodi di correzione .....	25
Modelli statistici .....	28
<b>RISULTATI</b> .....	<b>29</b>
Numerosità campionaria dopo la muta 4 .....	29
Statistiche descrittive .....	29
Peso .....	30
Lunghezza totale .....	30
Larghezza del pronoto .....	31

Andamento generale .....	31
Sternite e sesso .....	32
Intervallo inter-muta .....	34
Correlazioni morfologiche: .....	34
Correlazioni larghezza e lunghezza pronoto .....	34
Correlazione lunghezza-peso .....	35
Correlazione peso-larghezza pronoto .....	36
Modelli .....	37
Effetto del trattamento sulla larghezza del pronoto .....	37
Effetto del trattamento sull'intervallo tra una muta e la successiva .....	38
Effetto del trattamento sulla sopravvivenza .....	38
Test di sopravvivenza.....	39
Influenza della famiglia di origine sui primi stadi di sviluppo.....	39
<b>DISCUSSIONE.....</b>	<b>41</b>
Interpretazione dei CV .....	41
Sternite e sesso .....	41
Intervalli inter-muta.....	42
Correlazioni .....	42
Dimensioni e trattamento .....	42
Intervallo inter-muta e trattamento .....	43
Sopravvivenza .....	43
Effetto della famiglia.....	44
Conclusioni.....	45
<b>BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>47</b>

# INTRODUZIONE

## Ciclo vitale degli insetti e sviluppo post-embrionale

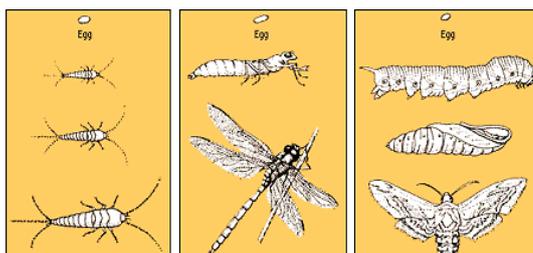
Gli artropodi rappresentano uno tra i phyla più antichi nell'albero della vita. Nel corso di milioni di anni, questi organismi hanno dimostrato una notevole adattabilità che ha consentito loro di colonizzare con successo una vasta gamma di ambienti, dai mari ai territori terrestri. Tra la vastità di questo phylum ricco di specie, con forme e adattamenti che gli hanno permesso di popolare l'intero pianeta, una particolare attenzione dovrebbe essere dedicata agli insetti. Gli insetti sono uno dei taxa più eterogenei e adattabili all'interno del phylum degli artropodi, dimostrando una capacità di colonizzazione anche di ambienti estremamente avversi, come testimoniato dalla *Belgica antarctica*, un dittero che abita le regioni dell'Antartide (Kozeretska et al., 2022), e dal genere *Troglophilus*, i cui rappresentanti, come *Troglophilus cavicola* e *Troglophilus neglectus*, offrono esempi di adattamenti eccezionali all'ambiente sotterraneo delle grotte. La loro capacità di adattarsi alle sfide di queste condizioni estreme non solo rappresenta un affascinante esempio di evoluzione biologica, ma sottolinea anche l'abilità degli insetti nell'adattarsi e nel sopravvivere in una vasta gamma di habitat terrestri, compresi quelli estremamente inospitali come le grotte (Jugovic e Šumer, 2021).

L'ampia diffusione degli insetti in tutto il pianeta riveste un'importanza ambientale significativa poiché essi occupano un'ampia gamma di nicchie ecologiche. I loro ruoli ecologici variano dall'essere predatori, come i membri della famiglia Dytiscidea, coleotteri adattati a habitat acquatici in grado di predare anche piccoli vertebrati come girini e piccoli pesci (Frelik, 2014), fino ai ruoli di detritivori e decompositori, come la *Cetonia aurata*, le cui larve si nutrono esclusivamente di materia organica in decomposizione, formando un compost adatto allo sviluppo vegetale (Ertürk e Sarikaya, 2023). La connessione tra gli insetti e l'ecosistema non si limita solamente ai loro ruoli ecologici, ma si estende anche all'interazione con l'uomo. La presenza umana sta causando notevoli alterazioni al clima globale, compromettendo così le delicate interazioni ecologiche che si sono sviluppate nel corso di milioni di anni tra gli insetti e i loro ecosistemi. L'ampio uso di pesticidi per proteggere le colture umane dall'attacco di parassiti, l'aumento delle temperature globali, l'espansione urbana e la deforestazione stanno tutti contribuendo alla diminuzione della biodiversità di questo gruppo. Pertanto, è di cruciale importanza condurre studi approfonditi sull'ecologia e sulla biologia di questi artropodi al fine di comprenderne meglio l'interazione con l'ambiente e promuovere la conservazione della loro diversità (Vogel, 2017). La riduzione della biodiversità attualmente in atto presenta implicazioni di notevole importanza all'interno del contesto ecologico. Questo deriva dal ruolo centrale che gli insetti spesso svolgono alla base delle catene alimentari. Gli insetti costituiscono una fonte alimentare primaria per molte altre specie animali, oltre a essere attivamente

coinvolti nell'impollinazione di numerose piante. Il declino marcato nella popolazione degli insetti può innescare conseguenze significative per le comunità animali che dipendono dalla loro disponibilità come fonte di cibo, producendo alterazioni negli equilibri delle catene alimentari e destabilizzando i rapporti trofici all'interno degli ecosistemi. La perdita di biodiversità negli insetti ha profonde implicazioni anche per l'ecologia umana, alterando significativamente la produzione agricola e la disponibilità di risorse alimentari. Questo è particolarmente evidente nell'ambito dell'impollinazione di numerose specie vegetali utilizzate dall'uomo, la quale dipende ampiamente dall'azione degli insetti pronubi. Il 75% delle colture utilizzate direttamente per il cibo umano in tutto il mondo richiede l'impollinazione degli insetti, in particolare delle api. Tuttavia, la perdita di insetti pronubi mette a rischio questa impollinazione ed una perdita completa degli impollinatori potrebbe comportare un deficit di produzione del 12% per la frutta e del 6% per le verdure rispetto ai livelli di consumo attuali. Ciò rappresenta una minaccia concreta per la sicurezza alimentare globale e l'approvvigionamento di cibo per milioni di persone (Potts et al., 2010). In definitiva, il declino degli insetti rappresenta una minaccia con implicazioni a cascata per gli ecosistemi. Studiare e comprendere il loro ruolo all'interno di questi processi è di fondamentale importanza per affrontare questa sfida ecologica complessa (Goulson, 2019). L'importanza della ricerca scientifica si manifesta in modo evidente nello studio dello sviluppo post-embriale degli insetti, poiché questi studi forniscono fondamentali informazioni per la comprensione delle delicate fasi di crescita, e in alcuni casi della metamorfosi, di tali organismi, consentendo di valutare le sfide ecologiche e le strategie di conservazione necessarie per garantirne la vitalità e il ruolo essenziale all'interno degli ecosistemi.

## Sviluppo post-embriale negli insetti

Lo sviluppo post-embriale negli insetti è il processo di trasformazione dell'insetto dall'uscita dall'uovo fino alla forma adulta. Negli insetti questo sviluppo è caratterizzato da una di queste tre principali strategie: i) la paurometabolia, ii) l'emimetabolia e iii) l'olometabolia (Bybee et al., 2015) (Figura



**Figura 1:** esempio delle tre forme di accrescimento degli insetti. Crescita semplice (tisanuro), metamorfosi incompleta (libellula) e metamorfosi completa (lepidottero). Fonte: (<https://www.vialattea.net/content/885/>).

1).

i) Gli insetti paurometaboli sono detti a crescita semplice, questo tipo di sviluppo avviene attraverso tre fasi chiave: embrione, ninfa e adulto. Le ninfe, sebbene simili agli adulti in termini generali, possono mancare di alcune caratteristiche adulte, come presenza di ali ed organi riproduttori sviluppati; attraverso una serie di mute,

esse si avvicinano gradualmente all'aspetto e alle caratteristiche degli adulti. Questa strategia è tipica, ad esempio, di *Gryllus campestris*, e permette alle giovani forme di nutrirsi immediatamente delle risorse ambientali, in quanto la loro dieta è uguale a quella degli adulti, e di riuscire ad adattarsi prontamente alle mutevoli condizioni dell'ambiente in cui vivono (Masaki e Walker, 1987). ii) Gli insetti emimetaboli seguono uno sviluppo chiamato emimetabolia, o crescita incompleta, che ha affinità con la paurometabolia per la gradualità nella crescita, ma si differenzia per le fasi di sviluppo che comprendono embrione, neanide e adulto. Le neanidi, fasi giovanili notevolmente dissimili dagli adulti, si distinguono dalle ninfe per il loro habitat radicalmente divergente rispetto a quello degli adulti. Un esempio sono le libellule, in cui le neanidi vivono in habitat acquatico sommerso mentre gli adulti sono abili cacciatori volanti ed abitano l'ambiente umido circostante (Danks, 1992). iii) Gli insetti olometaboli sono detti a metamorfosi completa, una strategia che comprende quattro stadi: embrione, larva, pupa e adulto. Le larve, spesso molto diverse dagli adulti, subiscono una trasformazione completa durante la fase pupale, sviluppando gli organi e le strutture tipiche degli adulti. Le farfalle come *Pieris brassicae* ne sono un esempio: le larve (bruchi) subiscono una profonda metamorfosi che avviene nella fase di pupa fino alla fuoriuscita dell'adulto completamente formato. Durante la fase di pupa (nei lepidotteri anche detta crisalide) avvengono radicali modifiche anatomiche e la formazione delle strutture dell'adulto come ali, antenne e organi riproduttivi (Baraldi et al., 2023).

Il processo di sviluppo post-embrionale negli insetti si avvia con l'uscita dall'uovo, quando l'insetto assume la sua forma giovanile e comincia a nutrirsi attivamente. Da qui segue una sequenza di stadi di crescita, distinti dalle mute. Il periodo trascorso tra una muta e la successiva viene denominato stadio o "instar". Durante ciascuno stadio, avviene un progressivo aumento delle dimensioni, con la crescita dei tessuti e l'accumulo di riserve nutritive. In questo lasso di tempo, la crescita avviene in modo pressoché continuo, ma solo specifiche sezioni dell'esoscheletro dell'insetto sono in grado di espandersi. Al contrario, le porzioni dell'esoscheletro più sclerotizzate, e che generalmente costituiscono la maggior parte del corpo, possono accrescersi solamente in un breve intervallo di tempo appena dopo il processo di muta. Di conseguenza, l'incremento dimensionale dell'insetto avviene in maniera intermittente, mentre la crescita della massa corporea procede in modo pressoché costante nel corso del tempo (Minelli e Fusco, 2013). Alla conclusione di questo percorso, l'insetto raggiunge la forma adulta e sessualmente matura, nota come "immagine". Per molti insetti la fase adulta è l'unica fase attivamente riproduttiva dove vengono portati a maturazione gli organi sessuali e gli organi di ricezione degli ormoni come le antenne (Sehnal, 1985). Ad esempio, in *Periplaneta americana* lo sviluppo delle antenne inizia durante la fase larvale: inizialmente le antenne sono rudimentali e sottili e crescono attraverso la produzione di nuovi segmenti. Durante ogni muta, nuovi segmenti vengono aggiunti alle antenne, mantenendo anche una capacità rigenerativa (possono rigenerare nuovi segmenti

quando necessario). La differenziazione delle antenne maschili e femminili non è dovuta alla presenza di un numero diverso di segmenti, ma piuttosto alla presenza di tipi specifici di sensilli (strutture sensoriali degli insetti). Nello specifico, gli scarafaggi maschi hanno una maggiore densità di chemiorecettori tattili sulle antenne rispetto alle femmine poiché hanno un ruolo chiave nella stimolazione durante il corteggiamento. In generale, lo sviluppo delle antenne è un processo che continua durante tutto il ciclo di vita degli scarafaggi, ma la maggior parte delle modifiche significative avviene durante la fase larvale. Quando le antenne raggiungono la loro forma adulta, il processo di sviluppo delle antenne può considerarsi completo (Schafer e Sanchez, 1973).

Il numero di stadi è di regola costante all'interno di un determinato gruppo, ad esempio in alcune famiglie di coleotteri, come Adepthaga, Staphylinidae, Hydrophilidae e Scarabaeidae, ci sono tre stadi larvali. Tuttavia, anche all'interno di questi taxa vi sono delle eccezioni: ad esempio nella famiglia Carabidae, la più grande famiglia di Coleotteri del gruppo Adepthaga, che è nota per la sua variabilità nel numero di mute tra le diverse specie. Alcune specie di Carabidae possono avere solo 1 muta larvale ed altre specie più di 10. Queste variazioni nel numero di stadi larvali possono essere il risultato di adattamenti specifici delle specie al loro ambiente (Minelli e Fusco, 2013). In *Spodoptera frugiperda*, comunemente noto come bruco del mais, invece è stato osservato che il numero di stadi può variare in risposta alle condizioni alimentari durante la fase larvale. Le larve di questa specie si nutrono principalmente di foglie di mais, e la quantità e la qualità di queste foglie influenzano direttamente lo sviluppo larvale. Le larve che si alimentano di foglie di mais di alta qualità nutrizionale, ricche di proteine e carboidrati, tendono ad attraversare un minor numero di stadi larvali rispetto a quelle che si nutrono di foglie di mais meno nutrienti (Esperk et al., 2007). Nel contesto degli artropodi in generale, è possibile identificare diverse modalità di crescita, che derivano dalla combinazione di tre variabili fondamentali, secondo un modello proposto per i crostacei (Hartnoll, 2001). Queste variabili includono: la presenza o l'assenza di una muta finale (che distingue tra crescita determinata e crescita indeterminata), il numero di stadi di sviluppo (variabile o fisso) e il momento in cui la maturità riproduttiva viene raggiunta rispetto agli stadi di sviluppo (con il raggiungimento dello stadio terminale o prima). Utilizzando queste variabili e nel contesto degli insetti, è possibile individuare due principali modalità di crescita osservabili: (I) Accrescimento determinato con maturità terminale: alcuni insetti, come alcune specie di Odonata e Blattodea, presentano una crescita con un numero di stadi che può essere variabile, ma raggiungono la maturità solo nello stadio terminale. (II) Crescita determinata con numero fisso di stadi e maturità terminale: la maggior parte degli insetti pterigoti adottano una crescita con un numero predefinito di stadi e raggiungono la maturità esclusivamente nello stadio terminale (Minelli e Fusco, 2013).

## Legge di Dyar

La legge di Dyar, formulata da Harrison Gray Dyar (Dyar, 1890), è un semplice modello del processo di crescita degli artropodi. Questa legge presuppone che le dimensioni corporee crescano ad un tasso costante tra le mute o le fasi di sviluppo, e che quindi in ciascuna muta le dimensioni del corpo aumentino di un fattore costante. La formula matematica associata a questa legge è:

$$X_{i+1} = r * X_i$$

Dove:

- $X_i$  rappresenta le dimensioni del corpo o di una sua parte allo stadio  $i$ -esimo.
- $X_{i+1}$  rappresenta le dimensioni del corpo o di una sua parte allo stadio successivo ( $i + 1$ ).
- $r$  è il coefficiente di Dyar, che indica il tasso di crescita costante tra le mute.

## Coefficiente di Dyar ( $r$ )

Il coefficiente di Dyar ( $r$ ) rappresenta il tasso di crescita costante tra le mute ed è calcolato utilizzando i dati sulle dimensioni corporee a due stadi di sviluppo consecutivi. La formula per il calcolo di  $r$  è la seguente:

$$r = X_{i+1} / X_i$$

Il valore di  $r$  riflette il rapporto tra le dimensioni corporee nei due stadi consecutivi. Se  $r$  è uguale a 1, significa che non c'è alcuna crescita tra le mute, mentre se  $r$  è maggiore di 1, indica un aumento delle dimensioni corporee tra le mute. Il coefficiente di Dyar può variare tra diverse specie di artropodi e anche tra individui della stessa specie. Esso può essere influenzato da fattori genetici, ambientali e nutrizionali. La legge di Dyar è una semplificazione della crescita reale degli artropodi, in quanto la crescita può essere influenzata da molteplici fattori; quindi, il coefficiente di Dyar rappresenta un'approssimazione della crescita piuttosto che una descrizione completa del processo. Dato che il tasso di crescita può variare nel

corso dello sviluppo di un organismo, spesso si ricorre al calcolo del "tasso medio di crescita" (comunemente noto come AGR, dall'inglese average growth rate). L'AGR viene calcolato come la media geometrica dei tassi di crescita specifici associati a ciascun segmento o stadio di ontogenesi considerato; l'AGR offre dunque una misura complessiva della crescita nel tempo, che tiene in considerazione le variazioni relative tra i diversi periodi di sviluppo, anziché presupporre una crescita costante.

### Crescita allometrica negli insetti

La crescita allometrica è una dinamica chiave nell'ambito dello sviluppo degli insetti. Questo fenomeno è in relazione a variazioni della forma corporea in quanto alcune parti anatomiche del corpo possono avere un tasso di accrescimento molto più elevato rispetto ad altre, generando cambiamenti sostanziali nelle proporzioni e nella morfologia generale dell'organismo. Le allometrie sono relazioni matematiche che descrivono come le dimensioni di una parte del corpo (come le ali, le zampe o le antenne) variano rispetto alle dimensioni corporee totali o ad altre variabili. In ambito entomologico, le allometrie sono ampiamente utilizzate per comprendere come le dimensioni di specifiche parti del corpo cambiano durante lo sviluppo degli insetti e come queste variazioni sono correlate alle dimensioni corporee.

### Relazioni tra allometria e legge di Dyar nell'ontogenesi degli insetti

L'allometria viene descritta mediante un'equazione nota come "equazione allometrica", che segue una legge di potenza:

$$X_1 = bX_2^k$$

Qui,  $X_1$  e  $X_2$  rappresentano misure di due parti del corpo in uno stesso stadio di sviluppo, mentre  $b$  e  $k$  sono parametri costanti.  $b$  è un fattore di scala, mentre la chiave di questa equazione è il valore di  $k$  (coefficiente allometrico):

- Se  $k = 1$  e le due parti del corpo hanno la stessa dimensionalità geometrica (ad esempio, due lunghezze o due superfici), la relazione è detta "isometrica". In questo caso, le proporzioni tra le due parti non cambiano durante l'ontogenesi.
- Se  $k \neq 1$ , la relazione è "allometrica" le proporzioni tra le due parti variano man mano che crescono in dimensioni. Ciò significa che una parte del corpo cresce a un tasso diverso rispetto a un'altra, portando a cambiamenti significativi nella forma corporea.

C'è una relazione diretta tra l'allometria e la Legge di Dyar: se consideriamo due parti del corpo,  $X_1$  e  $X_2$ , entrambe che crescono secondo una progressione geometrica con tassi rispettivamente di  $r_1$  e  $r_2$ , allora la relazione allometrica tra questi tassi ( $k$ ) può essere calcolata come  $k = \log(r_1) / \log(r_2)$ . Questa equazione ci mostra come la crescita delle parti del corpo sia in relazione alla Legge di Dyar attraverso il rapporto tra i tassi di crescita. È importante notare che i cambiamenti nella forma corporea possono verificarsi gradualmente nel corso di diverse mute o in modo repentino anche durante una singola muta. Questi cambiamenti allometrici tra le stesse parti del corpo possono caratterizzare diverse fasi dell'ontogenesi, come l'inizio della maturità riproduttiva o la transizione tra fasi di sviluppo specifiche. La crescita allometrica è responsabile di diversi fenomeni, come il dimorfismo sessuale, il polimorfismo e l'asimmetria bilaterale. La comprensione di queste relazioni è cruciale per lo studio dell'ontogenesi degli insetti (Minelli et al., 2013; Nijhout, 2011).

## Effetti biotici ed abiotici che possono influenzare lo sviluppo

Numerosi insetti manifestano a livello intra-specifico una variazione sia nel numero delle mute che nella durata di ciascuno stadio. Questa variazione può essere influenzata da una serie di fattori, biotici e abiotici (Esperk et al., 2007).

### Effetti abiotici

- **Fotoperiodo:** il fotoperiodo è molto importante per gli insetti in quanto la percezione delle ore di luce consente loro di percepire i cambiamenti giornalieri e stagionali. Questo fattore influenza anche la crescita come nel caso di *Opisoplatia orientalis*, uno scarafaggio ovoviviparo che vive nelle zone subtropicali del Giappone, dove il fotoperiodo è in grado di influenzare il numero di stadi ninfali e la loro durata (Zhu et al., 2004), o nel caso del grillide *Pteronemobius nitidus*, dove il fotoperiodo più lungo influenza il numero e la durata degli instar aumentandoli prima della diapausa (Esperk et al., 2007; Masaki e Walker, 1987).
- **Disponibilità di nutrienti:** l'alimentazione è fondamentale per l'accrescimento e lo sviluppo degli insetti, soprattutto nel periodo giovanile in cui l'accumulo di nutrienti è importantissimo per l'aumento di dimensioni. Nel caso di *Blattella germanica*, che solitamente impiega 6 mute per raggiungere lo stadio adulto, è stato riscontrato che con scarsa alimentazione gli individui impiegano una muta in più (Seamans et al., 1939); mentre in *Psacotha hilaris* è stato riscontrato che le larve meno nutrite, oltre ad avere una mortalità superiore, impupano molto più tardi

risultando poi in adulti molto più piccoli (Munyiri et al., 2003).

- **Temperatura:** la temperatura è uno dei fattori più importanti per il processo di sviluppo negli insetti, e quindi uno di quelli più studiati. Gli insetti, essendo ectotermi, dipendono fortemente dalle condizioni termiche del loro ambiente, quindi, devono regolare il loro sviluppo nella stagione ideale. Questo fattore è rilevante specialmente per insetti che possiedono forme attere e forme alate per la sciamatura, come nel caso di *Nasonovia ribisnigri*, specie per la quale ad alte temperature si è riscontrata un maggior numero di mute e una maggior quantità di individui alati (Diaz et al., 2005). In alcune specie di libellule le temperature influenzano notevolmente i consumi energetici, l'assunzione di cibo così ha la capacità di aumentare o diminuire il tempo trascorso in fase larvale (Mathavan, 1990).
- **Umidità:** la presenza di umidità è fondamentale per molti insetti, in quanto la dispersione di acqua è in funzione della taglia. Quindi per gli insetti, che molto spesso hanno una taglia ridotta, la dispersione di umidità risulta notevolmente maggiore rispetto ad altri animali. Questo fattore può influenzare anche lo sviluppo post-embriionale, in *Sitophilus oryzae* si è evidenziato che le larve tenute in chicchi di riso e mais al 40% di umidità relativa impiegano più tempo e mute sovrannumerarie per svilupparsi rispetto al gruppo mantenuto al 70% di umidità relativa (Pittendrigh et al., 1997).
- **Agenti chimici:** Gli agenti chimici utilizzati come pesticidi possono influenzare significativamente il tempo di sviluppo delle specie. Uno studio condotto su *Aphis glycines* (afide della soia) e *Harmonia axyridis* (una coccinella) ha dimostrato che agenti chimici, come i composti del neem (*Azadirachta indica*) in forma di azadirachtin (un limonoide estratto dai semi dell'albero) o di olio estratto dai semi non trattato, sebbene possano aumentare la mortalità delle ninfe di afide, prolungano il tempo di sviluppo delle ninfe sopravvissute. Inoltre, l'applicazione di azadirachtin influenza negativamente la sopravvivenza delle larve di coccinella, indipendentemente dallo stadio larvale, mentre l'olio di semi di neem ha avuto un effetto simile solo sulle larve di primo stadio (Kraiss e Cullen, 2008).

#### Effetti biotici

- **Socialità:** Nei casi di insetti sociali, ma che non presentano livelli di organizzazione eusociale, l'interazione con conspecifici può influenzare la durata e lo sviluppo dimensionale degli individui. Un esempio concreto è fornito da *Diploptera punctata*, una blatta in cui si riscontra un effetto della presenza di conspecifici nelle dinamiche di sviluppo. Se gli individui di *D. punctata* sono sottoposti a isolamento durante la crescita, si rivela una

prolungata durata del periodo di immaturità, accompagnata da un incremento delle dimensioni dell'individuo adulto, rispetto ad individui cresciuti in coppia o in gruppi non superiori a 10 individui; e, solo negli gli individui maschi allevati in isolamento, si sono osservate mute sovrannumerarie (Woodhead et al., 1983). Anche in alcune specie di cavalletta come *Melanoplus differentialis* la socialità ha effetti sulla morfologia, ad esempio, individui cresciuti isolati o in ambiente affollato mostrano notevoli differenze morfologiche. Le ninfe isolate presentano una colorazione che varia dal marrone chiaro al verde, mentre ninfe in condizioni di affollamento presentano una pigmentazione nera prominente. Gli adulti cresciuti in isolamento risultano più grandi di quelli cresciuti in ambiente affollato (Dingle et al., 1967).

- **Predatori:** In generale, ferite date da un tentativo di predazione possono recare dei danni non letali agli individui che potrebbero impiegare una muta supplementare per rigenerare eventuali arti persi o riparare danni fisici. Sistemi di difesa come l'autotomia degli arti per sfuggire ai predatori possono comportare il rallentamento dello sviluppo, come nel caso dei Phasmatodea (insetti stecco). Gli insetti stecco, nella maggior parte delle specie, per fuggire ad atti di predazione eseguono l'autotomia dell'arto colpito o compromesso dalla predazione, che verrà rigenerato alla muta successiva (Maginnis, 2008).
- **Parassiti:** I parassiti possono debilitare e così diminuire le riserve energetiche utili allo sviluppo, ritardando la crescita o portando a sviluppo con minori dimensioni (Willis et al., 1958). Questo è tipico nella vita in comunità che porta anche ad una maggior diffusione di parassiti nelle colonie.

## Blattodea

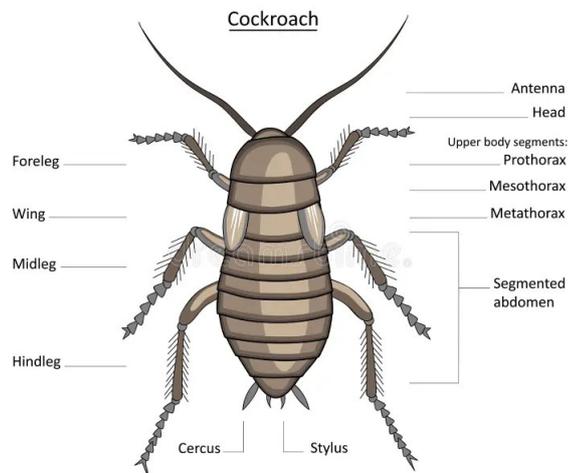


Figura 2: schema semplificato dell'anatomia di uno scarafaggio.  
Fonte: (<https://www.dreamstime.com/royalty-free-stock-photos-cockroach-color-easy-to-remove-labels-image23642458>).

Gli scarafaggi sono sempre stati considerati tra gli insetti più ancestrali, ma le ultime ricerche filogenetiche collocano l'antenato degli scarafaggi tra il mesozoico inferiore e medio (Engel, 2015). Analogamente agli altri insetti emimetaboli, le ninfe degli scarafaggi presentano somiglianze morfologiche con gli adulti, fatte salve le dimensioni ridotte e l'assenza di ali. La tipica struttura morfologica dello scarafaggio (Figura 2) è caratterizzata da un corpo di forma ovale e appiattita interamente ricoperto da una serie di placche, denominate tergiti nella porzione dorsale e sterniti in quella ventrale. Si identificano inoltre la presenza di un pronoto, ossia un ampio tergite situato nella parte superiore del corpo che copre la regione cefalica, un apparato boccale masticatore, lunghe antenne sensoriali e, in molte specie, la presenza di ali nell'adulto. Le dimensioni corporee degli scarafaggi dipendono dalla specie: possono essere di qualche millimetro, come nel caso del genere *Attaphila*, fino a 10 cm come nella specie *Megaloblatta blaberoides*. Il dimorfismo sessuale è generalmente riscontrabile in un'accentuata tendenza all'aumento delle dimensioni corporee nelle femmine, salvo alcune eccezioni dovute ad una forte competizione intraspecifica maschile. Un esempio si rileva nell'ambito della tribù dei Gromphadorhini, in cui emerge una marcata competizione fisica tra i maschi e dove le dimensioni maggiori spesso assicurano una più alta probabilità di successo riproduttivo. Conseguentemente, si registra un accrescimento morfologico preponderante nei maschi piuttosto che nelle femmine (Durrant et al., 2016). Lo sviluppo post-embriale degli scarafaggi, come gli altri insetti emimetaboli, è suddiviso in una successione di stadi chiaramente definiti dalla nascita alla maturità; ad esempio, in *Blatta orientalis* le ninfe nei primi stadi sono di colore marrone chiaro molto simili al genitore nella forma esterna, ad eccezione delle ali e degli organi genitali non ancora sviluppati, il che rende difficile distinguere i sessi; tuttavia, le differenze cominciano a emergere mentre le blatte crescono. Negli stadi successivi si possono distinguere i maschi, che iniziano a sviluppare delle ali, mentre le femmine iniziano a subire modificazione

dell'addome. Negli ultimi stadi la differenziazione sessuale è netta, con ali ben sviluppate nei maschi e le femmine pronte alla fecondazione (Qadri, 1938).

Le varie specie di scarafaggio vivono in molteplici habitat, dalle foreste tropicali, ai deserti fino alle abitazioni umane o ai nidi di animali. La loro capacità di adattamento gli consente di poter usufruire di habitat molto diversi da quello originale, per cui diventa anche difficile comprendere l'ecosistema natale delle varie specie. La loro distribuzione spaziale solitamente è associata alla fonte di cibo, ma possono migrare per soddisfare altri fabbisogni come la ricerca di un compagno o in risposta a cambiamenti temporanei di fattori abiotici come temperatura o luce. Come molti animali con scarsa visione e cicli di attività spesso crepuscolare o notturna, gli scarafaggi si orientano principalmente col tatto e la percezione chimica, infatti le lunghe antenne filiformi servono principalmente per orientarsi nello spazio e percepire i propri simili tramite sostanze chimiche (Schafer et al., 1973).

### Socialità negli scarafaggi

L'enorme diversità di ambienti in cui vivono gli scarafaggi ha portato a svariate strutture sociali, che si possono dividere principalmente in due macro-raggruppamenti: scarafaggi solitari e scarafaggi gregari/subsociali. Tra gli scarafaggi solitari si trovano *Thanatophyllum akinetum* (Grandcolas, 1995) dove, in test di laboratorio, si è osservato che gli individui si allontanano volutamente dall'odore emesso dai conspecifici (Baaren e Deleporte, 2001). Le aggregazioni invece sono connotate da raggruppamenti di individui che manifestano un'inerzia a restare in prossimità degli altri membri del medesimo gruppo, e tra gli scarafaggi gregari o subsociali si osservano diverse forme di aggregazione. L'aggregazione obbligata implica che gli individui devono vivere insieme per sopravvivere o riprodursi, mentre l'aggregazione non obbligata significa che gli individui possono vivere sia da soli che in gruppo. Le aggregazioni forti implicano una cooperazione più stretta, mentre le aggregazioni deboli sono caratterizzate da una cooperazione limitata. Le aggregazioni sciolte indicano riunioni occasionali senza una forte organizzazione sociale all'interno del gruppo. Emerge una complessità nel determinare se tale ricerca di aggregazione sia intenzionale o piuttosto dettata dalla ricerca di uno stesso luogo o risorsa. Ciò è particolarmente rilevante considerando che la maggioranza degli scarafaggi manifesta una preferenza per ambienti confinati, umidi e privi di luce, creando una stretta interconnessione tra gli individui e le risorse presenti nel loro contesto abitativo. Variazione negli stati di aggregazione sono stati trovati tra individui di sesso ed età diverse, ad esempio le ninfe di *Blattella germanica* tendono ad aggregarsi tra loro maggiormente rispetto agli adulti, per un probabile meccanismo di difesa nelle fasi più delicate dello sviluppo (Scherkenbeck et al., 1999). Le aggregazioni sono sistemi auto-organizzati

che seguono dei principi: il concetto primario è specie-specifico in relazione all'ambiente, in cui l'attrattiva verso un contesto ambientale ideale esercita un richiamo nei confronti degli individui appartenenti a quella stessa specie. In secondo luogo, gli stimoli provenienti dagli altri conspecifici, in cui la presenza marcata di individui della specie agisce da catalizzatore, spingono ulteriori soggetti a aggregarsi (Jeanson et al., 2005). La socialità tra gli scarafaggi, come in altre specie animali, comporta dei benefici e dei costi.

### *Benefici*

- **Cuscinetto ambientale:** la presenza di molti individui crea un microclima all'interno del gruppo che diminuisce la dispersione di liquidi; ad esempio in *Gromphadorhina portentosa* si pensa che questo tipo di comportamento sia stato sviluppato per resistere alla stagione secca (Yoder e Grojean, 1997).
- **Aggregazione per difesa:** la presenza di un grande numero di individui si traduce in una grande quantità di sensi in allerta contro la presenza di predatori; quindi, formando delle aggregazioni ci sono più possibilità di accorgersi di eventuali predatori. Un altro fattore associato è l'emanazione dei feromoni di allarme, che sono immediatamente recepiti dal gruppo. Infine, la formazione di gruppi sociali determina un effetto di dispersione che ostacola la focalizzazione dei predatori su un singolo bersaglio (Farine et al., 2002).
- **Aggregazione e nutrimento:** la presenza di conspecifici in un determinato luogo funge da segnale per altri individui della presenza di nutrimento. Tuttavia, gli individui tendono a sfruttare prima le risorse alimentari vicine al rifugio, per poi spostarsi verso quelle più lontane man mano che le prime si esauriscono (Lihoreau et al., 2012).
- **Aggregazione ed effetti sociali:** aggregazioni di scarafaggi portano ad aumentare le possibilità di accoppiamento, in quanto la presenza di molti individui presuppone anche la presenza di conspecifici di sesso opposto. Un altro effetto sul comportamento del gruppo riguarda la sincronizzazione delle mute. Questa sembra essere una risposta evolutiva contro il cannibalismo nei gruppi di ninfe, in quanto subito dopo la muta gli scarafaggi non hanno l'apparato boccale indurito e quindi nessuno può cannibalizzare gli altri individui (Kazushige e Sogawa, 1970). Altri effetti sociali delle aggregazioni possono essere la formazione di vivai per le ninfe, in quanto spesso i più giovani soffrono maggiore mortalità a causa di disseccamento, fame, predatori e cannibalismo (From et al., 1988).

### Costi:

- **Trasmissione di malattie:** la trasmissione delle malattie avviene spesso per contatto tra individuo e individuo; più è fitto il gruppo e più è rapida l'espansione di patogeni tra individui come nel caso dei funghi che aggrediscono *Blattella germanica* (Kaakeh et al., 1996).
- **Cannibalismo:** il cannibalismo è un effetto densità dipendente: più il gruppo è grande e maggiore è la scarsità di risorse alimentari maggiore è la possibilità che accadano atti di cannibalismo. Questo avviene soprattutto agli stadi giovanili, e nel breve periodo dopo la muta (Wharton et al., 1967) (Figura 3).



Figura 3: cannibalismo predatorio di *G. portentosa* su un altro esemplare della propria colonia.

### Effetti della socialità nello sviluppo

Negli studi sugli scarafaggi è stato esplorato il fenomeno dello sviluppo differenziale che emerge in relazione alla presenza di conspecifici. In molti casi, il processo di sviluppo post-embrionale sembra essere intrinsecamente associato alla presenza di individui della stessa specie. Diverse ricerche hanno dimostrato che gli individui in isolamento tendono a manifestare un allungamento dei tempi di sviluppo rispetto ai conspecifici che crescono in normali contesti sociali. Al contempo, è stato osservato che gli individui sottoposti a isolamento manifestano una tendenza a sviluppare dimensioni maggiori rispetto a quelli che vivono in condizioni di socialità (Lihoreau et al., 2012). In *Diploptera punctata* si è dimostrato che l'isolamento influisce maggiormente sullo sviluppo maschile. Le femmine hanno sempre 4 stadi larvali, mentre i maschi possono averne 3 o 4, con una prevalenza di 4 stadi tra quelli isolati. Questa differenza di sviluppo non si è osservata tra gli animali allevati in coppia o in gruppo. Gli individui isolati hanno mostrato comunque una durata degli stadi più lunga e le dimensioni allo stadio adulto maggiori (Woodhead e Paulson, 1983). L'isolamento non ha soltanto impatto sullo sviluppo fisico degli scarafaggi, ma si è dimostrato che incide anche sul comportamento e sulle abilità spaziali. In *Blattella germanica* sottoposta ad isolamento dalla nascita si sono evidenziati vari cambiamenti comportamentali, come una diminuzione nell'esplorazione dell'ambiente, una diminuzione dell'attività di ricerca di cibo, una ridotta inclinazione verso l'interazione sociale e una capacità inferiore nel valutare la qualità del compagno. Questo rivela la

presenza di una sindrome comportamentale paragonabile a quelle riscontrate nei vertebrati se cresciuti isolati (Lihoreau et al., 2012). La vita sociale sembra anche avere effetti sulla sopravvivenza degli individui: in specie come *Periplaneta americana*, all'aumentare della densità della popolazione, la mortalità delle larve aumenta in modo significativo. La mortalità non è costante ed è in relazione a densità e crescita; si possono distinguere tre fasi principali. La prima fase è caratterizzata da un elevato tasso di mortalità durante le prime sei settimane di vita delle larve, correlato a un'alta frequenza di mute, che espone le larve a un rischio maggiore di infortuni, soprattutto quando si trovano in gruppi densi. La seconda fase è di breve durata, dalla sesta alla nona settimana, ed è contraddistinta da un tasso di mortalità basso. Durante questo periodo, la crescita rallenta, rappresentando una fase di "riposo" in cui le larve stabiliscono nuovi equilibri fisiologici. La terza fase inizia intorno alla nona settimana e perdura fino al completamento dello sviluppo. Durante questa fase, si osserva una mortalità moderata, concomitante allo sviluppo che culminerà nella metamorfosi in individui adulti (Wharton et al., 1967).

#### *Gromphadorhina portentosa*



Figura 4: esemplari di *Gromphadorhina portentosa* della colonia del museo zoologico Esapolis.

*Gromphadorhina portentosa* (Schaum, 1853) (Blattodea; Blaberidae) (Figura 4), detta anche blatta soffiante del Madagascar, è uno scarafaggio endemico della fauna malgascia che vive nelle foreste tropicali, tra il fogliame e i tronchi marcescenti. *G. portentosa* è un insetto attero con attitudine sociale. Le sue dimensioni possono variare da 5 a 8 cm di lunghezza negli esemplari adulti (Van Herrewwege, 1973) e la

caratteristica più evidente è la capacità di emettere un sibilo spingendo fortemente l'aria dalle ultime due trachee posizionate nella parte posteriore dell'addome. Il sibilo prodotto da *G. portentosa* è utilizzato per fini riproduttivi, sociali e difensivi. Durante il processo di accoppiamento, il sibilo funge da segnale di riconoscimento e sincronizzazione contribuendo alla corretta esecuzione dell'atto copulatorio. Inoltre, il suono è coinvolto nelle dinamiche di interazione maschio-maschio utilizzate per stabilire gerarchie sociali e risolvere conflitti territoriali. Nel contesto della difesa, il sibilo potrebbe avere funzioni di intimidazione nei confronti di predatori o concorrenti (Nelson e Fraser, 1980).

Questo insetto presenta dimorfismo sessuale con maschi tendenzialmente più grandi delle femmine; i maschi presentano nella regione del pronoto due protuberanze cuneiformi, definite corna, più pronunciate rispetto agli individui di sesso femminile che possono presentare assenza totale o solo un accenno di tali corna (Van Herrewege, 1973). In natura, *G. portentosa* assume un ruolo fondamentale come detritivoro, svolgendo un'importante funzione ecologica; la sua dieta, prevalentemente onnivora, è costituita da materiale vegetale e animale in decomposizione, rendendo questa specie un attore chiave nel ciclo dei nutrienti dell'ambiente in cui vive. Riveste anche un ruolo cruciale nella catena alimentare dell'ecosistema malgascio, poiché rappresenta una fonte di cibo fondamentale per diversi animali, tra cui uccelli e piccoli vertebrati terrestri (Richardson, 2012).

Nel contesto umano, *G. portentosa* è frequentemente utilizzato come animale da compagnia; le sue dimensioni, la varietà di colorazioni (che può variare dal giallo al nero, al rosso scuro) e la docilità nella manipolazione lo rendono un soggetto affascinante e popolare tra gli appassionati di animali esotici che ne apprezzano l'allevamento in cattività.



Figura 5: ninfe di *G. portentosa* in uscita dall'ooteca interna.

Il comportamento riproduttivo di queste blatte presenta dei display di corteggiamento e delle competizioni intrasessuali in cui i maschi alzando l'addome iniziano a sibilarе per poi scontrarsi con le corna per scacciare o ribaltare l'avversario (Barth, 1968). *G. portentosa* è

considerata una blatta ovovivipara (Figura 5) in quanto trattiene l'ooteca all'interno del corpo fornendo protezione, idratazione e, come tutti i blaberidi, ruota l'ooteca periodicamente di 90° per arieggiarla (Nalepa et al., 2007). Generalmente le femmine danno alla luce dalle 20 alle 40 ninfe, dopo un periodo variabile dagli 80 ai 100 giorni (Cochran, 1999; Snart et al., 1984). Presenta delle cure parentali basate su un'alimentazione post-schiusa, fornita al momento del parto, dove viene rilasciata una massa di sostanza gelatinosa che viene mangiata dalle ninfe appena nate (Nalepa et al., 1997) (Figura 6). Come molti blaberidi, la maturità sessuale delle ninfe viene raggiunta approssimativamente in otto mesi, attraverso un

processo di sei mute successive (Cochran, 1999). Tuttavia, le informazioni specifiche relative allo sviluppo post-embriale di *G. portentosa* risultano al momento limitate, e aspetti cruciali come l'influenza di fattori esterni su questo processo necessitano di ulteriori indagini.



Figura 6: esemplari appena nati che consumano la massa gelatinosa rilasciata dalla madre.

L'evoluzione del comportamento sociale osservato in *G. portentosa* sembra derivare da un adattamento alla vita in gruppo. Questa forma di socialità all'interno della specie sembra aver avuto origine come meccanismo di risparmio idrico. La presenza di numerosi individui contribuisce infatti alla creazione di un microclima all'interno del gruppo, il quale è in grado di ridurre la perdita di umidità ambientale. Questo adattamento risulta particolarmente vantaggioso durante il periodo della stagione secca del Madagascar (Yoder e Grojean, 1997).

### Socialità in *G. portentosa*

*G. portentosa* è un animale sociale che in natura vive in colonie e manifesta un comportamento sociale e gerarchico in cui i maschi dominanti dimostrano una tendenza a stabilirsi in posizioni elevate all'interno del territorio. Nelle interazioni con individui dello stesso sesso, i maschi dominanti di *G. portentosa* tendono a scacciare i rivali attraverso l'emissione di sibili e, in situazioni di confronto paritario, possono intraprendere scontri fisici utilizzando le corna, posizionate sul loro pronoto, al fine di allontanare l'opponente. Tale comportamento si manifesta anche quando più maschi si trovano in presenza di una femmina ricettiva, poiché la competizione tra i maschi assicura un vantaggio nell'accesso prioritario all'accoppiamento (Guerra e Mason, 2005). La dominanza all'interno del contesto maschile conduce ad un aumento nell'attività di selezione da parte delle femmine.

### Scopo dell'elaborato

Nell'ambito di questa ricerca, si è proposto di esaminare le caratteristiche dello sviluppo post-embriale in *G. portentosa* e di studiare come un fattore biotico, quale l'ambiente sociale, ne influenzi lo sviluppo. Si è focalizzata l'attenzione su dimensione corporea e peso ad ogni stadio di sviluppo, il tempo trascorso tra una muta e la successiva e il tasso di sopravvivenza. Lo studio si è proposto di comprendere come le diverse condizioni sociali possano incidere sullo sviluppo di *G. portentosa* e fare chiarezza su alcuni aspetti cruciali non ancora studiati dello sviluppo post-embriale di questa specie.

# MATERIALI E METODI

## Sintesi del progetto

Lo scopo dell'esperimento consiste nell'osservare lo sviluppo post-embrionale della blatta sibilante del Madagascar *G. portentosa* in diverse condizioni di socialità. In questo progetto sono state utilizzate 168 blatte provenienti da 8 famiglie diverse, lasciate crescere in tre tipologie di ambiente sociale (Figura 7) quali: sociale (ambiente collettivo), semi-sociale (ambiente in cui possono percepirsi solo tramite olfatto e vista) e isolate (ambiente di isolamento), mentre le altre condizioni quali temperatura, umidità, fonti di nutrimento e ciclo luce/notte sono state standardizzate. Le blatte sperimentali sono state monitorate costantemente nel corso di tutto l'esperimento, raccogliendone dati relativi a tasso di sopravvivenza, numero di mute, intervalli di tempo tra le mute, sesso e misure morfologiche.

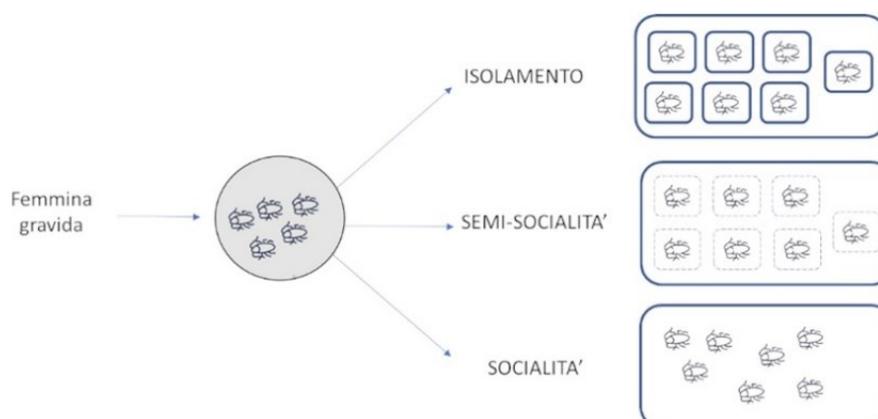


Figura 7: schema esemplificativo dei diversi gruppi sperimentali.  
Rappresentata per semplicità solo una delle 8 famiglie utilizzate nel progetto.

## Allevamento

Per selezionare le famiglie di partenza sono state prelevate otto femmine provviste di ooteca dalla colonia del museo di zoologico Esapolis (<https://www.micromegamondo.com/esapolis>). Le femmine sono state isolate singolarmente e poste all'interno di scatole di plastica trasparente delle dimensioni di 38,4x26,8x18,9 cm fino alla schiusa dell'ooteca. Al momento della nascita sono state selezionate casualmente 21 ninfe per famiglia. Le 21 ninfe di ogni famiglia sono state suddivise, sempre casualmente, in gruppi di sette individui per ciascun trattamento. Per simulare il fotoperiodo delle regioni equatoriali, all'interno della

stanza sono state oscurate le fonti di luce esterne ed installati due fari con impostazione a timer di 12 ore di luce e 12 ore di buio, regolando un'ora di scarto l'uno dall'altro per simulare i periodi di alba e tramonto. Per il mantenimento dell'umidità in un intervallo di 40-60% sono stati utilizzati due umidificatori. La temperatura è stata regolata tramite due termosifoni elettrici e mantenuta costantemente a  $29 \pm 1$  °C. Tutti gli individui utilizzati sono stati nutriti con cibo secco per animali domestici ed acqua sotto forma di polimero (Dr. Raptor Bug Gel - Acqua gel per Insetti) ad libitum.

### Preparazione sperimentale

Per l'allevamento dei soggetti sperimentali sono state utilizzate quattro scaffalature disposte al centro della stanza in modo da evitare che la posizione di vicinanza alle pareti influenzasse gli individui creando delle ombreggiature o potenziali variazioni di temperatura. Ogni scatola utilizzata per l'allevamento degli individui sperimentali è stata posta sulla scaffalatura al centro della stanza e sistematicamente ruotata con criterio casuale ogni due giorni quando si interagiva con gli individui per la misurazione, pulizia e rifocillamento, così da evitare che la posizione superiore o inferiore negli scaffali potesse influenzare l'esperimento per effetti di ombreggiatura o variazioni di temperatura interne alla stanza. Nel trattamento sociale, i sette individui sono stati collocati all'interno di contenitori di plastica con dimensioni di 55,6x39,1x28,3 cm, ed il coperchio è stato modificato per includere una zanzariera in alluminio che ne copriva una buona parte dello stesso, così da consentire il ricircolo d'aria. Nei lati interni del contenitore è stata posta vasellina bianca all'altezza di 7 cm così da prevenire la fuga degli esemplari quando il coperchio veniva sollevato. Gli individui nel trattamento semi sociale sono stati isolati individualmente in scatole in plastica di dimensione 17,5x11,5x7 cm con una serie di piccole forature sui lati per consentire ai soggetti all'interno delle scatole la percezione degli altri individui. Ogni scatola individuale era allestita con cibo e acqua come descritto sopra. Queste sono state poi poste all'interno di una scatola più grande delle stesse dimensioni di quelle utilizzate nel trattamento sociale. In ogni scatola grande erano quindi contenute sette scatole individuali. Nel trattamento di isolamento gli individui sono stati posti in scatole individuali come per il trattamento semi-sociale, con l'unica differenza di non presentare fori laterali e fra una scatola e l'altra è stato collocato un foglio di carta opaco in modo da impedire alle blatte di poter vedere gli altri individui. Anche queste scatole sono state poste all'interno di una scatola di dimensione maggiori come per il trattamento semi-sociale.

## Misure morfologiche

Alla nascita, ad ogni ninfa è stato assegnato un colore e un codice alfa numerico univoco che ne indicava la famiglia di provenienza, il numero dell'individuo e il tipo di trattamento. Un tratto colorato, applicato con una pennellata di colore a tempera (marca flyingtiger) è stato applicato sulla parte dorsale dell'esoscheletro di ciascun individuo, consentendo così di identificare facilmente il cambio della muta se non fossero stati rinvenuti resti dell'esuvia. Tutti gli individui alla nascita e dopo ogni muta successiva sono stati pesati con una bilancia analitica (Scout SKX123) con precisione di 0,001 g. Oltre al peso, alla nascita e dopo ogni muta gli individui sono anche stati fotografati dorsalmente e ventralmente con fotocamera reflex (Nikon D7200) munita di teleobiettivo (Nikkor 50-200 mm f3.5). Per tenerli fermi durante lo scatto sono stati posti all'interno di una piastra Petri di vetro, con un riferimento di carta millimetrata per la calibrazione successiva delle immagini. Le misure morfologiche sono state prese tramite il software ImageJ (v.1.54). I dati di nostro interesse sono stati: data di nascita, data di morte, numero di mute compiute, giorni passati tra una muta e la successiva e relative misure morfologiche (dimensione e peso) ad ogni muta. Le dimensioni sono state misurate in millimetri e comprendevano: lunghezza totale (calcolata dal pronoto all'ultimo tergite), lunghezza e larghezza del pronoto, larghezza torace (misurata dal tergite toracico) e lunghezza ultimo sternite. È importante sottolineare che i maschi e le femmine presentano differenze morfologiche significative (Figure 8 e 9). I maschi si distinguono per lo sviluppo di corna più grandi e sporgenti, caratteristica che risulta evidente dopo l'ultima muta. Le femmine presentano corna appena accennate o assenti del tutto. Per distinguere i sessi un'altra importante caratteristica morfologica è la forma e dimensione dell'ultimo sternite. Nelle femmine, infatti, l'ultimo sternite è notevolmente più ampio rispetto a quello dei maschi (Figura 10).

## Stadi di sviluppo di esemplare femmina di *G. portentosa*

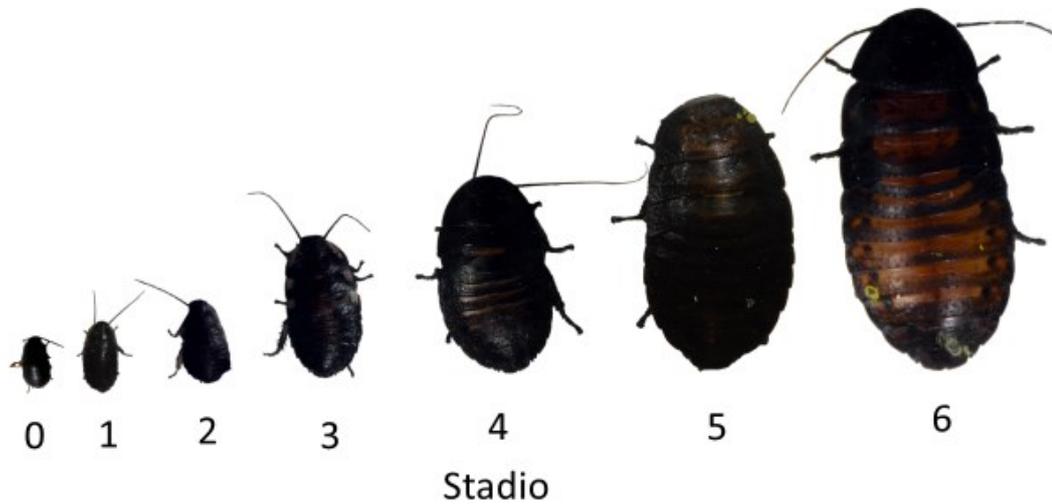


Figura 8: stadi di crescita di un esemplare femmina.

## Stadi di sviluppo di esemplare maschio di *G. portentosa*

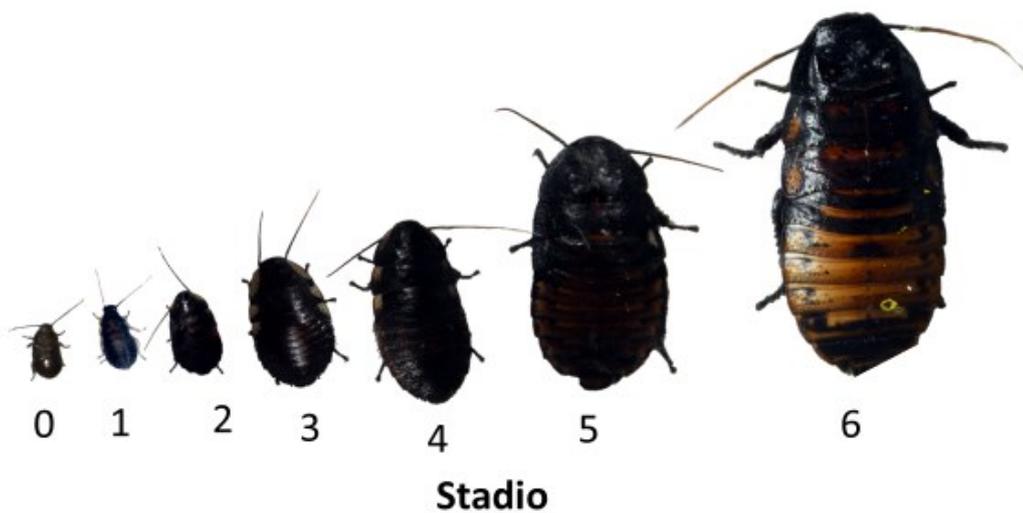


Figura 9: stadi di crescita di un esemplare maschio.

## Visione ventrale di esemplari adulti



**Femmina**



**Maschio**

*Figura 10: dimorfismo sessuale dell'ultimo sternite.*

### Metodi di correzione

Durante l'esperimento, si è notata la potenziale insorgenza di errori nell'individuazione delle avvenute mute dovuti, per esempio, alla perdita accidentale della marcatura, e quindi la possibilità della non precisione o affidabilità di alcuni dati ottenuti. Al fine di mitigare tale fonte di errore, si è ricorso a un approccio matematico e geometrico correttivo basato sul calcolo dell'AGR. Per l'applicazione di questa procedura di correzione, è stato scelto di analizzare le dimensioni del pronoto, nello specifico la sua lunghezza e larghezza. Il pronoto è una struttura rigida e non modificabile tra una muta e l'altra, e non influenzabile da altri fattori, come il diverso peso dell'animale, quindi affidabile per monitorare l'incremento dimensionale in ciascuno degli stadi di sviluppo. Per costruire lo schema di correzione di questa procedura si sono calcolati i coefficienti di Dyar ( $r$ ) per lunghezza e larghezza del pronoto, allo scopo di comprendere se l'andamento della crescita fosse regolare. Successivamente si è usato il rapporto tra i coefficienti ( $r$ ) per osservare se c'era un'allometria o isometria nella crescita in modo da confermare la stabilità delle misure del pronoto nello sviluppo delle ninfe. Ottenuti questi dati, ed osservando che il tasso di crescita dell'individuo non è costante, si è

preferito usare l'AGR per garantire una maggior affidabilità delle misure da confrontare successivamente con i singoli individui di cui si sospettava un errore. I coefficienti di crescita ( $r$ ) sono stati calcolati conformemente ai principi della legge di Dyar (si veda introduzione), sulla base della media delle misurazioni di lunghezza (Tabella 1) e larghezza (Tabella 2) del pronoto misurato in tutti gli individui nei vari trattamenti sperimentali.

Trattamento	Stadio 1	Stadio 2	Stadio 3	Stadio 4	Stadio 5	Stadio 6
ISO	1,43	1,33	1,33	1,34	1,24	1,14
SOC	1,35	1,42	1,27	1,2	1,2	1,18
SSO	1,39	1,37	1,35	1,29	1,25	1,16
TOTALE	1,39	1,37	1,32	1,28	1,23	1,16

Tabella 1: valore di ( $r$ ) calcolato sulla media della lunghezza del pronoto per ciascuno stadio e gruppo di trattamento sociale. ISO=isolato, SOC=sociale, SSO=semisociale, TOTALE= media di tutti gli individui senza distinzione in trattamenti.

Trattamento	Stadio 1	Stadio 2	Stadio 3	Stadio 4	Stadio 5	Stadio 6
ISO	1,43	1,33	1,33	1,34	1,24	1,14
SOC	1,35	1,42	1,27	1,2	1,2	1,18
SSO	1,39	1,37	1,35	1,29	1,25	1,16
TOTALE	1,44	1,36	1,37	1,24	1,25	1,18

Tabella 2: valore di ( $r$ ) calcolato sulla media della larghezza del pronoto per ciascuno stadio e gruppo di trattamento sociale. ISO=isolato, SOC=sociale, SSO=semisociale, TOTALE= media di tutti gli individui senza distinzione in trattamenti.

Essendo entrambe le misure lineari e appartenenti allo stesso sclerite, hanno consentito l'ulteriore calcolo del coefficiente  $k$  (Tabella 3). L'analisi del coefficiente  $k$  ha rivelato un valore prossimo a 1, indicando la presenza di isometria nello sviluppo delle due dimensioni.

Trattamento	Stadio 1	Stadio 2	Stadio 3	Stadio 4	Stadio 5	Stadio 6
ISO	0,97	0,98	1,18	0,89	1,15	0,8
SOC	1,28	0,85	1,1	0,97	1,02	1,1
SSO	1,07	1,08	1,12	0,76	1,11	1,4
TOTALE	1,1	0,96	1,13	0,86	1,1	1,11

Tabella 3: valore del coefficiente ( $k$ ) calcolato sulla media degli individui suddiviso per trattamento sociale. ISO=isolato, SOC=sociale, SSO=semisociale, TOTALE= media totale di tutti gli individui.

Entrambi i coefficienti di crescita (r) diminuiscono durante lo sviluppo. Come indicatore principale delle dimensioni corporee si è scelto di adottare una formula combinata usando il logaritmo della radice delle misure della larghezza del pronoto e della lunghezza in modo da osservare la progressione di crescita basata su queste misure.

Formula:

$$\text{LN}\sqrt{(\text{Lunghezza Pronoto})^2 + (\text{Larghezza Pronoto})^2}$$

Tuttavia, è importante sottolineare che il database originale utilizzato per il calcolo conteneva dati potenzialmente non precisi. Al fine di affrontare questa potenziale fonte di errore, è stato applicato il principio dei grandi numeri, presupponendo che la media complessiva delle misurazioni si avvicinasse alla vera media del processo di sviluppo. Si sono confrontati gli AGR degli individui in cui si sospettava esserci l'errore. In caso di discrepanze evidenti, tali individui sono stati esclusi (nel caso in cui i dati non fossero congruenti con i valori dello stadio successivo, cioè, supponendo che si fosse saltata una muta) o riassegnati (nel caso in cui fossero congruenti con un altro stadio specifico) (Tabella 4).

Database	Stadio 0	Stadio 1	Stadio 2	Stadio 3	Stadio 4	Stadio 5	Stadio 6
Iniziale	168	136	75	56	51	39	19
Corretto	168	115	69	56	51	39	19
Totale	0	21	6	0	0	0	0

Tabella 4: dati relativi alle mute nel database iniziale e corretto secondo l'AGR.

Dopo aver applicato questa procedura di correzione, si è ricalcolato il valore AGR (Tabella 5), fornendo dati più precisi per ulteriori analisi e interpretazioni

Trattamento	Stadio 0	Stadio 1	Stadio 2	Stadio 3	Stadio 4	Stadio 5	Stadio 6	AGR
ISO	1,59	1,94	2,23	2,52	2,81	3,03	3,15	2,47 ± 0.13
SOC	1,6	1,92	2,26	2,51	2,69	2,87	3,04	2,41 ± 0.16
SSO	1,6	1,94	2,27	2,58	2,82	3,05	3,21	2,49 ± 0.13
TOTALE	1,6	1,94	2,25	2,54	2,77	2,98	3,13	2,46 ± 0.14

Tabella 5; la tabella riporta i valori medi di crescita calcolati come il logaritmo della misura combinata di larghezza e lunghezza e raggruppati per trattamento e il valore totale di AGR calcolato con la relativa DS.

## Modelli statistici

Per l'analisi statistica dei dati è stato utilizzato il software R (<https://www.r-project.org/>, versione 4.3.1). Sono state prima effettuate analisi di tipo descrittivo (medie e valori di variabilità del campione, incluso il coefficiente di variazione) per esaminare le variabili morfologiche ad ogni muta e la lunghezza degli intervalli temporali fra una muta e l'altra. Sono state effettuate analisi di correlazione tra le varie misure morfologiche: la lunghezza e la larghezza del pronoto, la relazione tra la lunghezza totale e il peso, e infine la correlazione tra il peso e la larghezza del pronoto. Per determinare l'effetto dei trattamenti sulle variabili considerate, sono stati utilizzati dei modelli misti. Questo approccio ha permesso di valutare gli effetti del trattamento (nei modelli incluso come fattore fisso) considerando allo stesso momento la possibile influenza della famiglia di origine, cioè il fatto che gli individui di una stessa famiglia erano imparentati e avevano condiviso lo spazio nel corpo della madre durante lo sviluppo prima della schiusa, e che quindi le loro misure non potevano essere considerate indipendenti (la famiglia è stata inserita come fattore casuale nei modelli). I residui dei modelli misti sono stati controllati visivamente con grafici Q-Q. Infine, è stata eseguita anche un'analisi di sopravvivenza, con confronti multipli, al fine di valutare se la mortalità durante lo sviluppo variasse tra i diversi trattamenti. Le medie sono riportate con la loro deviazione standard (DS) se non specificato diversamente.

# RISULTATI

## Numerosità campionaria dopo la muta 4

Per completezza sono riportati i risultati utilizzando tutti i dati disponibili, cioè relativi a tutti gli stadi di sviluppo. La numerosità campionaria è notevolmente diminuita (sia per mortalità sia per interruzione sperimentale) dopo la muta 4, dove i dati sono relativi a meno di 50 individui (si veda Tabella 4). Pertanto, i risultati relativi agli stadi 5 e 6 sono da considerare ed interpretare con cautela.

## Statistiche descrittive

I risultati delle statistiche descrittive derivanti dall'analisi dei dati raccolti forniscono una panoramica dettagliata delle caratteristiche morfologiche degli individui sperimentali. Questi dati sono riportati in tabella (Tabella 6).

	trattamento	peso (g)	CV	lunghezza totale (mm)	CV	larghezza pronoto (mm)	CV
nascita	ISOLATO	0,065 ± 0,0219	33,69%	11,23 ± 1,44	12,81%	4,27 ± 0,46	10,76%
	SEMI SOCIALE	0,063 ± 0,019	30,16%	11,08 ± 1,28	11,58%	4,34 ± 0,46	10,55%
	SOCIALE	0,062 ± 0,022	35,48%	11,19 ± 1,26	11,24%	4,37 ± 0,33	7,54%
	TOTALE	0,063 ± 0,02	33,77%	11,66 ± 1,32	11,87%	4,32 ± 0,41	9,61%
stadio 1	ISOLATO	0,12 ± 0,04	33,33%	14,34 ± 1,75	12,22%	6,12 ± 0,81	13,24%
	SEMI SOCIALE	0,12 ± 0,04	33,33%	13,16 ± 1,24	12,86%	6,03 ± 0,68	11,26%
	SOCIALE	0,09 ± 0,03	33,33%	14,09 ± 1,81	9,45%	5,86 ± 0,74	12,65%
	TOTALE	0,11 ± 0,02	33,33%	13,53 ± 1,1	11,51	6,00 ± 0,06	12,72%
stadio 2	ISOLATO	0,24 ± 0,09	37,50%	18,58 ± 2,73	14,72%	7,71 ± 1,49	19,35%
	SEMI SOCIALE	0,23 ± 0,09	39,13%	18,85 ± 4,42	15,80%	8,21 ± 1,35	16,44%
	SOCIALE	0,23 ± 0,09	39,13%	18,64 ± 2,94	23,50%	8,29 ± 1,53	18,56%
	TOTALE	0,23 ± 0,01	38,92%	18,69 ± 0,15	18,01%	8,0 ± 0,29	18,12%
stadio 3	ISOLATO	0,49 ± 0,22	44,90%	24,53 ± 6,22	16,65%	10,78 ± 1,87	17,37%
	SEMI SOCIALE	0,53 ± 0,26	49,06%	24,59 ± 5,19	18,72%	11,12 ± 2,07	18,58%
	SOCIALE	0,54 ± 0,33	61,11%	25,55 ± 4,78	21,10%	10,64 ± 2,26	21,22%
	TOTALE	0,52 ± 0,03	51,36%	24,56 ± 0,36	18,82%	10,85 ± 0,54	19,72%
stadio 4	ISOLATO	1,15 ± 0,54	47,83%	32,6 ± 6,22	19,04%	14,45 ± 2,56	17,70%
	SEMI SOCIALE	1,31 ± 0,68	52,29%	28,26 ± 6,97	17,61%	14,55 ± 2,58	17,76%
	SOCIALE	0,86 ± 0,53	61,63%	33,5 ± 5,90	21,98%	12,80 ± 2,87	22,58%
	TOTALE	1,010 ± 0,22	54,25%	31,47 ± 2,36	19,21%	13,27 ± 0,98	19,68%
stadio 5	ISOLATO	2,20 ± 1,24	56,36%	39,63 ± 8,36	21,07%	17,39 ± 2,54	14,64%
	SEMI SOCIALE	2,73 ± 1,21	44,20%	35,32 ± 6,97	16,39%	18,33 ± 2,21	12,04%
	SOCIALE	1,46 ± 0,53	36,30%	44,15 ± 7,23	19,75%	15,56 ± 3,31	21,25%
	TOTALE	2,13 ± 0,59	45,29%	39,03 ± 4,61	18,07%	17,09 ± 2	15,64%
stadio 6	ISOLATO	4,37 ± 1,66	37,97%	48,28 ± 7,7	15,94%	19,65 ± 2,44	12,44%
	SEMI SOCIALE	4,72 ± 1,23	26,17%	46,49 ± 11,05	14,00%	21,51 ± 2,40	11,15%
	SOCIALE	3,16 ± 1,48	46,84%	53,85 ± 7,53	23,80%	19,38 ± 3,01	15,58%
	TOTALE	4,08 ± 0,79	37,66%	49,21 ± 2,11	17,58%	20,18 ± 1,18	13,39%

Tabella 6: la tabella illustra le medie a seconda del trattamento e la media totale con la relativa deviazione standard e il coefficiente di variazione.

## Peso

Nel trattamento ISOLATO, si osserva un incremento nel peso medio delle blatte durante lo sviluppo, passando da 0,065 g alla nascita a 4,37 g nello stadio 6. Nel trattamento SEMI SOCIALE, il peso medio aumenta da 0,063 g alla nascita a 4,72 g nello stadio specialmente nelle fasi finali di sviluppo, Infine, nel trattamento SOCIALE con il peso medio che varia da 0,062 g alla nascita a 4,08 g nello stadio 6.

## Lunghezza totale

Nel trattamento ISOLATO, la lunghezza totale media passa da 11,23 mm alla nascita a 48,28 mm nello stadio 6. Nel trattamento SEMI SOCIALE, la lunghezza totale media varia da 11,08 mm alla nascita a 46,49 mm nello stadio 6. Infine, nel trattamento SOCIALE, la lunghezza totale aumenta da 11,19 mm alla nascita a 53,85 mm nello stadio 6 (Figura 11).

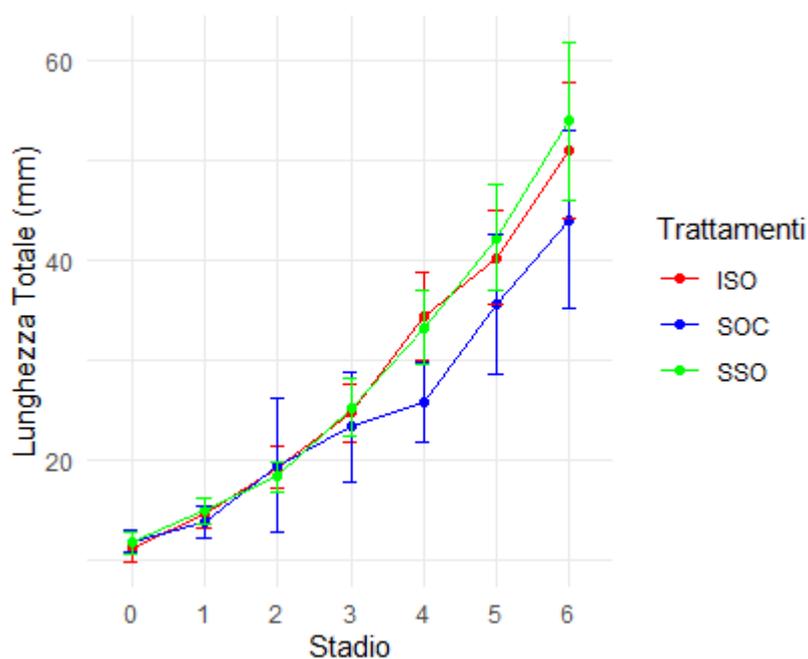


Figura 11: il grafico evidenzia l'andamento della media della lunghezza totale divisa per trattamento in ogni stadio con la relativa DS.

## Larghezza del pronoto

Nel trattamento ISOLATO, la larghezza del pronoto media varia da 4,27 mm alla nascita a 19,65 mm nello stadio 6. Nel trattamento SEMI SOCIALE, la larghezza del pronoto media aumenta da 4,34 mm alla nascita a 21,51 mm nello stadio 6. Nel trattamento SOCIALE, la larghezza del pronoto cresce in media da 4,37 mm alla nascita a 20,18 mm nello stadio 6 (Figura 12).

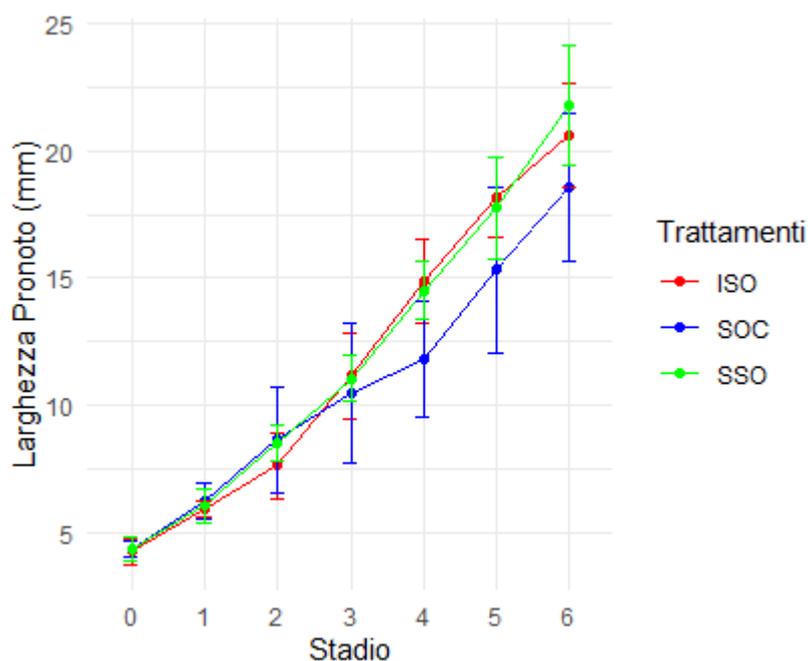


Figura 12: il grafico evidenzia la media dello sviluppo della larghezza del pronoto per ogni trattamento, con la relativa DS.

## Andamento generale

In generale, l'andamento di crescita mostra un aumento graduale delle dimensioni delle blatte durante il loro sviluppo. Nel complesso, la fase di maturazione finale sembra caratterizzarsi per una maggiore uniformità nella crescita, ma bisogna tener considerato il basso numero di individui analizzati nelle ultime due mute.

### *Peso*

Sono evidenti alcune fluttuazioni notevoli nei coefficienti di variazione (CV) nei primi stadi. Questo suggerisce che la variabilità nella crescita del peso è maggiore inizialmente. Nel passaggio dallo stadio 3 allo stadio 4, si osserva un aumento del CV, il che potrebbe indicare una maggiore variabilità della crescita in questo periodo.

### *Lunghezza totale*

I CV, in questo caso, sono generalmente più bassi rispetto al peso, suggerendo una maggiore uniformità nella crescita. Tuttavia, si osserva una diminuzione del CV nel passaggio dallo stadio 5 allo stadio 6.

### *Larghezza pronoto*

I CV sono generalmente più bassi rispetto al peso, come per la lunghezza totale. I CV rimangono relativamente stabili in tutti gli stadi, ma si nota una diminuzione leggera della variazione (CV più bassi) nei primi e negli ultimi stadi.

### *Sternite e sesso*

La tabella (Tabella 7) fornisce una panoramica dei dati relativi alla media della lunghezza dell'ultimo sternite ventrale nelle blatte in relazione al sesso. I dati sono stati suddivisi nei vari stadi di sviluppo, da 0 (nascita) a 6, e ulteriormente separati tra maschi (M) e femmine (F). Nei primi stadi, le blatte mostrano una lunghezza media relativamente bassa, come ci si aspetta da individui di piccole dimensioni, ma misure uniformi tra i sessi. Tuttavia, man mano che si sviluppano, la lunghezza media tende ad aumentare, particolarmente nelle femmine (Figura 13). Un test t per la lunghezza fra maschi e femmine nell'ultimo stadio (6) conferma che la differenza è statisticamente significativa ( $t= 3,9591$ ,  $P<0,001$ ).

Stadio	Sesso	Numerosità campionaria	Media	Deviazione Standard
0	Femmina	21	0,84	0,17
0	Maschio	14	0,81	0,20
1	Femmina	20	1,14	0,20
1	Maschio	12	1,31	0,41
2	Femmina	20	1,47	0,49
2	Maschio	13	1,50	0,29
3	Femmina	21	2,46	1,31
3	Maschio	13	2,10	0,56
4	Femmina	20	3,43	1,29
4	Maschio	14	2,75	0,87
5	Femmina	21	4,08	2,05
5	Maschio	14	3,74	1,46
6	Femmina	15	6,44	2,64
6	Maschio	12	3,69	0,46

Tabella 7: la tabella riporta la lunghezza media dello sternite per gli individui per cui è stato possibile determinare il sesso, affiancate dalla deviazione standard (DS) e sono suddivise in base alle diverse mute.

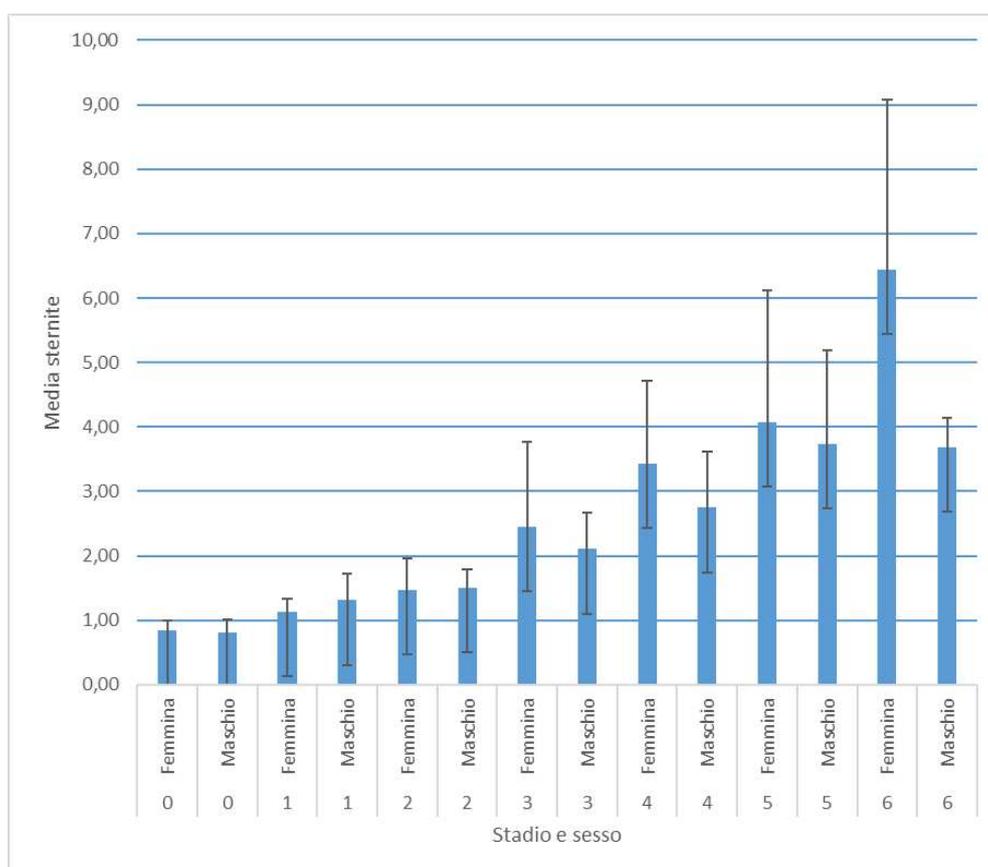


Figura 13: il grafico mostra la lunghezza media dello sternite relativa ad ogni sesso nella successione degli stadi di sviluppo dalla nascita all'ultimo stadio. La barra rappresenta la DS per ogni media.

## Intervallo inter-muta

È stata calcolata la media dei giorni trascorsi per ogni stadio a seconda del trattamento. Lo scopo è di osservare se il trattamento avesse delle influenze nel periodo di inter-muta.

Trattamento	Stadio 0	Stadio 1	Stadio 2	Stadio 3	Stadio 4	Stadio 5	Stadio 6
ISO	0±0	23,33 ±	23,59 ±	28,29 ±	27,35 ±	51,15 ±	86,25 ±
		9,45	8,68	12,01	14,04	22,96	19,56
SOC	0±0	21,76 ±	26,38 ±	22,8 ±	22,15 ±	57,08 ±	91,11 ±
		9,57	14,12	11,93	9,86	24,26	76,63
SSO	0±0	26,2 ±	25,65 ±	24,57 ±	22,95 ±	49,11 ±	87 ±
		11,46	14,89	14,11	8,61	15,2	12,41
TOTALE	0±0	23,76 ±	25,21 ±	25,22 ±	24,15 ±	52,45 ±	88,12 ±
		10,16	12,56	12,68	10,84	20,81	16,2

Tabella 8: la tabella mostra la differenza fra i trattamenti nei giorni trascorsi da un evento di muta al successivo e la media totale di tutti gli individui senza distinzione di trattamento con le relative DS.

I dati (Tabella 8) mostrano una certa costanza nei primi stadi nel tempo trascorso tra le mute fino al 4 stadio, con un forte incremento di giorni trascorsi tra le ultime due mute.

## Correlazioni morfologiche:

### Correlazioni larghezza e lunghezza pronoto

Le correlazioni tra la lunghezza del pronoto e la larghezza sono state calcolate per ciascun individuo ad ogni stadio (Tabella 9, Figura 14). La correlazione è significativa e positiva per tutti gli stadi. Alla nascita si nota che il valore di correlazione è minore rispetto agli altri.

Stadio	Correlazione (r)	Valore p	Intervallo di Confidenza (95%)
0	0,3842	p<0,001	0,2472 - 0,5062
1	0,6786	p<0,001	0,5578 - 0,7713
2	0,7059	p<0,001	0,5657 - 0,8064
3	0,8108	p<0,001	0,7001 - 0,8835
4	0,9209	p<0,001	0,8640 - 0,9546
5	0,8089	p<0,001	0,6738 - 0,8916
6	0,7847	p<0,001	0,5821 - 0,8956

Tabella 9: la tabella mostrano i valori di correlazione della lunghezza e larghezza del pronoto, il valore p e l'intervallo di confidenza.

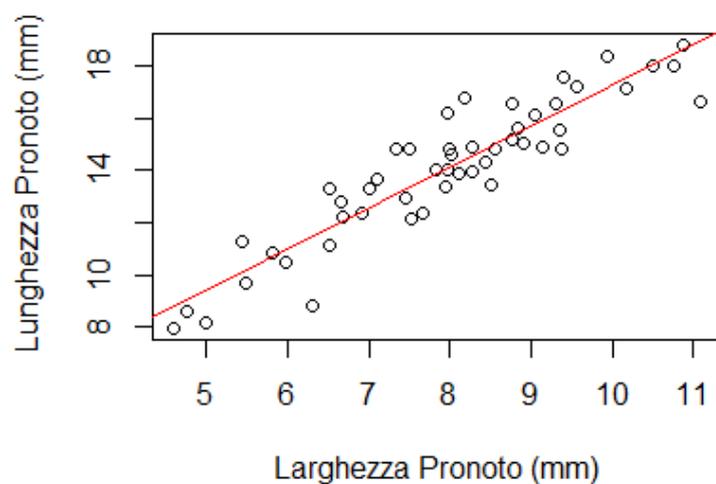


Figura 14: il grafico mostra la correlazione delle misure del pronoto allo stadio 4.

### Correlazione lunghezza-peso

Essendo il peso una misura proporzionale al volume è stata eseguita un'analisi di correlazione tra la lunghezza totale degli individui e la radice cubica del peso per ciascuna muta (Tabella 10). Tutti i valori indicano una correlazione significativa e positiva, evidenziando che all'aumentare del peso, aumenta anche la lunghezza totale degli individui (Figura 15).

Stadio	Correlazione (r)	Valore p	Intervallo di Confidenza (95%)
0	0,7769	p<0,001	0,7089 - 0,8306
1	0,7675	p<0,001	0,6741 - 0,8368
2	0,7283	p<0,001	0,5963 - 0,8220
3	0,8238	p<0,001	0,7196 - 0,8918
4	0,937	p<0,001	0,8911 - 0,9640
5	0,9477	p<0,001	0,9056 - 0,9713
6	0,8962	p<0,001	0,7859 - 0,9512

Tabella 10: la tabella mostra i valori di correlazione della lunghezza totale e la radice cubica del peso ad ogni stadio, il valore p e l'intervallo di confidenza.

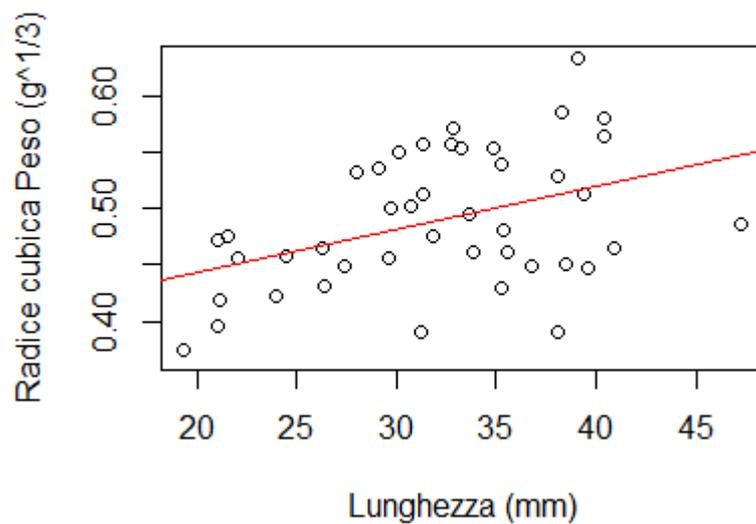


Figura 15: il grafico mostra la correlazione delle misure della radice cubica del peso e la lunghezza allo stadio 4.

#### Correlazione peso-larghezza pronoto

L'analisi di correlazione tra la radice cubica del peso degli individui e la larghezza del pronoto è stata condotta per ogni stadio (Tabella 11). La maggior parte dei valori presenta una correlazione positiva significativa, ad eccezione dello stadio 0 (la nascita) in cui non c'è correlazione. In figura (Figura 16) la correlazione allo stadio 4.

Stadio	Correlazione (r)	Valore p	Intervallo di Confidenza (95%)
0	0,1339	0,0834	-0,0178 - 0,2797
1	0,5159	p<0,001	0,3573 - 0,6456
2	0,5277	p<0,001	0,3341 - 0,6785
3	0,7474	p<0,001	0,6077 - 0,8423
4	0,8996	p<0,001	0,8288 - 0,9421
5	0,852	p<0,001	0,7431 - 0,9169
6	0,8264	p<0,001	0,6554 - 0,9168

Tabella 11: La tabella mostra i valori di correlazione tra la larghezza del pronoto e la radice cubica del peso, l'intervallo di confidenza e il valore p per ogni stadio.

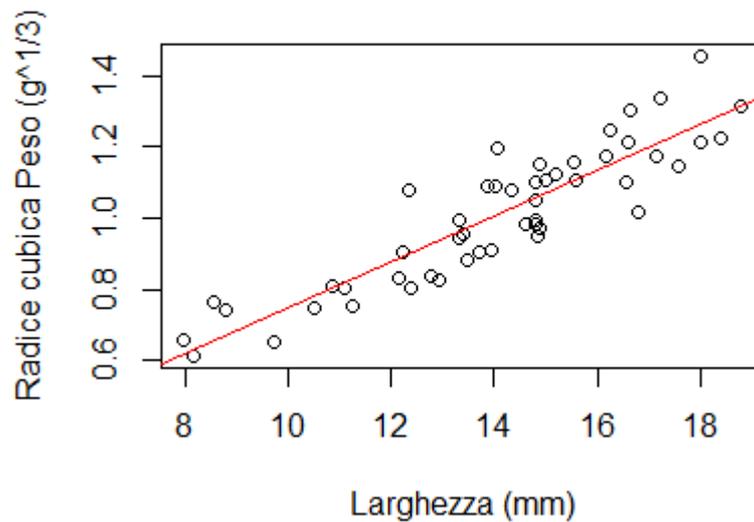


Figura 16: il grafico mostra la correlazione delle misure del peso sulla larghezza del pronoto allo stadio 4.

## Modelli

### Effetto del trattamento sulla larghezza del pronoto

Per ciascuna muta è stato esaminato l'effetto del trattamento sulla larghezza del pronoto. Nella tabella (Tabella 12) sono riportati i risultati dei modelli, non risulta esserci nessun effetto del trattamento sulla larghezza del pronoto eccetto per lo stadio 5. È stato eseguito un test Tukey: ISO-SOC ( $p=0,195$ ), SSO-ISO ( $p=0,582$ ) e SSO-SOC ( $p=0,013$ ) evidenziando una differenza significativa tra questi due ultimi trattamenti. Sulla base dei valori stimati la larghezza del pronoto nei SSO è maggiore rispetto ai SOC.

Stadio	Chi-quadro	Valore p
stadio 0	2,9405	0,2299
Stadio 1	1,6435	0,4397
stadio 2	2,0671	0,3557
stadio 3	0,5902	0,7445
stadio 4	4,0059	0,1349
stadio 5	8,0812	0,0175
stadio 6	3,9526	0,1386

Tabella 12: la tabella riporta i valori del chi quadro e del relativo valore di p, per ogni stadio.

## Effetto del trattamento sull'intervallo tra una muta e la successiva

Il test effettuato sull'intervallo di giorni tra una muta e la successiva non ha evidenziato effetti del trattamento ( $p=0,773$ ) o l'influenza combinata del trattamento e stadio ( $p=0,222$ ). Invece ha mostrato un forte effetto dello stadio sui giorni che trascorrono tra una muta e quella successiva ( $p<0,001$ ). Dal grafico (Figura 17) si può osservare come gli ultimi due stadi di sviluppo abbiano delle tempistiche molto più lunghe rispetto ai primi.

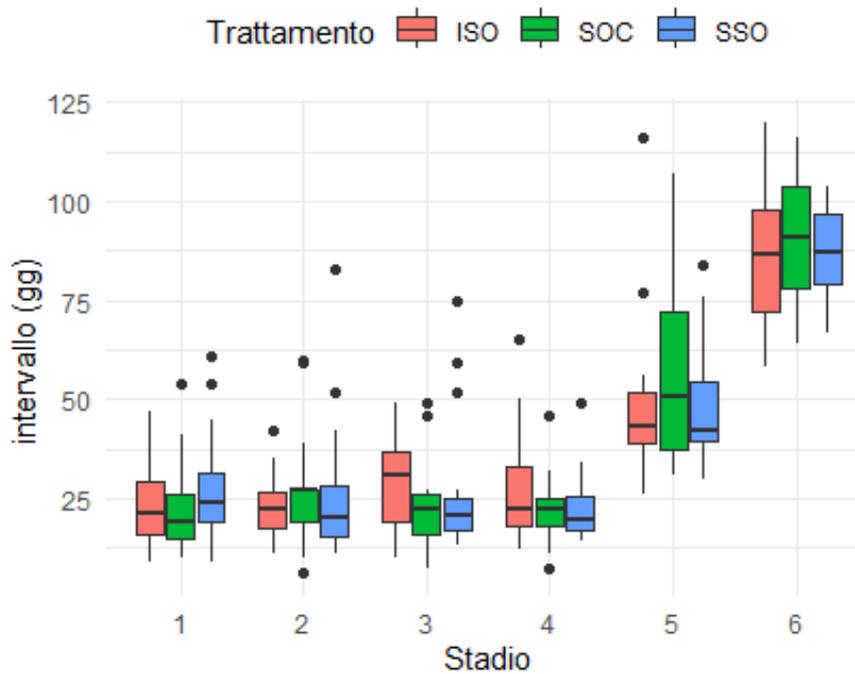


Figura 17: box plot raffigurano il tempo trascorso da un evento di muta a quello successivo nei vari stadi e nei vari trattamenti.

## Effetto del trattamento sulla sopravvivenza

Il trattamento ha un effetto significativo sulla longevità (giorni di vita) con un valore  $p<0,001$ , il che indica che esistono differenze significative tra i trattamenti. Il confronto tra SOC e ISO non mostra una differenza significativa ( $p=0,249$ ) come il confronto tra SSO e ISO ( $p=0,290$ ). Tuttavia, dal confronto tra SSO e SOC risulta una differenza significativa ( $p<0,001$ ), il che indica che gli individui nel trattamento semi sociale hanno una media di sopravvivenza maggiore rispetto agli individui sociali. In media gli individui isolati (ISO) avevano longevità di  $108,75 \pm 70,49$  giorni, gli individui sociali (SOC) di  $87,76 \pm 64,51$  giorni, e quelli semisociali (SSO) di  $114,21 \pm 62,82$  giorni.

## Test di sopravvivenza

Il test di sopravvivenza ha esaminato le differenze della durata della vita in relazione ai diversi trattamenti e il risultato non è significativo ( $\chi^2= 3,6$   $p= 0,2$ ). Considerando che tutti i gruppi inizialmente erano composti da 56 individui: negli individui isolati si sono osservati 29 decessi su un'attesa di 31,2 quindi una mortalità del 51,79%; negli individui sociali si sono osservati 28 decessi su 21,9 attesi quindi una mortalità del 50%; infine nei semi sociali 29 decessi su 32,9 attesi quindi una percentuale di perdite del 51,79%. Non c'è grande scostamento tra valori attesi ed osservati come previsto in caso di uniformità fra i trattamenti. Il grafico di Kaplan-Meier mostra l'andamento degli eventi di morte durante l'esperimento divisi per trattamento (Figura 18).

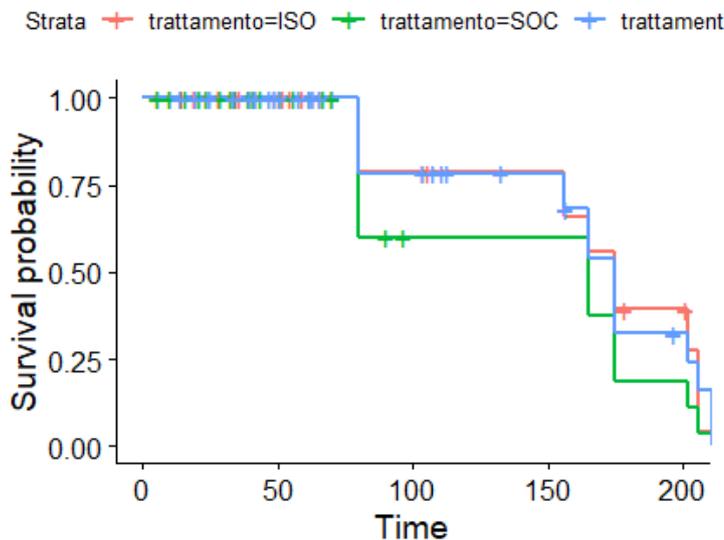


Figura 18. il grafico illustra la curva di Kaplan-Meier riferita alla probabilità di sopravvivenza a seconda del trattamento.

## Influenza della famiglia di origine sui primi stadi di sviluppo

Si sono eseguite tre analisi in cui si è valutato l'effetto della famiglia (madre) sul (i) peso e la larghezza del pronoto delle ninfe alla nascita e (ii) sulla differenza di peso e la larghezza del pronoto dalla nascita alla prima muta. Infine (iii) si è eseguita una correlazione tra il peso alla nascita e la numerosità della prole.

(i) C'è un effetto significativo della famiglia sul peso alla nascita ( $F= 4,479$ ,  $p<0,001$ ). Questo indica che il peso alla nascita è influenzato dalla famiglia di

appartenenza. Si è osservato che la famiglia di origine influenza anche la larghezza del pronoto alla nascita ( $F=2,45$ ,  $p=0,016$ ).

(ii) È stato fatto un confronto tra la differenza del peso alla nascita e allo stadio 1, per vedere se l'effetto della famiglia si mantenesse anche dopo la nascita. La variabile famiglia ha influenza sulla differenza di peso allo stadio 1 ( $F=4,82$ ,  $p<0,001$ ) e risulta non influente negli stadi successivi ( $F=1,34$ ,  $p=0,245$ ). È stata fatta la stessa analisi per vedere se gli effetti si riscontrassero sulla larghezza del pronoto ( $F=8,86$ ,  $p=0,003$ ) mostrando un effetto significativo anche al primo stadio.

(iii) Dai risultati emerge che il coefficiente di correlazione tra il peso alla nascita e il numero totale di nati è pari a  $0,0258$  ( $p=0,740$ ). La correlazione non è statisticamente significativa, il che suggerisce che il peso alla nascita non sia determinato dalla numerosità della prole.

# DISCUSSIONE

L'obiettivo generale del progetto era quello di osservare se ci fossero variazioni nello sviluppo post-embrionale di *G. portentosa* associate al diverso tipo di ambiente sociale in cui gli individui si sono sviluppati.

## Interpretazione dei CV

I coefficienti di variazione in (Tabella 6) mostrano come il peso iniziale sembra avere la stessa variabilità in tutti e tre i gruppi sociali. Negli stadi successivi vi è un aumento nella variabilità del peso delle blatte, ma mantiene una certa omogeneità tra i diversi tipi di ambiente sociale per i primi due stadi, mentre dal terzo stadio di sviluppo inizia a subire delle fluttuazioni a seconda dell'ambiente sociale. La variabilità del peso sembra mantenersi maggiore nelle blatte del trattamento sociale. Questa diversità può essere correlata alla formazione delle gerarchie sociali. Nei primi stadi le ninfe potrebbero assumere dei comportamenti gregari a scopo difensivo e di mantenimento dell'umidità, per cui le disponibilità di risorse alimentari sono pari per tutti gli individui (From et al., 1988). Dal terzo stadio si può notare un aumento della variabilità soprattutto nel trattamento sociale. Essendo la quantità di cibo fornita in proporzione al numero di individui e ad libitum, è possibile che alcuni individui all'interno del medesimo gruppo abbiano consumato una quantità di cibo maggiore rispetto ad altri, il che potrebbe contribuire a spiegare la variazione osservata nei pesi corporei. I coefficienti di variazione associati alla larghezza del pronoto e alla lunghezza totale sono più stabili nei diversi stadi di sviluppo, con minime differenze riscontrate tra i trattamenti. Questi risultati suggeriscono che la lunghezza totale e la larghezza del pronoto sono caratteristiche molto stabili durante il processo di sviluppo, e quindi le lievi fluttuazioni percentuali riscontrate possono essere ascrivibili alla variabilità intrinseca tra gli individui.

## Sternite e sesso

La differenza di lunghezza dell'ultimo sternite (che differenzia il maschio dalla femmina) sembra iniziare a delinarsi nel terzo stadio di sviluppo, con un allungamento dell'ultimo sternite negli individui femminili rispetto a quelli maschili. Questa differenziazione però diventa evidente nell'ultimo stadio di sviluppo (dopo muta 6), quando la lunghezza dell'ultimo sternite nelle femmine è quasi il doppio in media di quella dei maschi.

## Intervalli inter-muta

La media generale dei giorni trascorsi in ciascuno dei diversi stadi di sviluppo sembra non mostrare significative differenze in base al trattamento sociale. Tuttavia, è interessante notare una regolarità nei primi quattro stadi, con una durata fra 20 e 30 giorni. Questa regolarità si interrompe negli stadi successivi, dove si osserva un notevole incremento: il quinto stadio ha una durata media doppia rispetto ai primi stadi, mentre il sesto stadio triplica il numero di giorni rispetto agli stadi iniziali.

## Correlazioni

La correlazione tra la lunghezza e la larghezza del pronoto rivela una forte associazione positiva. Questo suggerisce che il pronoto è uno sclerite che cresce in modo proporzionale durante ciascuno dei vari stadi di sviluppo, rendendolo un utile indicatore per le analisi. Inoltre, la correlazione tra la lunghezza totale e la radice cubica del peso degli individui è positiva, indicando che gli individui più pesanti tendono ad avere anche una lunghezza maggiore. Anche la correlazione tra la radice cubica del peso e la larghezza del pronoto è positiva, fatta eccezione per il primo stadio dopo la nascita. Questa discrepanza potrebbe essere dovuta allo spazio limitato durante il periodo di incubazione nell'ooteca, in cui le future ninfe potrebbero adottare forme che favoriscono una migliore posizione per lo sviluppo, e ciò si potrebbe riflettere in una correlazione neutra tra la larghezza del pronoto e il peso dell'individuo. Questo fenomeno potrebbe riflettersi subito dopo la nascita, influenzando il primo stadio. Inoltre, è possibile che eventuali errori tecnici nelle misurazioni abbiano contribuito a questa discrepanza, soprattutto considerando le ridotte dimensioni degli individui nel primo stadio. Piccoli errori di misurazione, soprattutto nel peso, potrebbero avere un impatto significativo sui dati in questa fase iniziale, in quanto dopo la nascita gli individui presentano una taglia molto ridotta che rende meno precisa la misura.

## Dimensioni e trattamento

Al fine di comprendere gli effetti del trattamento sulla morfologia delle blatte, è stata condotta un'analisi statistica per esaminare la relazione tra il trattamento e la larghezza del pronoto in ciascuno degli stadi di crescita degli individui. I risultati di questo studio non hanno rivelato evidenze di un effetto significativo tra il trattamento e la larghezza del pronoto, con eccezione del penultimo stadio (stadio 5). Questa misura morfologica, strettamente connessa alla dimensione complessiva

dell'individuo, sembra dunque non essere influenzata dall'ambiente sociale in cui l'individuo si sviluppa. Le variazioni osservate nella larghezza del pronoto tra gli individui potrebbero essere prevalentemente determinate da fattori genetici o da altri elementi che non sono dettati dall'ambiente sociale. Tuttavia, va notato che nello stadio 6 non è emersa una significatività nell'effetto del trattamento sulla larghezza del pronoto. Poiché il campione di dati relativi agli stadi di sviluppo avanzati è limitato, non è possibile escludere che il trattamento possa rappresentare un fattore rilevante. Pertanto, per una comprensione più completa di questa dinamica, ulteriori indagini e analisi saranno necessarie per valutare adeguatamente l'importanza dell'ambiente sociale in questi stadi avanzati di sviluppo.

### Intervallo inter-muta e trattamento

Nel corso di questa analisi, è stato esaminato se il trattamento influenzi il tempo intercorrente tra le mute durante lo sviluppo delle blatte. I risultati di tale indagine non hanno rivelato alcuna differenza significativa tra i diversi trattamenti, suggerendo che l'ambiente sociale in cui gli individui si sono sviluppati non ha avuto impatti rilevanti sulla durata del normale processo di crescita, misurato in giorni. Tuttavia, è emerso un effetto significativo dello stadio sul numero di giorni trascorsi prima della muta successiva. Questo risultato è in accordo con i dati descrittivi relativi alle medie dei giorni trascorsi tra una muta e la successiva. Dal grafico (Figura 17), è infatti evidente che negli stadi di sviluppo più avanzati, si osserva un aumento dei giorni trascorsi tra una muta e la successiva. Questo fenomeno potrebbe essere in relazione al processo di maturazione verso la forma adulta e, di conseguenza, alla maturazione degli organi sessuali e lo sviluppo completo delle antenne (Schafer e Sanchez, 1973; Sehnal, 1985). È importante notare che la maturazione degli organi riproduttivi è un processo estremamente dispendioso dal punto di vista energetico. Questa elevata richiesta di risorse energetiche potrebbe spiegare la prolungata durata degli ultimi stadi di sviluppo, durante i quali potrebbero accumulare le riserve necessarie per supportare questo processo cruciale (Wharton et al., 1967).

### Sopravvivenza

L'analisi dei dati non ha rivelato significative variazioni nella sopravvivenza in relazione al tipo di trattamento sociale. Nel corso dell'esperimento, ci si attendeva una mortalità più bassa negli individui allevati in ambiente sociale, considerando che *G. portentosa* è una specie sociale. L'andamento degli eventi di decesso durante il corso dell'esperimento è stato registrato e rappresentato graficamente (Figura 19). Nel periodo tra 50 e 100 giorni il grafico mostra un aumento della mortalità di tutti

gli individui senza distinzione di trattamento. L'aumento della mortalità in questo intervallo di età potrebbe essere associato a una fase critica nello sviluppo delle blatte, e questa dinamica potrebbe essere riconducibile a una delle tre fasi di mortalità già descritte in *Periplaneta americana*. La prima fase è descritta durante le prime sei settimane di vita, durante le quali le ecdisi sono più frequenti ed aumenta il rischio di ferite che possano compromettere la sopravvivenza degli individui. La seconda fase, dalla sesta alla nona settimana, è caratterizzata da diminuzione del tasso di crescita e della mortalità. La terza fase è caratterizzata da una mortalità moderata che potrebbe essere connessa alle alterazioni fisiologiche portate dalla maturazione delle caratteristiche tipiche degli individui adulti, come lo sviluppo degli organi sessuali (Wharton et al., 1967). Analogamente a quanto riportato in *Periplaneta americana* anche nei dati sperimentali ottenuti (Figura 18) si possono individuare tre fasi di mortalità con simile andamento. Si può supporre che l'aumento di mortalità nell'ultima fase (dopo 150 giorni) possa essere in relazione con lo sviluppo degli organi riproduttivi. A favore di questa ipotesi si è osservato anche un allungamento dell'intervallo fra le mute negli ultimi due stadi (Figura 17) che coincidono approssimativamente con la terza fase. Tuttavia, sono necessarie ulteriori indagini per approfondire e comprendere appieno queste dinamiche e le correlazioni tra, lo sviluppo, la mortalità e lo sviluppo sessuale in questa specie.

### Effetto della famiglia

L'analisi eseguita ha evidenziato un'influenza significativa della famiglia di origine in relazione a specifiche caratteristiche morfologiche e al peso alla nascita. La famiglia è determinante sul peso alla nascita, mostrando un forte contributo della madre nel peso iniziale degli individui. Eseguendo il test sulla differenza tra il peso alla nascita e il primo stadio, si osserva che l'influenza della famiglia persiste nel primo stadio ma non nei successivi; pertanto, le caratteristiche morfologiche e il peso sono primariamente ascrivibili a dinamiche di crescita individuali. Le analisi eseguite sulla larghezza del pronoto hanno evidenziato un effetto significativo della famiglia sia al momento della nascita che nello stadio iniziale dello sviluppo, confermando l'importanza della famiglia di origine. Per verificare che l'effetto della famiglia non fosse determinato solamente da un trade-off tra il numero di ninfe prodotte e il loro peso, abbiamo eseguito una correlazione tra il peso alla nascita e il numero totale di nati per famiglia che non è risultata significativa. In letteratura sono riportati per questa specie valori variabili di numerosità della prole come dalle 20 alle 40 ninfe (Cornwell, 1968) e dalle 11 alle 43 ninfe (Herrewege, 1973). Il peso non è stato preso in considerazione negli studi sopra citati. Bisognerebbe indagare se la variabilità del peso alla nascita sia in relazione alla forma e grandezza dell'ooteca o alla salute della madre o alle condizioni di incubazione. Purtroppo,

sembra essere un carattere non molto studiato e non sono stati trovati studi precedenti che permettano di confrontare i risultati qui esposti. In sintesi, le evidenze raccolte da questa analisi sottolineano l'inequivocabile rilevanza della variabile famiglia nella determinazione delle caratteristiche morfologiche specifiche e del peso iniziale delle blatte.

## Conclusioni

Basandoci sui risultati ottenuti possiamo trarre alcune conclusioni chiave riguardo agli effetti dei differenti trattamenti sociali sugli individui di *G. portentosa*.

È emerso che all'inizio del ciclo vitale, cioè alla nascita, gli individui presentano una variabilità nella morfologia e nel peso. La variabilità morfologica, riferita alla lunghezza totale e alla morfologia del pronoto, non è molto pronunciata, mentre la variabilità del peso è molto più ampia. Non essendo il peso correlato con il numero di fratelli, il fatto che questo vari ampiamente tra gli individui può far supporre che sia influenzato dalle condizioni di incubazione nel corpo della madre. Tuttavia, non è possibile escludere il fatto che i nascituri potrebbero essere fratellastri e non fratelli. Non avendo indicazioni sul comportamento sessuale delle madri (in quanto prelevate casualmente dalla colonia principale del museo dopo l'accoppiamento) non è stato possibile escludere che si sia accoppiata con vari maschi o che possa aver trattenuto gli spermatozoi per poi concepire una covata con paternità mista; di conseguenza la diversità degli individui nati può essere dovuta anche alla non piena parentela degli stessi. Nel corso dello sviluppo, i trattamenti sperimentali non sembrano aver influenzato la morfologia generale degli individui, mentre un'osservazione significativa riguarda le correlazioni tra la morfologia generale degli individui e vari aspetti del loro ciclo di vita.

L'osservazione di un notevole aumento della variabilità morfologica e del peso tra gli individui di *G. portentosa*, soprattutto evidente a partire dal terzo stadio di sviluppo, suggerisce l'inizio di un periodo con una diversa progressione di sviluppo. Essendo però *G. portentosa* una specie attera non abbiamo la possibilità di notare lo sviluppo delle ali come accade in *Blatta orientalis* (Qadri, 1938), quindi l'unico riferimento per la differenziazione sessuale rimane la lunghezza dell'ultimo sternite degli individui.

Ulteriori ricerche potrebbero basarsi sull'osservazione di un aumento significativo della variabilità morfologica durante il passaggio dal quarto al quinto stadio di sviluppo delle blatte, in concomitanza con la transizione alla fase di differenziazione sessuale, in quanto in questo progetto, gli individui campionati negli ultimi stadi non erano in numero sufficiente per avere un'analisi statistica solida. Un proseguimento interessante di questo lavoro potrebbe consistere nell'esaminare il comportamento degli individui in crescita in relazione alle diverse

condizioni sociali. Sarebbe interessante valutare se i campioni isolati manifestino tendenze comportamentali diverse in termini, per esempio, di aggressività o esplorazione rispetto ai campioni sociali. L'analisi delle dinamiche comportamentali nei campioni semi-sociali aiuterebbe a comprendere le dinamiche e svelare se essi tendono a formare gerarchie simili a quelle dei campioni sociali o se manifestano comportamenti più individualisti, presumibilmente simili a quelli che potrebbero avere gli individui isolati.

La ricerca presenta alcune limitazioni, nel progetto sperimentale originale era previsto di sezionare alcuni individui, non facenti parte delle famiglie sottoposte a trattamento sociale, per ogni stadio di crescita. Da questi individui si sarebbero potuti ottenere dati relativi allo sviluppo anatomico da uno stadio all'altro per definire il momento e le modalità dello sviluppo degli organi sessuali; tuttavia, dato l'alto tasso di mortalità durante lo sviluppo nel campione, non è stato possibile compiere questo tipo di analisi. Sarebbe molto importante effettuare questo tipo di analisi per riuscire a stabilire precisamente il momento in cui avviene lo sviluppo e la maturazione sessuale. È importante sottolineare che il campione di dati relativi agli stadi di sviluppo avanzati è limitato. Un'analisi più esaustiva di questi stadi potrebbe fornire una visione più completa delle dinamiche osservate.

# BIBLIOGRAFIA

- 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.
- Baraldi, S., Rigato, E., & Fusco, G. (2023). Growth Regulation in the Larvae of the Lepidopteran *Pieris brassicae*: A Field Study. *Insects*, 14(2).
- Barth, R. H. (1968). The mating behavior of *Gromphadorhina portentosa* (Schaum): an anomalous pattern for a cockroach. *Psyche*, 75(4), 124–131.
- Bybee, S. M., Hansen, Q., Büsse, S., Cahill Wightman, H. M., & Branham, M. A. (2015). For consistency's sake: The precise use of larva, nymph and naiad within Insecta. *Systematic Entomology*, 40(4), 667–670.
- Cochran, D. G. (1999). Cockroaches – Their Biology, Distribution and Control. In WHO/CDS/WHOPES: Geneva, Switzerland, 1999; Vol. 3, pp1-48; pp. 1–83.
- Cornwell, P. B. (1968). The cockroach. Volume 1. A laboratory insect and an industrial pest. The cockroach. Volume 1. A laboratory insect and an industrial pest.
- Danks, H. V. (1992). LONG LIFE CYCLES IN INSECTS 187, 167–187.
- Diaz, B. M., & Fereres, A. (2005). Life table and population parameters of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) at different constant temperatures. *Environmental Entomology*, 34(3), 527–534.
- Dingle, H., & Haskell, J. B. (1967). Phase polymorphism in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Science*, 155(3762), 590–592.
- Durrant, K. L., Skicko, I. M., Sturrock, C., & Mowles, S. L. (2016). Comparative morphological trade-offs between pre- and post-copulatory sexual selection in Giant hissing cockroaches (Tribe: Gromphadorhini). *Scientific Reports*, 6(October), 1–7.
- Dyar, H. G. (1890). The Number of Molts of *Lepidopterous Larvae*. *Psyche (New York)*, 5(175–176), 420–422.
- Engel, M. S. (2015). Insect evolution. *Current Biology*, 25(19), R868–R872.
- Ertürk, Ö., & Sarikaya, A. (2023). Morphology of the rose chafer. *Acta Biologica Turcica*, *Cetonia aurata* ( Linnaeus , 1761 ) ( *Coleoptera* : *Scarabaeoidea* : *Cetoniidae* ).pp 1–9.
- Esperk, T., Tammaru, T., & Nylin, S. (2007). Intraspecific variability in number of larval instars in insects. *Journal of Economic Entomology*, 100(3), 627–645.

- Farine, J. P., Semon, E., Everaerts, C., Abed, D., Grandcolas, P., & Brossut, R. (2002). Defensive secretion of *Therea petiveriana*: Chemical identification and evidence of an alarm function. *Journal of Chemical Ecology*, 28(8), 1629–1640.
- Frelik, A. (2014). Predation of adult large diving beetles *Dytiscus marginalis* (Linnaeus, 1758), *Dytiscus circumcinctus* (Ahrens, 1811) and *Cybister lateralimarginalis* (De Geer, 1774) (Coleoptera: Dytiscidae) on fish fry. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 43(4), 360–365.
- From C. Rica, C., & Choe, B. Y. J. A. E. C. (1988). Maternal care in *Labidomera suturella* chevrolat (coleoptera: chrysomelidae: chrysomelinae) from costa rica, *Psyche* vol. 96. 63–68.
- Goulson, D. (2019). The insect apocalypse, and why it matters. *Current Biology*, 29(19), R967–R971.
- Grandcolas, P. (1995). Nouvelles données sur le genre *Alloblatta* Grandcolas, 1993 (Dictyoptera, Blattaria). *Bulletin de La Société Entomologique de France*, 100(4), 341–346.
- Greven, H., Herrmann, J., & Kiwitt, G. (2019). Supplementary Observations on the Reproduction of the Viviparous Cockroach *Oxyhaloa deusta* ( Thunberg , 1784 ) with Some Notes on its Locomotory Activity ( Blaberidae : Oxyhaloinae ). *Entomologie Heute*, 31, 1–24.
- 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.
- Hartnoll, R. G. (2001). Growth in Crustacea - Twenty years on. *Hydrobiologia*, 449, 111–
- Herrewege, C. van. (1973). *Princisia*, gen. nov., voisin de *Gromphadorhina Brunner* v. W. description d'une espece nouvelle. *Extrait Du Bulletin Mensuel de La Societe Linneenne de Lyon*, 42(10), 262–267.
- Jeanson, R., Rivault, C., Deneubourg, J. L., Blanco, S., Fournier, R., Jost, C., & Theraulaz, G. (2005). Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour*, 69(1), 169–180.
- Jugovic, J., & Šumer, N. (2021). Differences in Troglomorphism and Sexual Dimorphism in Two Sympatric Subtroglophile Crickets of Genus *Troglophilus* (Insecta: Orthoptera). *Polish Journal of Ecology*, 69(1), 35–50.
- Kaakeh, W., Reid, B. L., & Bennett, G. W. (1996). Horizontal transmission of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* (Imperfect Fungi: Hyphomycetes) and hydramethylnon among German cockroaches

- (Dictyoptera: Blattellidae). *Journal of Entomological Science*, 31(4), 378–390.
- Kazushige Sogawa, and M. D. P. (1970). NII-Electronic Library Service. *Chemical Pharmaceutical Bulletin*, 43, 2091.
- Kozeretska, I., Serga, S., Kovalenko, P., Gorobchyshyn, V., & Convey, P. (2022). *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae): A natural model organism for extreme environments. *Insect Science*, 29(1), 2–20.
- Kraiss, H., & Cullen, E. M. (2008). Insect growth regulator effects of azadirachtin and neem oil on survivorship, development and fecundity of *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae) and its predator, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Pest Management Science*, 64(6), 660–668.
- Lihoreau, M., Costa, J. T., & Rivault, C. (2012). The social biology of domiciliary cockroaches: Colony structure, kin recognition and collective decisions. *Insectes Sociaux*, 59(4), 445–452.
- Maginnis, T. L. (2008). Autotomy in a stick insect (Insecta: Phasmida): Predation versus molting. *Florida Entomologist*, 91(1), 126–127.
- Masaki, S., & Walker, T. J. (1987). Cricket Life Cycles. *Evolutionary Biology*, 349–423.
- Mathavan, S. 1990. (1990). Effect of temperature on the bio-energetics of the larvae of *Brachythemis contaminata* (Fabricius) and *Orthetrum sabina* (Drury) (Anisoptera : Libellulidae ). *Odonatologica*, 19(2), 153–165.
- Minelli, A., Fusco, G., & Boxshall, G. (2013). *Arthropod biology and evolution: Molecules, development, morphology*. Springer, Heidelberg.
- Munyiri, F. N., Asano, W., Shintani, Y., & Ishikawa, Y. (2003). Threshold weight for starvation-triggered metamorphosis in the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotheta hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae). *Applied Entomology and Zoology*, 38(4), 509–515.
- Nalepa Bell Chapter (1997). "Post ovulation parental investment and parental care in cockroaches", in *The evolution of social behavior in insects and arachnids*.
- Nalepa, W. J. Bell. L. M. Roth. C. A., & O.Wilson, F. by E. (2007). *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. The Johns Hopkins University Press ,Baltimore.
- Nelson, M. C., & Fraser, J. (1980). Sound production in the cockroach, *Gromphadorhina portentosa*: evidence for communication by hissing. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(4), 305–314.
- Nijhout, H. F. (2011). Dependence of morphometric allometries on the growth

- kinetics of body parts. *Journal of Theoretical Biology*, 288(1), 35–43.
- Pittendrigh, B. R., Huesing, J. E., Shade, R. E., & Murdock, L. L. (1997). Monitoring of rice weevil, *Sitophilus oryzae*, feeding behavior in maize seeds and the occurrence of supernumerary molts in low humidity conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83(2), 225–231.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6), 345–353.
- Qadri, M. A. H. (1938). The Life-history and Growth of the Cockroach *Blatta orientalis*, Linn. *Bulletin of Entomological Research*, 29(3), 263–276.
- Richardson, D. J. (2012). Population Structuring and Transmission Dynamics of a Laboratory Colony of *Gromphadorholaelaps schaeferi*: A Symbiotic Mite of the Madagascar Hissing Cockroach *Gromphadorhina portentosa*. *Journal of the Arkansas Academy of Science*, 66.
- Schafer, R., & Sanchez, T. V. (1973). Antennal sensory system of the cockroach, *Periplaneta americana*: Postembryonic development and morphology of the sense organs. *Journal of Comparative Neurology*, 149(3), 335–353.
- Scherkenbeck, J., Nentwig, G., Justus, K., Lenz, J., Gondol, D., Wendler, G., Dambach, M., Nischk, F., & Graef, C. (1999). Aggregation agents in German cockroach *Blattella germanica*: Examination of efficacy. *Journal of Chemical Ecology*, 25(5), 1105–1119.
- Seamans, L., and L. C. Woodruff. (1939). Some factors influencing the number of molts of the German roach. *J. Kans. Entomol. Soc.* 12: 73D76.
- Sehnal, F. (1985). Morphology of Insect Development. *Annual Review of Entomology*, 30(1), 89–109.
- Snart, J. O. H., Greenwood, M., & Beck, R. (1984). The functional morphology of the brood sac in two species of ovoviviparous cockroaches, *Byrsotria fumigata* (guerin) and *Gromphadorhina portentosa* (schaum). 1. scanning and light microscopy. *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, 7(6), 345–355
- Van Herrewege, C. (1973). Contribution à l'étude des Blattaria de la faune malgache. I. *Princisia*, gen. nov., voisin de *Gromphadorhina Brunner* v. W. Description d'une espèce nouvelle. *Bulletin Mensuel de La Société Linnéenne de Lyon*, 42(10), 262–267.
- Vogel, G. (2017). Where have all the insects gone? *Science*, 356(6338), 576–579.
- Wharton, D. R. A., Lola, J. E., & Wharton, M. L. (1967). Population density, survival, growth, and development of the American cockroach. *Journal of*

*Insect Physiology*, 13(5), 699–716.

Willis, E. R., Riser, G. R., & Roth, L. M. (1958). Observations on Reproduction and Development in Cockroaches. *Annals of the Entomological Society of America*, 51(1), 53–69.

Woodhead, A. P., & Paulson, C. R. (1983). Larval development of *Diploptera punctata* reared alone and in groups. *Journal of Insect Physiology*, 29(9), 665–668.

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.

Zhu, D. H., & Tanaka, S. (2004). Photoperiod and temperature affect the life cycle of a subtropical cockroach, *Opisoplatia orientalis*: Seasonal pattern shaped by winter mortality. *Physiological Entomology*, 29(1), 16–25.