

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
КАФЕДРА ПАЛЕОНТОЛОГИИ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА
МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА им. М.В. ЛОМОНОСОВА
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО при РАН
СЕКЦИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
ПРОГРАММЫ ПРЕЗИДИУМА РАН «ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ»,
«НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РОССИИ»,
«ПОДДЕРЖКА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ»
ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ-ПАЛЕОНТОЛОГОВ

СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ

I ВСЕРОССИЙСКАЯ ШКОЛА – 2004

Ответственные редакторы:

А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев



МОСКВА 2005

PALEONTOLOGICAL INSTITUTE
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

DEPARTMENT OF PALEONTOLOGY OF THE GEOLOGICAL FACULTY,
MOSCOW STATE UNIVERSITY AFTER M.V. LOMONOSOV

PALEONTOLOGICAL SOCIETY, RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

PALEONTOLOGICAL SECTION OF THE MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS (MOIP)

PROGRAMS OF THE PRESIDIUM OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES:

«ORIGIN AND EVOLUTION OF BIOSPHERE»,

«SCIENTIFIC FOUNDATION FOR PRESERVATION OF BIODIVERSITY OF RUSSIA»,

«SUPPORT OF YOUNG SCIENTISTS»

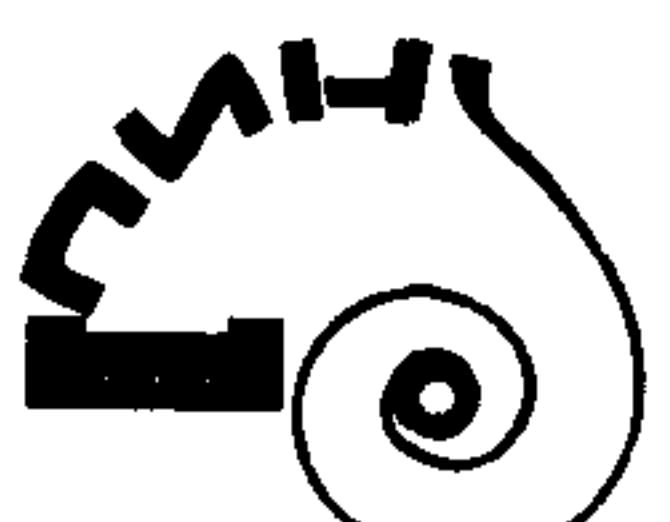
ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC SCHOOL FOR YOUNG SCIENTISTS IN PALEONTOLOGY

MODERN PALEONTOLOGY: CLASSIC AND NEWEST METHODS

FIRST ALL-RUSSIAN SCHOOL – 2004

Editors: A.Yu. Rozanov, A.V. Lopatin, P.Yu. Parkhaev

MOSCOW 2005



УДК 565.722+565.725+565.732.1

О ПРЕДПОЛАГАЕМОМ ЭВОЛЮЦИОННОМ СЦЕНАРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ВЫСШИХ ТАРАКАНОВЫХ (DICTYOPTERA)

© 2005 г. Л.Н. Аниюткин, А.В. Горохов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В статье рассматривается гипотетический эволюционный сценарий, эволюционные тенденции и филогенетические взаимоотношения высших таксонов таракановых (Dictyoptera). Отряд таракановых принимается состоящим из четырех подотрядов: ископаемые Mylacriderina, богомолы (Mantina), термиты (Termitina) и современные тараканы (Blattina).

Фауна современных таракановых насчитывает более 4000 видов тараканов (Roth, 2003), примерно 1800 видов богомолов и 2000 видов термитов (Vickery, Kevan, 1983). Однако современная фауна может быть сравнена только с вершиной айсберга, поскольку вымершие группы таракановых значительно превосходили современных как по разнообразию, так и по роли в биоценозах. Ныне описано около 1000 видов вымерших таракановых (Vrsansky et al., 2002), но это число не отражает их истинного количества, так как таракановые, судя по их обилию в захоронениях, были доминирующей группой насекомых в палеозое, начиная со среднего карбона, и продолжали быть одним из доминантов на протяжении почти всего мезозоя.

В данной работе отряд Dictyoptera именуется таракановыми, вымершие Mylacriderina, богомолы (Mantina), термиты (Termitina) и тараканы (Blattina) рассматриваются в ранге подотрядов (рис. 1).

Происхождение таракановых, вероятно, связано с переходом примитивных Polyneoptera к активному «плаванию» в верхнем рыхлом слое лесной подстилки.

Их предки неизвестны, но, возможно, они были близки к представителям карбонового отряда Eoblattida (рис. 2, а).

Особенности местообитаний (верхний, рыхлый слой опада палеозойских лесов) привели к появлению комплекса признаков, определяющих характерный «тараканий» облик, сложившийся как из признаков, общих для примитивных Polyneoptera (дорсовентрально уплощенное тело и развитые параноталии), так и апоморфных для отряда (опистогнатная голова, редукция медиального глазка, уплотненное, за счет увеличения количества продольных ветвей, жилкование надкрылий). Образовавшийся комплекс признаков, очевидно, является адаптивным именно к «плаванию» в подстилке.

В палеозое таракановые были представлены своим наиболее архаичным подотрядом Mylacriderina. Этот подотряд существовал в палеозое и мезозое и является парафилетическим по отношению к остальным подотрядам Dictyoptera (рис. 1). Наиболее характерными признаками милакридин были разделенные коксоподиты гипандрия самца (как у грилло-блаттид) (рис. 2, б), развитый наружный

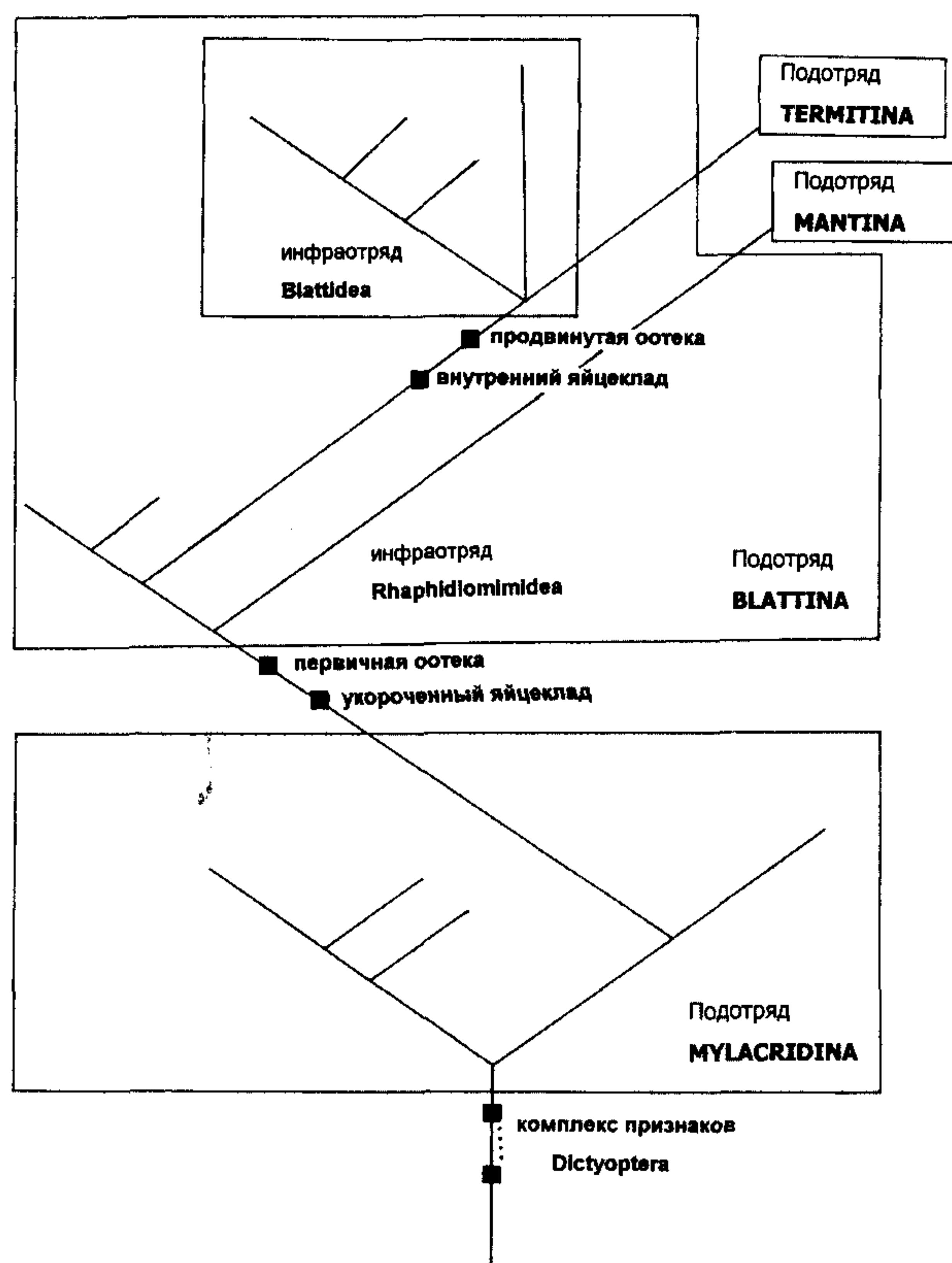


Рис. 1. Филогенетическая схема высших таксонов таракановых (Dictyoptera). Указаны только синапоморфии, рассматриваемые в статье.

яйцеклад, вполне соответствующий архетипу Polyneoptera (рис. 2, в), и, вероятно, членистые грифельки самца (рис. 2, б).

Присутствие крупного наружного яйцеклада однозначно указывает на отсутствие у милакридин оотеки, яйцекладка могла осуществляться в субстрат (почву или трухлявую древесину); известное разнообразие в строении яйцекладов указывает на разнообразие способов яйцекладки.

Синапоморфией подотряда Blattina, богомолов и термитов, является размножение с помощью примитивной оотеки (рис. 1). Образование гипандрия за счет слияния коксоподитов, возможно, произошло уже внутри подотряда. Значительное укорочение яйцеклада свидетельствует о радикальных изменениях в биологии размножения. Если у милакридин яйца откладывались поодиночке или небольшими группами и их защита осуществлялась путем их введения в суб-

страт, то представители Blattina перешли к открытой яйцекладке с выработкой специальной защитной структуры – оотеки. Таким образом, появление оотеки жестко коррелирует с укорочением яйцеклада.

Можно предположить, что первичная оотека представляла собой группу яиц, отложенных на поверхность субстрата (например, листа растения) и прикрытых сверху оболочкой из выделений придаточных желез самки (рис. 2, г). Подобные кладки не являются чем-либо необычным для Polyneoptera или насекомых в целом. Возникнуть она могла у фитофильных форм, постоянно обитающих на растительности, аналогично многим современным богомолам. Яйцеклад этих форм был сильно укорочен, но оставался наружным (рис. 2, д), что исключало возможность формирования первичной оотеки в генитальной полости самки – оотека должна была формироваться непосредственно на субстрате, и в этом процессе мог принимать участие укороченный яйцеклад. Такой тип формирования оотеки свойственен современным богомолам.

Представители Mylacridina отличаются от прочих таракановых и по жилкованию надкрыльй. Всего может быть выделено два главных типа их жилкования. Первый тип характерен для Mylacridina и выражается в расширении полей Sc-R, R-M, M-CuA и CuA-CuP в базальной и медиальной частях надкрылья, в результате чего основные жилки (Sc, R, M, CuA и CuP) располагаются достаточно «рыхло», на значительном расстоянии друг от друга (рис. 2, в, е). В пределах Mylacridina признак наиболее выражен у тараканов с хорошо развитыми и очевидно функциональными органами полета (Archimylacrididae, Spiloblattinidae). У тараканов с укороченными надкрыльями (многие Mylacrididae) этот признак менее выражен. Второй тип жилкования характерен для представителей Caloblattinidae, Mesoblattinidae, Raphidiomimidae, Blattu-

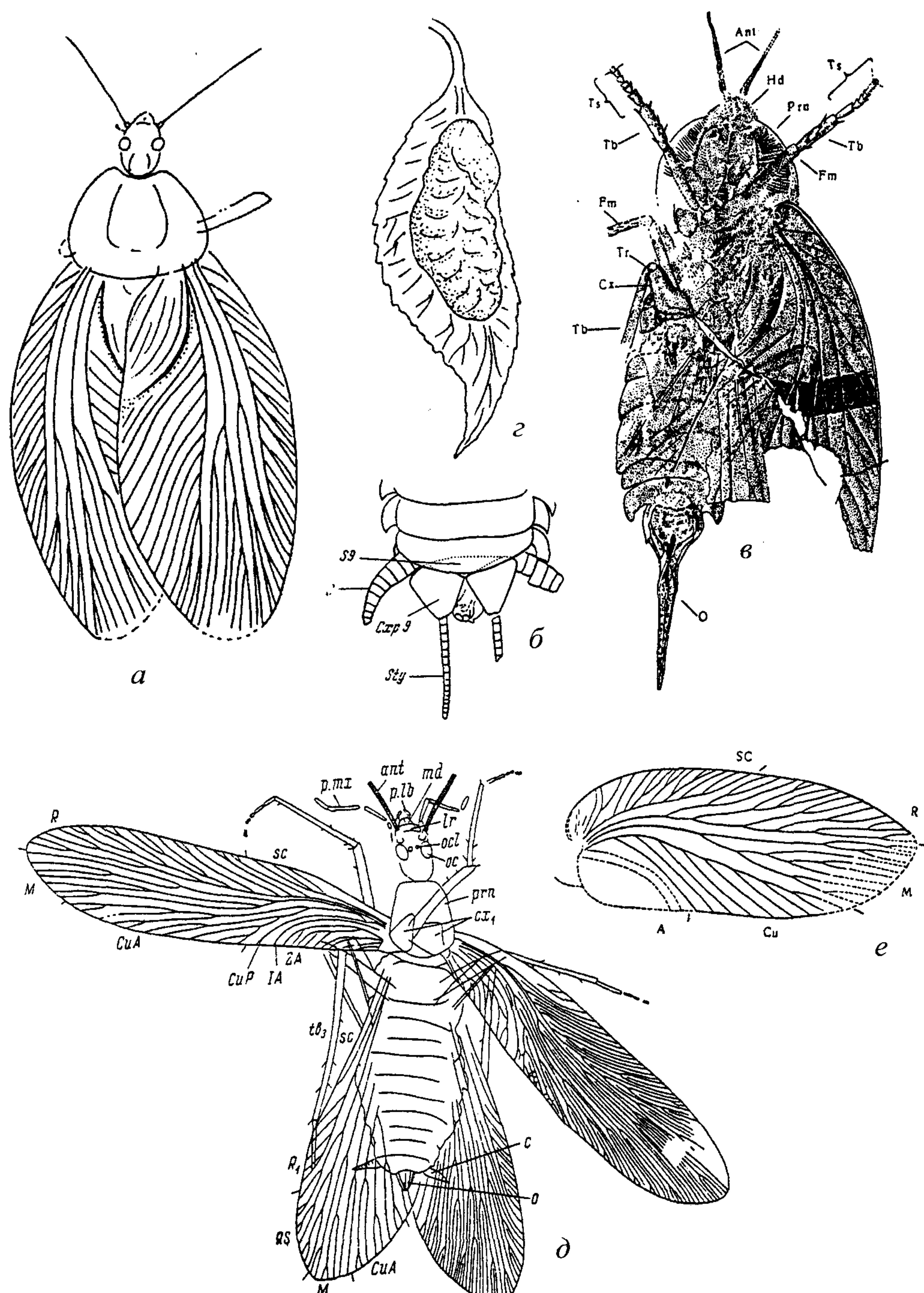


Рис. 2. Представители эоблаттид (Eoblattida) (а) и таракановых (Dictyoptera) (б–е): а – *Antracoblattina* sp., схематично; б – *Rhipidoblattina karatavica* Vishniakova, вершина брюшка снизу; в – *Kunguroblattina microdictya* Becker-Migdisova and Vishniakova; г – гипотетическая примитивная оотека; д – *Raphidiomima cognata* Vishniakova; е – *Phyloblatta distincta* Martynov, надкрылье (а, г – по Gorochov, 2001; б – по Вишнякова, 1971; в, е – по Беккер-Мигдисова, 1962; д – по Вишнякова, 1973).

lidae, Latiblattidae и большинства современных тараканов, преимущественно средних и крупных размеров. В этом случае надкрылье имеет одно ребро жесткости за счет сближения, а часто и слияния, основных жилок надкрылья (Sc,

R, M, CuA и CuP) (рис. 2, д). Это ребро жесткости проходит приблизительно по середине или несколько сдвинуто к переднему краю надкрылья. Второй тип жилкования, по-видимому, может считаться исходным для recentных тарака-

нов, а уклонения от него обычно связаны с уменьшением размеров насекомого или ослаблением летной функции надкрыльй. Богомолы и, вероятно, термиты также имеют второй тип жилкования, у них ребро жесткости смешено к переднему краю надкрылья, что, очевидно, связано сужением надкрылий и костализацией жилкования.

Вопрос о разграничении подотрядов *Mylacridina* и *Blattina* чрезвычайно сложен, поскольку, во-первых, процесс укорочения яйцеклада милакридин мог происходить независимо в разных группах, во-вторых, специфика палеонтологического материала часто не позволяет высказать гипотезу об особенностях яйцекладки той или иной группы. Разделение же подотрядов на основании типов жилкования надкрылий требует дополнительных исследований по уточнению распределения признаков по различным таксонам.

На основании строения яйцеклада подотряд *Blattina* может быть разделен на два инфраотряда (или надсемейства): *Raphidiomimidea* и *Blattidea* (рис. 1). Представители первого из них имели укороченный наружный яйцеклад, что позволяло им иметь лишь примитивную оотеку, формируемую за пределами генитальной полости самки, и, по крайней мере, у части таксонов, возможно, сохранились разделенные гонококситы самца. У представителей *Blattidea* яйцеклад превратился во внутренний орган, что сопровождалось разрастанием седьмого стернита брюшка самки (генитальной пластинки) в связи с появлением крупной генитальной полости для оотеки нового типа, формируемой внутри этой полости; гонококситы самца слились с его девятым стернитом, образуя гипандрий.

Инфраотряд *Raphidiomimidea* является парафилетическим по отношению к *Blattidea*, а также богомолам и термитам (рис. 1). Собственно *Raphidiomimidae* были очень специализированными хищными и фитофильными формами (рис. 2, д),

известными из верхней юры и мела (Вишнякова, 1973; Grimaldi, Ross, 2004). Столь высокий уровень специализации делает маловероятным происхождение блаттидных тараканов и термитов непосредственно от *Raphidiomimidae*.

Современные богомолы (подотряд *Mantina*) сохраняют такие признаки *Raphidiomimidea*, как сильно укороченный, но обычно наружный яйцеклад и, вероятно, формирование оотеки вне организма самки. Эволюция защитных образований яйцекладки в этой группе пошла по пути образования оболочки из выделений придаточных желез. Впрочем, в ряде групп богомолов встречаются и оотеки более простого строения (Линдт, 1953; Shelford, 1909). В настоящее время нет достаточных данных о распределении различных типов оотек в различных таксонах богомолов, оотеки нетипичного строения отмечены у представителей различных семейств. Филогенетическое значение различных типов оотек также остается неизвестным. Присутствие у богомолов медиального глазка, при том, что он отсутствует у всех известных представителей *Mylacridina* и *Blattina*, может объясняться атавистической рекапитуляцией (Gorochov, 2001). В остальном богомолы могут трактоваться как исходно фитофильная, перешедшая к хищничеству группа тараканов. Их происхождение может датироваться второй половиной мезозоя (Vrsansky, 2002).

Термиты (подотряд *Termitina*) перешли к облигатно социальному образу жизни, при этом важную роль в их эволюции играл педоморфоз (Nalepa, Bandi 2000), в связи с чем они сохранили, по сравнению с богомолами, меньше общих морфологических черт с их предками. Упрощенная оотека сохраняется только у единственного современного представителя наиболее примитивного семейства *Mastotermitidae* и гомологична таковой *Blattina* (Nalepa, Lenz, 2000; Deitz et al., 2003). Происхождение термитов может датироваться второй половиной мезозоя.

Синапоморфией инфраотряда Blattoidea и подотряда Termitina является характерное строение оотеки (рис. 1). Оотека исходно представляет двурядный пакет яиц, покрытый склеротизованной оболочкой, образованной секретом придаточных желез. По дорсальной части этой оболочки проходит более или менее выраженный киль, несущий воздухоносные полости (Roth, 1968b, 1971). Формируется оотека в генитальной полости самки и некоторое время остается прикрепленной к ней.

В качестве гипотезы, объясняющей причины появления оотеки блаттидно-термитинного типа, можно было бы предложить переход непосредственного предка от фитофилии к геофилии. В этом случае открыто расположенная оотека «богомольного» типа могла бы оказаться более уязвимой, чем более компактная «блаттидная». Можно отметить, что некоторые современные богомолы с «припочвенной» оотекой закапывают ее, а не оставляют на поверхности почвы (Линдт, 1975).

Появление оотеки современного типа открыло перед тараканами особый эволюционный путь к усилению интеграции между развивающимся эмбрионом и организмом самки, вплоть до живорождения и вторичного исчезновения оотеки. Подобное усиление интеграции является одной из основных эволюционных тенденций Blattoidea (Roth, 1970).

Можно предположить, что наиболее примитивные оотеки были небольшими (относительно размеров самки), сбрасывались самкой относительно быстро, и яйца долго развивались в окружающей среде, подобно многим современным Blattidae. Возможна маскировка оотек, приклеивание их к субстрату с помощью выделений придаточных желез или простое разбрасывание их по субстрату (все эти варианты встречаются у современных тараканов). Первично период ношения оотеки самкой ограничивался временем, необходимым для ее окончательного формирования. У более продвинутых форм

этот период увеличивался, что давало очевидное преимущество – к уже имеющейся пассивной защите оотеки (склеротизованная оболочка и маскировка) добавлялась активная (избегание самкой опасностей и неблагоприятных условий).

Однако склеротизованная оотека заметно уменьшала мобильность самки, что особенно чувствительно при обитании в подстилке. Ситуация усугубляется тем, что яйца тараканов (как и большинства Polyneoptera) удлинены и их длинная ось при формировании оотеки направлена вертикально. Тараканы же – дорсовентрально уплощенные насекомые, таким образом, прикрепленная оотека существенно ограничивала возможность самки перемещаться в субстрате, особенно при уменьшении размеров насекомого. Возможными решениями данной проблемы могут быть: уменьшение размеров оотеки или ее поворот на 90° (последний вариант позволял, по крайней мере, уменьшить высоту насекомого с оотекой).

Поворот оотеки на 90° после ее формирования независимо происходил по меньшей мере в двух филогенетических ветвях (Roth, 1967, 1970): коридиидной (Corydiidae) и блателлидно-блаберидной (Blaberidae и некоторые Blattellidae). Для коридиид характерно наличие терминального выроста оотеки, служащего для ее фиксации парапроктами (Roth, 1968b).

Второй случай поворота оотеки на 90° появился внутри семейства Blattellidae (подсемейство Blattellinae). Фиксация оотеки в этом случае осуществляется непосредственно краями генитальной полости, при этом склеротизация оотеки заметно ослабляется и появляется физиологическая связь между ней и организмом самки: в оотеку может поступать вода (Roth, 1968a, 1970). В некоторых случаях самка вынашивает оотеку практически все время эмбрионального развития: личинки вылупляются вскоре после ее сбрасывания.

Если у большинства представителей семейства Blattellidae оотека вынашивается

хотя бы частично вне организма самки, то у представителей семейства Blaberidae осуществляется переход к внутренней инкубации оотеки. Случай внутренней инкубации оотек отмечены для некоторых блателлид (Roth, 1982, 1995, 1997). В некоторых случаях, по-видимому, речь идет о независимом возникновении внутренней инкубации. Так, для *Pseudobalta* (*Pseudophyllodromiinae*) отмечено внутреннее вынашивание оотеки без ротации, при этом высота оотеки уменьшается (Roth, 1997). В случае внутренней инкубации оотека вынашивается в выводковой сумке, являющейся мембранным втячиванием генитальной полости самки. После формирования и, как правило, поворота на 90° оотека втягивается в сумку, где и вынашивается все время эмбрионального развития. В этом случае склеротизация ее покровов ослаблена и через них осуществляется, как минимум, транспорт воды (Roth, 1968а, 1970). В двух подсемействах блаберид независимо происходит переход к истинному живорождению – у *Diplopterinae* (Roth, 1970) и некоторых *Panesthiinae* (Rugg, Rose, 1984а, б) оотека может резорбироваться и, кроме того, развивающийся эмбрион снабжается питательными веществами непосредственно из организма самки.

Переход к внутренней инкубации оотеки позволил увеличить ее размеры. Относительные размеры (по отношению к размерам самки) и, соответственно, количество яиц внутренне вынашиваемой оотеки обычно больше, чем наружной. Кроме того, внутренне вынашиваемая оотека стала недоступной для яйцеедов.

Таким образом, все современные тараканы и термиты представляют собой голофилетическую группу; синапоморфией этих насекомых является наличие оотеки характерного строения, формируемой в генитальной полости самки; такая оотека, вероятно, появилась в позднем мезозое.

Для современных тараканов и богомолов может быть выделено три типа

строения наружных гениталий^{*} самцов (все изученные термиты имеют редуцированные гениталии самцов).

В первом случае присутствует крупная центральная фалломера, почти неподвижно с ней соединенная левая и подвижная в вертикальной плоскости правая фалломеры. Во втором случае все фалломеры подвижны относительно друг друга, левая и правая фалломеры образуют нечто вроде боковых ветвей клещей, подвижных в горизонтальной плоскости, а центральная фалломера присутствует в виде более или менее развитой склеротизованной пластиинки. В третьем случае центральная фалломера редуцируется, а левая и правая распадаются на ряд комплексов склеритов, залегающих в сочленовной мемbrane.

Первый тип строения характерен для богомолов и, возможно, сохраняется у представителей семейства *Cryptocercidae*. Второй тип встречается у блаттид и коридиид, возможно, являясь синапоморфией всех современных тараканов, за исключением криптоцерцид. Третий тип характерен для блателлидно-блаберидной филогенетической ветви.

Современные тараканы уже традиционно разделяются на две группы (обычно в ранге надсемейств): блаттоидную и блабероидную (McKittrick, 1964; Roth, 1970). К первой группе относят семейства, у которых ротация оотеки отсутствует и она сохраняет исходное (вертикальное) положение. Ко второй группе относят блателлидно-блаберидную ветвь и коридиид на основании ротации оотеки. Однако отнесение коридиид ко второй группе, по-видимому, было основано на ошибке – анаплектиды, трактовавшиеся как промежуточное звено между коридиидами и блателлидами (McKittrick, 1964), оказались полифилетическим таксоном и часть их является вполне типичными блателлидами (Roth, 1996).

Выявление родственных отношений семейства *Cryptocercidae* затруднено крайней специализацией группы. Сближение

криптоцерцид с блаттидами (McKittrick, 1964) в значительной степени основано на плезиоморфиях или признаках неясного филогенетического значения. Включение их в Corydiidae (Grandcolas, 1996) также небесспорно, поскольку основано на отдельных весьма лабильных признаках гениталий самцов. В работе Л. Дейтца и соавторов (Deitz et al., 2003) обосновывается гипотеза о том, что криптоцерциды являются сестринской группой по отношению к термитам и противостоят прочим современным тараканам. Близость криптоцерцид и термитов также подтверждается некоторыми молекулярными исследованиями (Lo et al., 2000, 2003). Криптоцерциды, вероятно, являются самостоятельной эволюционной ветвью, отделившейся от прочих тараканов на раннем этапе их эволюции.

В группе, состоящей из Blattidae и близких семейств (возможно, подсемейств) Anaplectidae и Nocticolidae, сохраняется примитивная оотека, сравнительно небольшая и быстро сбрасываемая; ротация этой оотеки не происходит. Возможная синапоморфия группы – присутствие створок, поддерживающих оотеку, на седьмом стерните самки.

Семейство Corydiidae (=Polyphagidae) характеризуется, вероятно, независимым появлением ротации оотеки и ее

свообразным строением (Roth, 1968b, 1971). Видимо, коридииды представляют самостоятельную филогенетическую ветвь. Необходимо отметить гетерогенность и недостаточную изученность семейства.

Семейство Blattellidae является обширной и гетерогенной группой, характеризующейся третьим типом строения гениталий самцов. Ротация оотеки происходит уже в пределах семейства. Блателлиды являются парафилетической группой по отношению к блаберида姆. Внутреннее вынашивание оотеки самкой в выводковой сумке весь период, необходимый для развития яиц, независимо возникает в разных группах блаттеллид и характеризует всех блаберид. Последние представляют собой голофилетическую и наиболее специализированную группу современных тараканов, в пределах которой тенденция к усилению интеграции между развивающимся эмбрионом и организмом самки максимально выражена: в двух группах (Diplopterinae и Panesthiinae) независимо появляется живорождение.

Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Формирование современной фауны насекомых в контексте эволюции биосфера» и грантом РФФИ № 04-04-48189.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беккер-Мигдисова Е.Э.* Отряд Blattodea. Тараканы // Основы палеонтологии / Ред. Б.Б. Родендорф. М., Изд-во АН СССР, 1962. С. 88–111.
- Вишнякова В.Н.* Строение придатков брюшка мезозойских тараканов (Insecta: Blattodea) // Современные проблемы палеонтологии / Ред. Д.В. Обручев, В.Н. Шиманский. М.: Наука, 1971. С. 174–186.
- Вишнякова В.Н.* Новые тараканы (Insecta: Blattodea) из верхнеюрских отложений хребта Карагатай // Доклады на 24 ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского. Вопросы палеонтологии насекомых. М.: Наука, 1973. С. 64–77.
- Линдт И.И.* К познанию фауны богомолов (Mantodea) Таджикистана, с описанием нового вида // Энтомол. обозрн. 1953. Т. 33. С. 273–280.
- Линдт И.И. О яйцекладке Rivetina crassa Mistshenko (Mantodea, Mantidae) в Таджикистане // Энтомология Таджикистана. Душанбе, 1975. С. 67–74.*
- Deitz L.L., Nalepa C., Klass K.-D.* Phylogeny of the Dictyoptera Re-examined (Insecta) // Entomol. Abh. 2003. V. 61. № 1. P. 69–91.
- Gorochov A.V.* On the higher classification of the Polyneoptera (short course) // Acta Geol. Leopoldensia. 2001. V. 24. № 52/53. P. 11–56.
- Grandcolas P.* The phylogeny of cockroach families: a cladistic appraisal of morpho-anatomical data // Canad. J. Zool. 1996. V. 74. P. 508–527.
- Grimaldi D.A., Ross A.J.* Raphidiomimula, an enigmatic new cockroach in Cretaceous amber from Myanmar (Burma) (Insecta: Blattodea: Raphidiomimidae) // J. Systemat. Palaeontol. 2004. V. 2. № 2. P. 101–104.

- Lo N., Tokuda G., Watanabe H. et al. Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches // Current Biol. 2000. V. 10. № 13. P. 801–804.
- Lo N., Bandi C., Watanabe H. et al. Evidence for cocladogenesis between diverse dictyopteran lineages and their intracellular endosymbionts // Mol. Biol. Evol. 2003. V. 20. № 6. P. 907–913.
- McKittrick F.A. Evolutionary studies of cockroaches// Mem. Cornell Univ. Agricultur. Exp. Station. 1964. № 389. P. 1–197.
- Nalepa C., Bandi C. Characterizing the ancestors: paedomorphosis and termite evolution // Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology. / Eds. T. Abe et al. Kluwer Acad. Publ., 2000. P. 53–75.
- Nalepa C., Lenz M. The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cockroach ootheca // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 2000. V. 267. P. 1809–1813.
- Roth L.M. The evolutionary significance of rotation of the ootheca in the Blattaria // Psyche. 1967. V. 74. № 2. P. 85–103.
- Roth L.M. Oviposition behavior and water changes in the oothecae of *Lophoblatta brevis* (Blattaria: Blattellidae: Plectopterinae) // Psyche. 1968a. V. 75. № 2. P. 99–106.
- Roth L.M. Oothecae of the Blattaria // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1968b. V. 61. № 1–2. P. 83–111.
- Roth L.M. Evolution and taxonomic significance of reproduction in Blattaria // Ann. Rev. Entomol. 1970. V. 15. P. 75–96.
- Roth L.M. Additions to the oothecae, uricose glands, ovarioles, and tergal glands of Blattaria// Ann. Entomol. Soc. Amer. 1971. V. 64. № 1. P. 127–141.
- Roth L.M. Ooviviparity in the blattellid cockroach, *Symploce bimaculata* (Gerstaecker) (Dictyoptera: Blattaria: Blattellidae) // Proc. Entomol. Soc. Washington. 1982. V. 84. № 2. P. 277–280.
- Roth L.M. *Pseudoanaplectinia yumotoi*, a new ovo-viviparous myrmecophilous cockroach genus and species from Sarawak (Blattaria: Blattellidae; Blattellinae) // Psyche. 1995. V. 102. № 1–2. P. 79–87.
- Roth L.M. The cockroach genera Anaplecta, Anaplectoidea, and Malaccina (Blattaria, Blattellidae: Anaplectinae and Blattellinae) // Orient. Insects. 1996. V. 30. P. 301–372.
- Roth L.M. *Pseudobalta*, a new Australian ovoviparous cockroach genus (Dictyoptera: Blattaria: Blattellidae: Pseudophyllodromiinae) // Austral. J. Entomol. 1997. V. 36. P. 101–108.
- Roth L.M. Systematics and phylogeny of cockroaches (Dictyoptera: Blattaria) // Orient. Insects. 2003. V. 37. P. 1–186.
- Rugg D., Rose H.A. Reproductive biology of some Australian cockroaches (Blattodea: Blaberidae) // J. Austral. Entomol. Soc. 1984a. V. 23. P. 113–117.
- Rugg D., Rose H.A. The taxonomic significance of reproductive behaviour in some Australian cockroaches (Blattodea: Blaberidae) // J. Austral. Entomol. Soc. 1984b. V. 23. P. 118.
- Shelford R. Two remarkable forms of mantid oothecae // Trans. Entomol. Soc. London. 1909. Pt 4. P. 509–514.
- Vickery V.R., Kevan D.K. A monograph of the orthopteroid insects of Canada and adjacent regions // Mem. Lyman Entomol. Museum and Res. Lab. 1983. № 13. V. 1. Pt 1. P. 1–679.
- Vrsansky P. Origin and the early evolution of mantises // AMBA Proj. 2002. V. 6. № 1. P. 1–16.
- Vrsansky P., Vishniakova V.N., Rasnitsyn A.P. Order Blattida Latreille, 1810. The cockroaches (=Blattodea Brunner von Wattenwyl, 1882) // History of insects / Eds. A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 263–270.

On the supposed evolutionary scenario of the higher dictyopteran taxa origin (Dictyoptera)

L.N. Anisyutkin, A.V. Gorochov

The hypothetical evolutionary scenario, evolutionary trends and phylogenetical relationships between the dictyopteran higher taxa are examined. The order Dictyoptera are considered consisting of four suborders: extinct Mylacridina, mantises (Mantina), termites (Termitina) and cockroaches *sensu stricto* (Blattina). Palaeozoic-Mesozoic suborder Mylacridina are paraphyletic with regard to other suborders. Suborder Blattina is divided into two infraorders: Rhaphidiomimidea and Blattidea. The Rhaphidiomimidea are characterized by presence of primitive ootheca, similar to that of modern mantises. This infraorder is paraphyletic with regard to infraorder Blattidea, mantises and termites. The synapomorphy of infraorder Blattidea and suborder Termitina is a presence of ootheca of modern type.