

**EL ORIGEN DE LA DIVERSIDAD EN LAS CUCARACHAS:  
PERSPECTIVA FILOGENÉTICA DE SU GREGARISMO,  
REPRODUCCIÓN, COMUNICACIÓN Y ECOLOGÍA**

Philippe Grandcolas

ESA 8043 CNRS, Laboratoire d'Entomologie  
Muséum national d'Histoire naturelle  
45, rue Buffon, 75005 Paris, FRANCE  
pg@mnhn.fr

**Resumen**

Las cucarachas, desgraciadamente, se suelen caracterizar en base de clichés. Según estos, serían un grupo muy antiguo que habría evolucionado lentamente y conservaría una morfología generalizada junto con patrones de conducta social primitivos. Además, se dice que las especies domésticas son representativas de todo el grupo. Esto son falacias. Primero, no hay pruebas sólidas para una datación paleozoica. Segundo, las cucarachas han experimentado radiaciones que han dado lugar a patrones de conducta rápidamente divergentes. En tercer lugar, son muy diversas, y esto hace difícil deducir ciertos caracteres de sus formas ancestrales, especialmente en cuanto a conducta. Las especies domésticas son muy peculiares en muchas características, si se las compara con las especies salvajes. Las últimas hipótesis filogenéticas, en las que se han suprimido las ideas de parafilía, permiten deducir determinadas historias evolutivas en los patrones de conducta reproductores y sociales. Los aspectos más innovadores están relacionados con la existencia de hipotéticas regresiones evolutivas en patrones de comportamiento social y con convergencias y atajos evolutivos en la conducta reproductora.

**Palabras clave:** Cucaracha, Filogenia, Hábitat, Gregarismo, Conducta subsocial, Reproducción.

**The origin of diversity in cockroaches: a phylogenetic perspective of sociality, reproduction, communication and ecology**

**Abstract**

Cockroaches are unfortunately often characterised with recurrent received ideas. In this way, cockroaches are assumed to be a very ancient group, having evolved slowly, and keeping a generalized morphology as well as some primitive social behaviours. In addition, domestic species are thought to be representative of the whole group. These ideas are totally fallacious. First, there is not good evidence for palaeozoic datations. Second, cockroaches have produced radiations with rapidly diverging behaviours. Third, they are quite diverse and this is still difficult to infer some characters (especially behavioral) of their ancestor. Domestic species are very particular with respect to many attributes, in comparison with feral species. Recent phylogenetic hypotheses, from which paraphyletic notions have been removed, allow to infer evolutionary histories of reproductive and social behaviours. The most provocative issues deal with the inferred occurrence of both evolutionary reversals in social behaviours and evolutionary convergences and shortcuts in reproductive behaviour.

**Key words:** Cockroach, Phylogeny, Habitat, Gregarism, Subsocial behaviour, Reproduction.

**INTRODUCCIÓN**

Las cucarachas normalmente se caracterizan sobre la base de estudios que se ocupan de unas cuantas especies domésticas o modelos de laboratorio cuyos atributos se piensa que resultan representativos de todo el orden. También se considera que las cucarachas han conservado rasgos "primitivos" y/o generalizados, y su origen se retrotrae, generalmente, al Paleozoico (Cornwell, 1968; Guthrie & Tindall, 1968; Rust & Owens, 1995).

Desgraciadamente, el cuadro general es parcial y engañoso (Grandcolas, 1996a, 1998a). Las cucarachas domésticas o de laboratorio no son más que unas pocas decenas de especies pertenecientes a cuatro de las seis familias. Resultan poco diversas si se las compara con las

cuatro mil especies descritas (Princis, 1971). Las especies antropófilas y los "ratones de laboratorio" no pueden tomarse como muestra representativa de la diversidad de las cucarachas (Grandcolas, 1998a), habida cuenta de que no se conoce su comportamiento en un contexto natural (Roth & Willis, 1960; Schal et al., 1984).

La datación paleozoica del origen de las cucarachas está, igualmente, por establecer. Esta datación se basa en las llamadas "cucarachas con ovopositores", que son fósiles extraordinariamente abundantes de este periodo (e.g., Roth, 1970, 1989). Lamentablemente, estos fósiles no están suficientemente verificados, dado que su única característica evidente, el ovopositor externo, no es una sinapomorfía de las

## Blaberidae

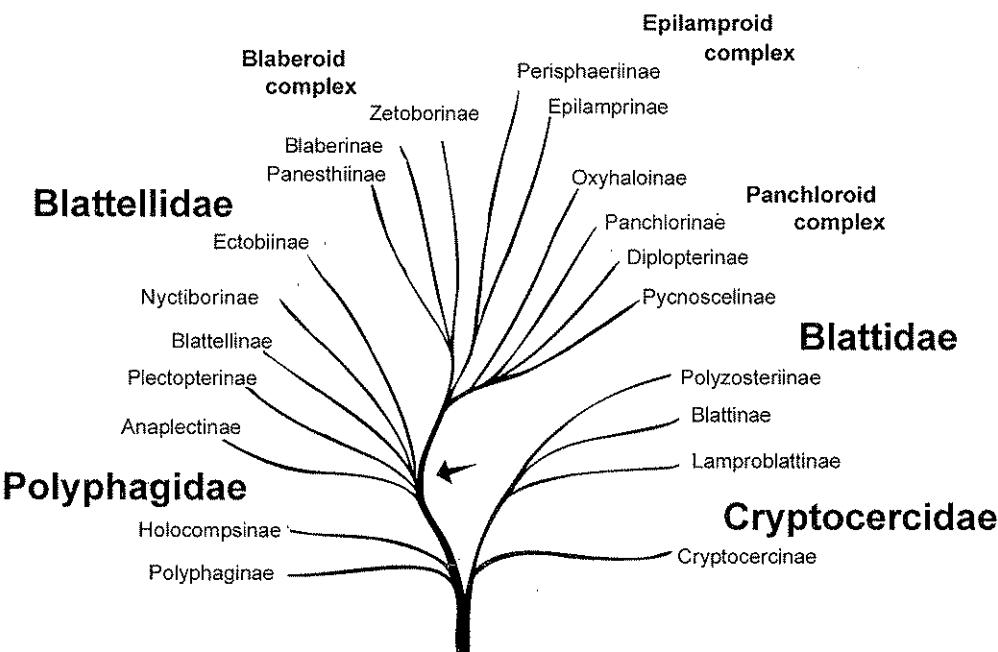


Fig. 1.- El árbol evolutivo de las cucarachas de McKittrick (1964) (adaptado de su figura 1). Este árbol no era auténticamente filogenético, y no puede deducirse de los datos de dicha autora. Como indica la flecha (la flecha es nuestra), los Blattellidae aparecen como parafiléticos según el orden de radiación de las subfamilias en relación con la familia de los Blaberidae.

Fig. 1.- McKittrick's (1964) evolutionary tree of cockroaches (adapted from her figure 1). This tree was not genuinely phylogenetic and cannot be retrieved from her data. As pointed by the arrow (indication mine), the family Blattellidae appeared paraphyletic according to the branching order of subfamilies relative to the family Blaberidae.

cucarachas *sensu stricto* o Dictyoptera *sensu lato* (Hennig, 1981; Grandcolas, 1996a). Con los conocimientos disponibles actualmente, las "cucarachas con ovopositores" no deben ser consideradas más que como simples parientes extinguidos, y peculiares, de los Dictyoptera o de los Orthoptera, en lugar de parientes cercanos de las cucarachas. De todas formas, los fósiles comprobados de cucarachas más antiguos se remontan sólo al Mesozoico, que es una fecha de origen muy común para un gran grupo de insectos.

Este rápido repaso pone de manifiesto que verdaderamente se sabe poco de las cucarachas. Salvo por su conducta reproductora, que conocemos ampliamente por los estudios clásicos de L.M. Roth (Roth, 1970, 1989, y muchas otras referencias ahí señaladas), es muy difícil generalizar cualquier descubrimiento a todo el grupo (Grandcolas, 1996a). En primer lugar examino las relaciones filogenéticas entre las familias de las cucarachas para ofrecer un marco que permita comprender la diversidad del grupo. Luego describo la diversidad de estructuras y patrones de conducta de las cucarachas, insistiendo en el uso del análisis filogenético para calcular el momento al que se remonta esta diversidad. Por último, destaco algunas líneas de investigación prometedoras.

### RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LAS FAMILIAS DE LAS CUCARACHAS: MARCO GENERAL DE LA DIVERSIDAD DEL GRUPO

#### A la busca del árbol filogenético

El estudio evolucionista de McKittrick (1964) ha cambiado la mayoría de los conceptos de los taxones superiores y sus relaciones, si se compara con los sistemas precedentes (e.g., Brunner von Wattenwyl, 1865; Princis, 1960). Al ser el primer

estudio global que combinaba anatomía y morfología (y, de forma experimental, la conducta), mejoraba considerablemente el nivel de nuestros conocimientos sobre las cucarachas.

Siguiendo este estudio, la mayoría de los autores reconocían cinco familias (Fig.1). Sólo la familia Cryptocercidae era pequeña y monogenérica, mientras que las demás eran grupos grandes y de distribución mundial. En cuanto al género *Cryptocercus* Scudder, 1862, McKittrick (1964) seguía en líneas generales la opinión actual de que es "relicto" y "primitivo". Según Cleveland et al. (1934) y Grassé & Noirot (1959), este género sería una especie de "eslabón perdido" entre las cucarachas y las termitas, porque alberga una fauna intestinal de Protista y es xilófago como las llamadas termitas "inferiores". El análisis de McKittrick (1964) se vio apoyado por los estudios de Roth (1970) sobre la reproducción, que básicamente establecía que las familias de McKittrick parecían homogéneas en lo que respecta a estrategias reproductoras.

Recientemente he presentado una evaluación cladística de datos morfo-anatómicos con vistas a comprobar la hipótesis filogenética y evolutiva de McKittrick (1964), revisando los caracteres de esta autora y añadiendo muchos otros (Grandcolas, 1996a). Esta evaluación confirma la mayor parte de los conceptos de familias de McKittrick (1964), a pesar de que no pueden demostrarse sólo con los datos que ella presentaba (Fig.2).

En mi estudio se introducían dos novedades sistemáticas principales (Grandcolas, 1996a). Primeramente, la familia Polyphagidae es parafilética y el género *Cryptocercus* Scudder, 1862 (previamente en Cryptocercidae) debería incluirse en la familia (Grandcolas & Deleporte, 1992; Grandcolas, 1994a). En segundo lugar, la familia Blattellidae sensu McKittrick (1964) es parafilética (un dato que ya aparecía en el árbol genealógico dibujado a mano por la autora, ver Fig.1)

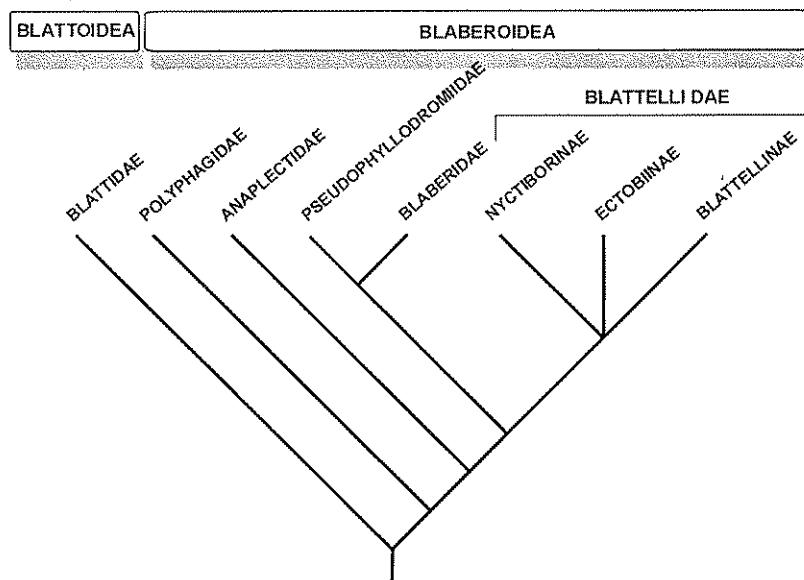


Fig. 2- El árbol filogenético presentado por Grandcolas (1996a), basado en el examen de 72 caracteres morfológicos en 221 géneros ( $CI = 0'81$ ,  $RI = 0'88$  sin autapomorfias). Las relaciones entre las subfamilias de los Blattellidae no están definidas. El nombre Pseudophyllodromiidae ha sustituido a Plectopterinae, nombre usado por McKittrick (1964) (ver Grandcolas, 1996a, para las explicaciones). La lista de subfamilias válidas de cada familia aparece en el texto.

Fig. 2- The phylogenetic tree presented in Grandcolas (1996a), based on the examination of 72 morphological characters in 221 genera ( $CI = 0.81$ ,  $RI = 0.88$  without autapomorphies). The relationships between the Blattellidae subfamilies are not resolved. The name Pseudophyllodromiidae replaced the name Plectopterinae used by McKittrick (1964) (see Grandcolas, 1996a for further explanation). See the text for the list of valid subfamilies in each family.

y debe dividirse en varias familias, una de ellas, los Pseudophyllodromiidae, más relacionada con los Blaberidae que con los demás blatélidos. A propósito, la monofilia de las cucarachas también se revisa en Grandcolas (1996a), que enumera cinco estados de carácter que definen el grupo frente a mántidos y termitas: 1, cabeza opistognata; 2, deposición de la ooteca con posterioridad a su esclerotización; 3, sección trasversal de los paraproctos en forma de "V"; 4, proventrículo de simetría bilateral; 5, tergos VIII y IX acortados (remito al lector a ese trabajo para los detalles de los caracteres y de sus orígenes).

Al mismo tiempo, varios estudios moleculares han revelado nuevos datos filogenéticos. Gädé et al. (1997) han estudiado los péptidos trehalosémicos de los *corpora cardiaca* de diversas cucarachas, mántidos y termitas. Estos pequeños péptidos han corroborado totalmente mi evaluación, que se basaba en la morfología, puesto que existen péptidos específicos de cada familia de cucarachas o grupo de familias; en especial, el péptido de *Cryptocercus* Scudder, 1862 es el mismo de los polífágidos.

Vawter (1991) y Kambhampati (1995, 1996) han elaborado árboles filogenéticos, basados en secuencias cortas de ARNr, que resultan incompatibles entre sí y con cualquier otra hipótesis emitida hasta la fecha, con lo que su validez se puede cuestionar seriamente. En concreto los resultados de Kambhampati (1996), referidos a todas las familias de cucarachas, no resisten la introducción de pequeños cambios en la secuenciación, el grupo de referencia y la muestra de taxones (Grandcolas & D'Haeze, en evaluación).

En estos momentos la hipótesis filogenética ilustrada en la Figura 2 es la más fiable (Grandcolas, 1996a, 1999a, b). Se está elaborando un análisis que combina todos los conjuntos de caracteres (Grandcolas et al., en preparación).

Esta hipótesis filogenética se puede usar para inferir la historia evolutiva de caracteres significativos en las cucarachas, en vista de que no son polimórficos en todas las familias (e.g., Grandcolas, 1996a, 1997a, 1998b).

## Una panorámica de las familias de cucarachas y sus características

Sólo se puede hacer aquí un repaso muy breve a la morfología de las seis familias de cucarachas, porque son grupos muy grandes, de cientos de especies, y demuestran una diversidad extrema. Además de los caracteres apomórficos que definen a estas familias cuyas definiciones y presencias pueden consultarse en Grandcolas (1996a), se incluyen algunos rasgos peculiares, aunque no necesariamente apomórficos, que describen estas familias con más precisión. En la siguiente sección, dedicada a hábitats y comportamiento, se pueden encontrar algunos ejemplos de taxones pertenecientes a cada familia. En cada familia se da el nombre de las subfamilias válidas, y se incluyen, como complemento, los estudios recientes, taxonómicos y/o filogenéticos, de utilidad. Se dedica un tratamiento más detallado a las subfamilias de los Blattellidae porque en McKittrick (1964) se les daba el mismo rango que a las familias Anaplectidae y Pseudophyllodromiidae.

### • Familia Blattidae

- Subfamilias reconocidas: Blattinae, Polyzosteriinae, Lamproblattinae, Tryonicinae (Grandcolas, 1997b), Macrocerinae (Roth, 1993, 1994).
- Caracteres conspicuos: Talla mediana, a menudo de color oscuro (aunque a veces de colores vivos); placa subgenital a menudo simétrica; frecuentemente con glándulas alomonales abdominales, tergales o esternales; no hacen girar las ootecas tras la extrusión.
- Apomorfias: esclerito genital masculino L1 pequeño y poco esclerotizado; R2 plegado y articulado; R3d ramificado; L2d y L2v largos y salientes; falómero ventral estrechado; pliegue en abanico de las alas posteriores situado más allá de los seis primeros *rami*, cuando está presente (polimorfo); seis grupos de tubos de Malpighi.

● **Familia Polyphagidae**

- Subfamilias reconocidas: Polyphaginae (Grandcolas, 1994a), Euthyrraphinae, Holocompsinae, Tiviinae, Latindiinae.
- Caracteres conspicuos: Talla mediana en los Polyphaginae, llegando a ser pequeña en las otras subfamilias; clípeo normalmente hinchado y plesiomórficamente dividido en post- y anteclípeo; plegado de las alas normalmente plesiomórfico (el *vannus* se pliega sobre los sectores anteriores); coloración a menudo marrón o amarillo-marrón; no hacen girar las ootecas tras la extrusión, o lo hacen de manera autapomórfica.
- Apomorfías: esclerito genital masculino R2 con dos tubérculos; L2v arqueado; L1 con bordes engrosados y vuelto hacia el orificio de eyaculación; apodema apical de L1 curvo; paraproctos con zona membranosa basal e interna, rectos; paraterguitos largos y estrechos; uno o dos grupos de tubos de Malpighi.

● **Familia Anaplectidae**

- Subfamilia reconocida: Anaplectinae (Roth, 1996).
- Caracteres conspicuos: talla pequeña; alas posteriores plegadas trasversalmente; contorno de cuerpo y alas generalmente en forma de gota, dándoles aspecto de escarabajo; no hacen girar las ootecas tras la extrusión.
- Apomorfías: sedas largas y rectas en el pronoto; apófisis fuerte y aguda en el arco anterior; alas posteriores con plegado trasverso (homoplásia con algunos Polyphagidae y Pseudophyllodromiidae); *vannus* con dos dicotomías sucesivas en el primer nervio.

● **Familia Pseudophyllodromiidae**

- Subfamilia reconocida: Pseudophyllodromiinae.
- Caracteres conspicuos: Talla mediana o pequeña; prácticamente indistinguibles de los Blattellinae a primera vista, y a menudo con forma blateloide (las más largas que el abdomen, cuerpo esbelto, patas y antenas largas, cabeza pequeña y triangular, etc); no hacen girar las ootecas tras la extrusión.
- Apomorfías: L3d en forma de anillo; R3v en herradura.

● **Familia Blaberidae**

- Subfamilias reconocidas: Blaberinae (Grandcolas, 1993a), Zetoborinae (Grandcolas, 1993a), Gyninae (Grandcolas, 1993a), Diplopterinae (Grandcolas, 1993a), Epilamprinae (Grandcolas, 1993b), Perisphaeriinae (Grandcolas, 1997e), Oxyhaloinae, Panesthiinae (Roth, 1977, 1979a, 1979b, 1982), Pycnoscelinae, Panchlorinae.
- Caracteres conspicuos: Talla de muy grande a pequeña (generalmente grande); gran diversidad de formas y colores; a menudo carecen de las plesiomorfías más llamativas (clípeo, plegado de las alas, etc) que se pueden observar a veces en otras familias (hecho que explica, probablemente, que muchos autores calificaran a esta familia como "evolucionada"); básicamente restringida a zonas tropicales; todas son ovovivíparas; hacen girar y reintroducen las ootecas en el saco de incubación.
- Apomorfías: tres grupos de tubos de Malpighi; saco incubador (homoplásia con algunos Blattellinae y Pseudophyllodromiinae); R3v pequeño; primer nervio del *vannus* con muchos *rami* basales; tráqueas muy desarrolladas y de forma vesicular.

● **Familia Blattellidae**

- Subfamilias reconocidas: ver detalles más abajo.
- Caracteres conspicuos: Talla de grande a pequeña; a menudo prácticamente indistinguibles de los Pseudophyllodromiidae a primera vista, con excepción de las hembras que ya han hecho girar sus ootecas; a menudo de forma blateloide (las más largas que el abdomen, cuerpo esbelto, patas y antenas largas, cabeza pequeña y triangular, etc).
- Apomorfías: la ranura del esclerito R2 está dirigida hacia delante.

○ **Subfamilia Blattellinae**

- Caracteres conspicuos: Talla mediana o pequeña.
- Distribución: mundial.
- Apomorfías: esclerito vestibular pequeño; laterosternitos IX estrechos en sección trasversal.

○ **Subfamilia Nyctiborinae**

- Caracteres conspicuos: Talla grande o mediana; a menudo de colores vivos; con pilosidad cuticular bien visible (sedas específicas, ver más abajo).
- Distribución: neotropical.
- Apomorfías: sedas deprimidas con estructura "de espina de arenque"; R2 con una rama lateral alargada unida a R3d (homoplásia con algunos Blattellinae); L1 en forma de gancho.

○ **Subfamilia Ectobiinae**

- Caracteres conspicuos: Talla pequeña.
- Distribución: paleártica, paleotropical y australiana, llegando a las zonas templadas.
- Apomorfías: L1 y R3v alargados; triángulo apical encorvado hacia arriba (homoplásia con algunos Blattellinae); un único *ramus*, distal y corto, en el primer nervio del *vannus*; pliegue en abanico pasados los dos primeros *rami* (polimorfo).

## DIVERSIDAD DE COMPORTAMIENTOS Y ECOLÓGICA

### Hábitats y comportamiento

Aunque sean especialmente abundantes y diversas en los trópicos, se pueden encontrar cucarachas de cada familia en cada bioma y hábitat desde las regiones templadas a las ecuatoriales, desde los desiertos a las selvas lluviosas tropicales, desde el subsuelo al dosel forestal (ver por ejemplo Roth & Willis [1960], Schal et al. [1984] y Grandcolas [1994b; 1994c, 1994d]). La mayoría de las especies son nocturnas, con la excepción de algunas especies que viven a nivel del suelo en bosques tropicales o en zonas templadas, según, respectivamente, Schal & Beli (1986) y Grandcolas (1994b), o Dreisig (1971).

En relación con su diversidad y riqueza, se han dado algunas estimaciones de la fauna amazónica de la Guayana Francesa. Un muestreo repetido con observación visual nocturna evidenció que más de 60 especies habitan el estrato inferior del bosque lluvioso (Fig. 3, sacada de Grandcolas, 1994c). La comunidad de cucarachas completa incluye muchas especies más (más de 200), que se pueden reunir en 11 agrupaciones diferentes, altamente especializadas (Tabla 1, sacada de Grandcolas, 1994b).

Presento a continuación seis ejemplos diversos de distintas zonas geográficas para insistir en la diversidad de hábitos y hábitats.

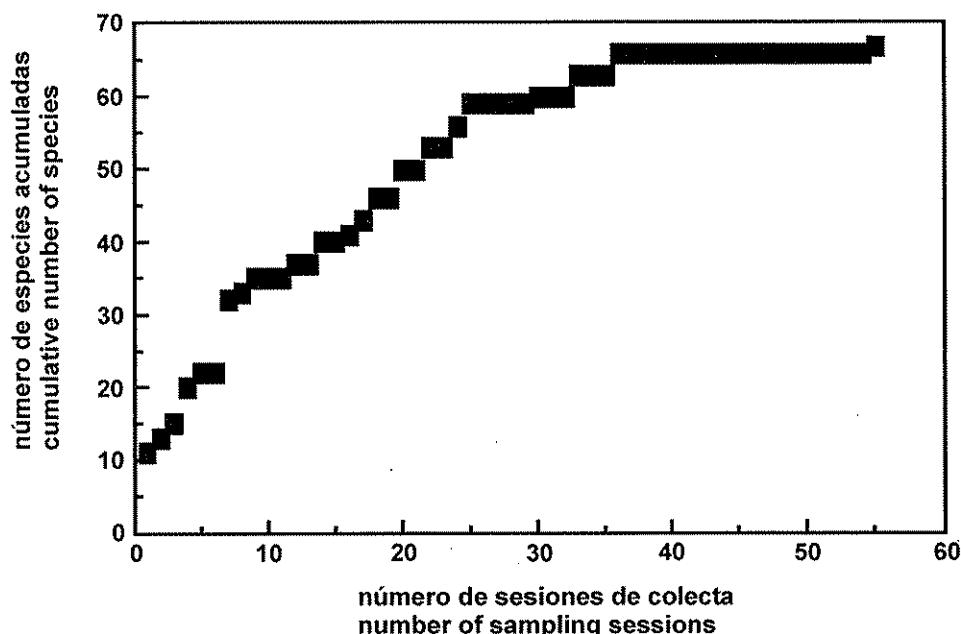


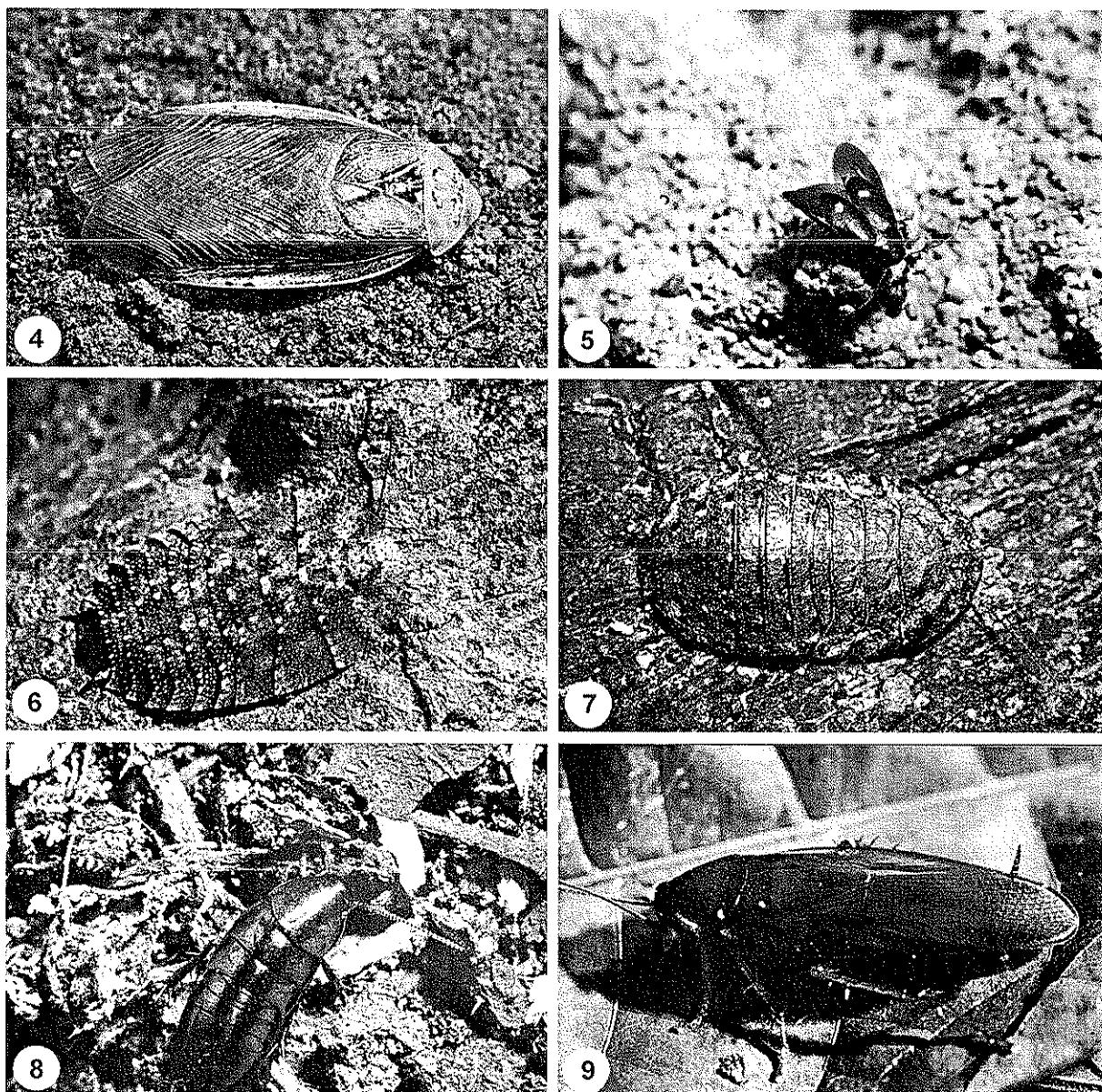
Fig. 3.- Aumento acumulativo en el número de especies de cucarachas en el subvuelo de la selva según el esfuerzo recolector (número de sesiones de recogida, cada una consistente en dos horas nocturnas de observación visual) en la pluviselva tropical de la Guayana Francesa (Grandcolas, 1994c). La localidad de muestreo es una zona de varias hectáreas de pluviselva intacta (8 km al NE de Saut Pararé, en el valle del río Arataye, afluente del río Approuagues). El número total de especies es 67.

Fig. 3.- Cumulative increase of the number of cockroach species in the forest understory according to the sampling effort (number of sampling sessions which are two hours of night visual observation) in the guianese tropical rainforest (Grandcolas, 1994c). The sampling location is an area of several hectares of undisturbed rainforest (8 km NE of Saut Pararé, on the river Arataye, a tributary of the river Approuagues). The total number of species is 67.

**Tabla 1**  
Agrupaciones ecológicas definidas por Grandcolas (1994b) en la fauna de cucarachas de la Guayana Francesa

**Table 1**  
Ecological guilds defined by Grandcolas (1994b) in the cockroach fauna of French Guiana

Estraminícolas terrestres nocturnas (STN); Straminicolous terrestrial nocturnal (STN):	se alimentan de noche y se refugian de día en hojas muertas del suelo. foraging nightly and refuging daily in dead leaves on the ground
Estraminícolas terrestres diurnas (STD); Straminicolous terrestrial diurnal (STD):	se alimentan de día y se refugian de noche en hojas muertas del suelo. foraging daily and refuging nightly in dead leaves on the ground
Estraminícolas humícolas (SH); Straminicolous humicolous (SH):	se alimentan y refugian en montones de humus. foraging and refuging in humus piles
Estraminícola corticícolas (SC); Straminicolous corticolous (SC):	se alimentan y refugian bajo la corteza suelta de árboles (vivos o muertos). foraging and refuging under loose bark of trees (dead or living)
Corticícolas (C); Corticolous (C):	se alimentan y refugian sobre el tronco de árboles que están en pie. foraging and refuging on the trunk of standing trees
Estraminícolas aéreas (SAE); Straminicolous aerial (SAE):	se alimentan de noche y se refugian de día en hojas muertas por encima del nivel del suelo y por debajo del nivel de las copas. foraging nightly and refuging daily in dead leaves above the ground level and below the canopy.
Estraminícolas arbóreas (SAR); Straminicolous arboreal (SAR):	se alimentan de noche y se refugian de día en hojas muertas del dosel forestal. foraging nightly and refuging daily in dead leaves in the canopy.
Palmícolas epítícolas (PE); Palmicolous epiphyticolous (PE):	se alimentan y refugian en humus asociado a palmeras y epífitas (principalmente bromeliáceas). foraging and refuging in dead litter associated with palms and epiphytes (mainly bromeliads)
Palmícolas arbóreas (PE); Palmicolous arboreal (PE):	en la base de la corona de las palmeras y en el dosel forestal. at the basis of the crown of palms and in the canopy.
Arbóreas (A); Arboreal (A):	viven sólo en las copas. living in the canopy only.
Cavícolas (C); Cavicolous (C):	viven en agujeros de árboles (ocasionalmente en cuevas con guano), al menos en el caso de las larvas. inhabiting treeholes (occasionally caves with guano) at least for larvae.



Figs. 4—9.—4, *Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936 (Polyphagidae, Polyphaginae). 5, *Euthyrrapha* sp. (Polyphagidae, Euthyrraphinae). 6, *Phortioeca nimbata* (Burmeister, 1838) (Blaberidae, Blaberinae). 7, *Deroptylma* sp. (Blaberidae, Perisphaeriinae). 8, *Lauraesilpha mearetoi* Grandcolas, 1997 (Blattidae, Tryonicinae). 9, *Xestoblatta cavicola* Grandcolas, 1992 (Blattellidae, Blattellinae).

Figs. 4—9.—4, *Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936 (Polyphagidae, Polyphaginae). 5, *Euthyrrapha* sp. (Polyphagidae, Euthyrraphinae). 6, *Phortioeca nimbata* (Burmeister, 1838) (Blaberidae, Blaberinae). 7, *Deroptylma* sp. (Blaberidae, Perisphaeriinae). 8, *Lauraesilpha mearetoi* Grandcolas, 1997 (Blattidae, Tryonicinae). 9, *Xestoblatta cavicola* Grandcolas, 1992 (Blattellidae, Blattellinae).

*Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936  
(Polyphagidae, Polyphaginae) (Fig. 4).

Esta especie de Arabia Saudita pertenece a un género bien distribuido por Oriente Medio y norte de África (Grandcolas, 1994d). En Arabia Saudita vive en desiertos a altitudes medias y hace sus madrigueras de forma gregaria en la arena, bajo matorrales de tipo almohadilla (Grandcolas, 1995). Esta especie es muy abundante, y las densidades de población llegan a 0,42 individuos por m<sup>2</sup>. Como algunas otras cucarachas polifágidas, tiene la capacidad de absorber vapor de agua directamente del aire, debido a un sofisticado aparato céfálico (O'Donnell, 1977; Grandcolas, 1994e), y se orienta en arena suelta mediante sus especializados receptores cerciales (Roth & Slifer, 1973; Hartman et al., 1987). Las

oothecas las deposita directamente en la arena, sin aplicar ningún tipo de recubrimiento o cola al sustrato.

*Euthyrrapha* spp.  
(Polyphagidae, Euthyrraphinae) (Fig. 5).

Las especies de este género africano habitan las partes viejas de los nidos de termitas de los bosques tropicales africanos. Los adultos y las larvas viven entre la tierra y los excrementos de las termitas en las galerías viejas. Nunca tienen contacto con las termitas y sólo utilizan las galerías como refugio y fuente de alimento. Estas costumbres son parecidas a las de los Holocompsinae, una subfamilia emparentada que vive en la zona neotropical. Como la mayoría de los polifágidos (excepto *Latindia*

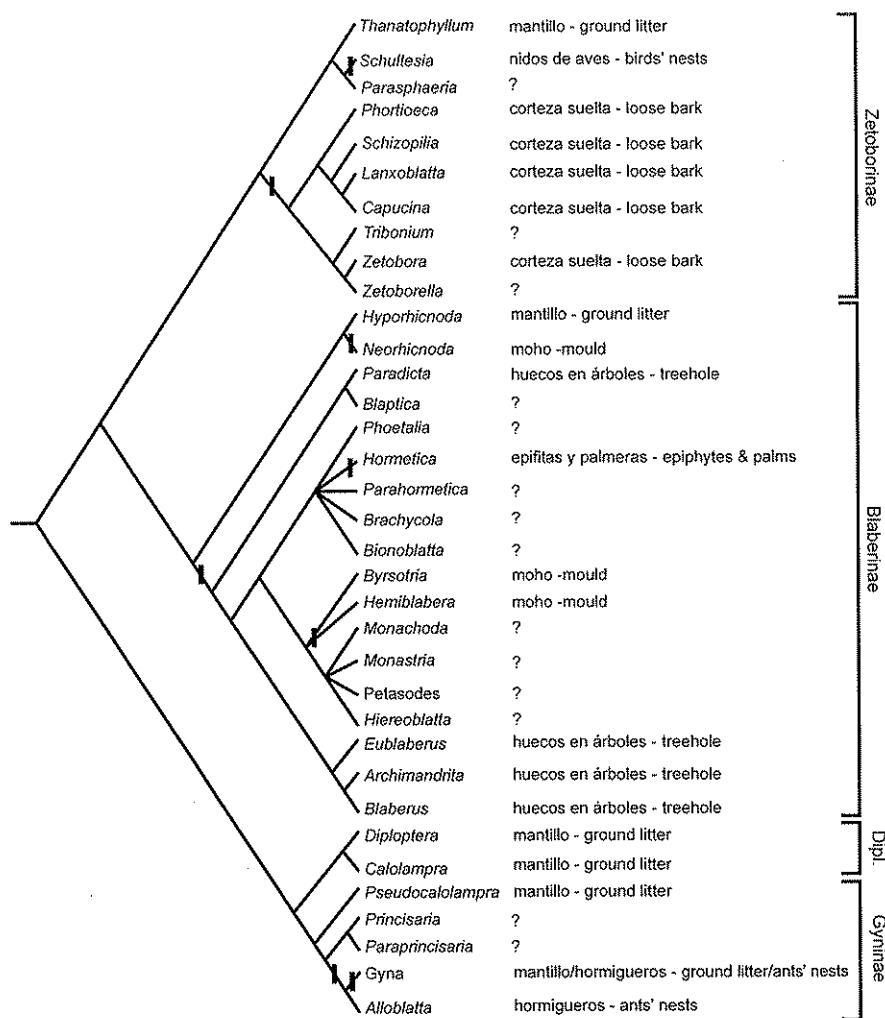


Fig. 10.- Reconstrucción filogenética de la historia evolutiva de la elección de hábitat en el clado [Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae], según Grandcolas (1993d, 1998d). Las dos primeras familias son neotropicales, la tercera es africana y la última es de Australasia.

Fig. 10.- Phylogenetic reconstruction of the evolutionary history of habitat choice in the clade [Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae], according to Grandcolas (1993d, 1998d). The two first families are neotropical, the third one is african and the last one is Australasian.

Stål, 1858), depositan las ootecas en la tierra sin engomarlas. Sorprendentemente, las larvas salen de las ootecas haciendo un agujero en la cáscara esclerotizada, en lugar de abrir juntas la sutura dorsal (Roth & Willis, 1960; observación personal).

#### *Phortioeca nimbata* (Burmeister, 1838) (Blaberidae, Zetoborinae) (Fig. 6)

Este género neotropical pertenece a la familia ovovívipara de los Blaberidae. Las larvas son gregarias y se encuentran bajo la corteza suelta de árboles vivos, a cualquier altura del tronco (Grandcolas, 1993c). Forman pequeños grupos que a veces se alimentan en la superficie del tronco, y se dispersan cuando son adultos. La superficie corporal de las larvas lleva un gran número de sedas sensoriales, insertadas en prominencias de la cutícula (Grandcolas, 1993a), que probablemente les permiten detectar cualquier vibración de su fragmento de corteza.

#### *Derocalymma* spp. (Blaberidae, Perisphaeriinae) (Fig. 7)

En África, las *Derocalymma* spp. se encuentran agarradas a la corteza de árboles no caídos, de grandes a muy pequeños, en selvas y bosques abiertos (Grandcolas, 1997c). Forman pequeñas poblaciones en algunos árboles desde la base del tronco hasta las ramas, y las larvas no siempre se agrupan, al contrario que en otros Blaberidae corticícolas (e.g. Grandcolas, 1993c).

#### *Lauraesilpha mearetoi* Grandcolas, 1997 (Blattidae, Tryonicinae) (Fig. 8)

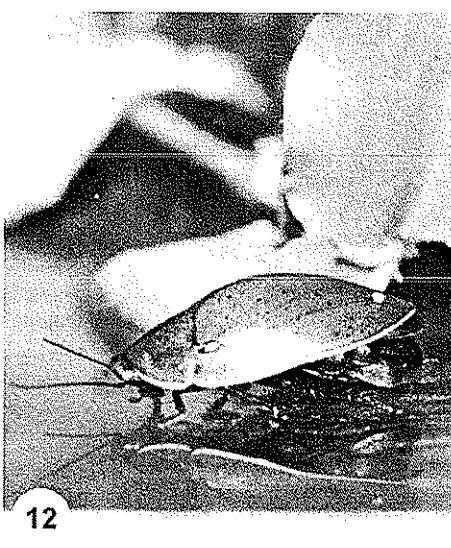
Este género de Nueva Caledonia incluye sólo especies solitarias xilófagas que viven normalmente en ramas muertas pequeñas del subvuelo de las selvas tropicales (Grandcolas, 1997b). Hacen pequeños túneles en la madera blanda, que se van llenando a su paso con sus excrementos. Depositan las ootecas en la superficie del tronco, bajo la corteza. La xilofagia de este taxón no lleva consigo ninguna asociación simbiótica con protistas intestinales, salvo ciliados endocomensales.

#### *Xestoblatta cavicola* Grandcolas, 1992 (Blattellidae, Blattellinae) (Fig. 9)

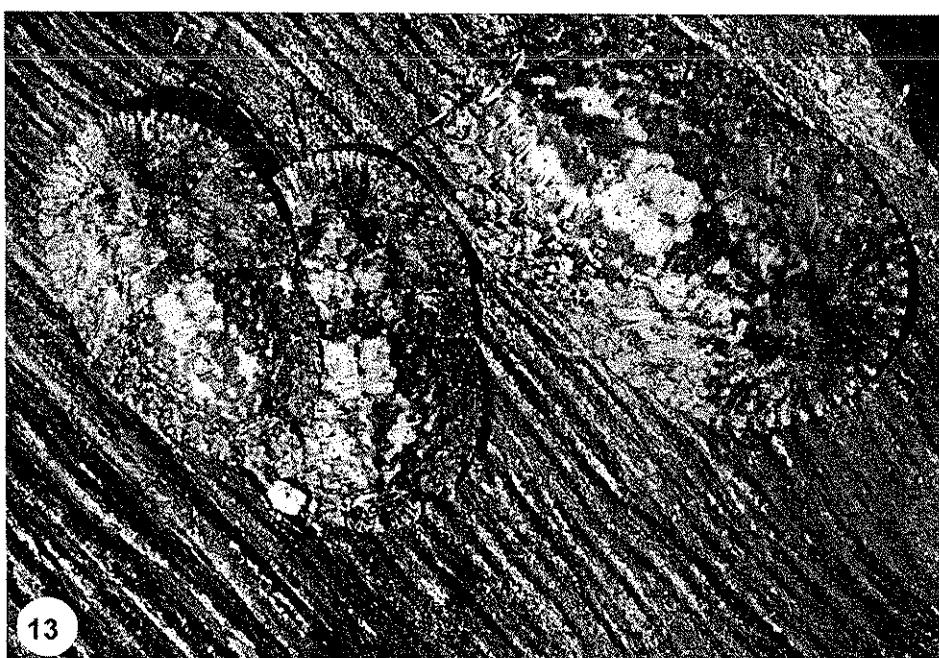
Esta especie gregaria de la Guayana Francesa habita en agujeros de los árboles (y a veces en cuevas, entre el guano de los murciélagos). También se la encuentra en viejos *Ficus* estranguladores, en el hueco dejado por el árbol que sirvió originalmente de apoyo a la higuera (troncos con muchas aberturas), así como en agujeros de troncos que presentan sólo uno o dos orificios (generalmente ejemplares de *Vouacapoua americana* que se han ido ahuecando al envejecer, o de cualquier otra especie si presentan una cavidad grande). Las concentraciones son grupos mixtos de adultos y larvas que se alimentan en las paredes de los agujeros. Depositan las ootecas poco después de la extrusión, y las encolan al sustrato vertical. Escapan velozmente cuando detectan corrientes de aire con los receptores cerciales. Esta especie está emparentada



11



12



13

Fig.11.- Agrupación de larvas bajo la hembra tras el nacimiento en *Rhabdoblatta erubescens* (Gerstaecker, 1883), de la pluviselva tropical de Gabón (Grandcolas, 1996c).

Fig.11.- Aggregation of larvae beneath the female after the brood birth in *Rhabdoblatta erubescens* (Gerstaecker, 1883) from the Gabonese tropical rainforest (Grandcolas, 1996c).

Fig. 12.- Larvas gregarias de *Lanxoblatta emarginata* (Burmeister, 1838) (Blaberidae, Zetoborinae), en la corteza suelta de un tronco muerto en la pluviselva tropical de la Guayana francesa.

Fig. 12.- Gregarious larvae of *Lanxoblatta emarginata* (Burmeister, 1838) (Blaberidae, Zetoborinae), on loose bark of a dead trunk in the tropical rainforest of French Guiana.

Fig. 13.- Hembra de *Thorax porcellana* Saussure, 1862 (Blaberidae, Epilamprinae) cobijando a sus larvas bajo las alas (India, Pondicherry, por cortesía de D. De Francesci). Como rasgo de conducta subsocial, esta especie alimenta a sus larvas con glándulas situadas en los tergos (Bhoopathy, 1998).

Fig.13.- A female of *Thorax porcellana* Saussure, 1862 (Blaberidae, Epilamprinae) harbouring its larvae beneath her wings (from India, Pondicherry, courtesy of D. De Francesci). As a matter of subsocial behaviour, this species perhaps also feeds its larvae with glands occurring on the terga (Bhoopathy, 1998).

con la especie centroamericana *X. immaculata* Hebart, 1919, habitando ambas en huecos de forma gregaria, a diferencia de las demás especies del género, que son solitarias y viven en los residuos del suelo.

Desde el punto de vista filogenético, las costumbres no parecen ser similares en grandes clados como las familias o las subfamilias, ni, por tanto, parecen ser evolutivamente estables. Muy al contrario, han cambiado repetidamente y homoplásticamente en clados que luego han radiado en los diversos continentes, probablemente durante el Cenozoico. Como ejemplo puede valer la familia Blaberidae, con el clado [Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diptopterinae], cuyos hábitos son muy diversos y en su mayoría homoplásticos entre las diferentes radiaciones continentales (Fig. 10, según Grandcolas, 1993d, 1998b). Las subfamilias Zetoborinae y Blaberinae son neotropicales, los Gyninae son africanos y la subfamilia Diptopterinae es de Australasia.

### Conducta social

La presencia de gregarismo y conducta subsocial en las cucarachas es bien conocida (Chopard, 1938; Roth & Willis,

1960; Gautier et al., 1988; Nalepa & Bell, 1997). El término "gregarismo" es sin embargo un cajón de sastre que engloba una considerable diversidad de patrones de conducta. Según la estructura poblacional de las especies gregarias, se puede predecir, ya de entrada, que se dan varios tipos de gregarismo entre las cucarachas. Muchas especies ovovivíparas de la familia Blaberidae presentan asociaciones que al principio incluyen a la hembra y las larvas (Fig. 11, "conducta maternal", Liechti & Bell, 1975) y luego sólo a las larvas. Estas agrupaciones pueden ser muy efimeras, como se ha demostrado en especies solitarias (Grandcolas, 1993c), o mucho más duraderas, abarcando toda la vida larvaria en especies gregarias (Fig. 12; Farine et al., 1981; Grandcolas, 1993c, 1995, 1996b, 1997c,d). Dichas asociaciones no son necesariamente familias, puesto que varias agrupaciones de individuos hermanos pueden fundirse parcialmente y permanecer estables (Evans & Breed, 1984).

Otras especies presentan un gregarismo caracterizado por grupos mixtos en los que se integran adultos y larvas, sean o no padres y hermanos. Las especies domésticas *Periplaneta americana* Linnaeus, 1758 y *Blattella germanica* Linnaeus, 1758 son ejemplos famosos de este tipo de conducta. Este

modelo de conducta también se observa entre especies silvestres en su medio natural: en la familia de los Polypiphagidae (*Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936, *Polyphaga aegyptiaca* Linnaeus, 1758, Grandcolas, 1995, 1996b), en los Blaberidae (e.g., *Schultesia lampyridiformis* Roth, 1973, según Roth, 1973), en la familia Blattellidae (e.g. *Xestoblatta cavicola* Grandcolas, 1992, según Grandcolas, 1991) o en la de los Blattidae (e.g. *Lamproblatta albipalpus* Hebard, 1919, según Gautier & Deleporte, 1986).

La evolución de la conducta gregaria puede haberse visto favorecida por algunas características reproductoras de las cucarachas (Grandcolas, 1996a; Nalepa & Bell, 1997): en las especies ovovivíparas, la madre y sus larvas ya están juntas al nacer las crías, y se ven *ipso facto* en la situación gregaria. Esto no ocurre con las especies ovíparas que abandonan las ootecas tras la deposición. En este último caso, Gautier et al. (1988) han insistido también en que posiblemente el uso de recursos influya en la selección positiva de las agregaciones: unos recursos dispersos y unos hábitats restringidos pueden haber favorecido la evolución de la conducta social. Esta interacción evolutiva la ha corroborado, con algunas modificaciones, Grandcolas (1998b), que explicó cómo los hábitos gregarios ancestrales y exaptivos han permitido, probablemente, que un clado de blabéridos se haya adaptado a recursos dispersos y hábitats restringidos.

La conducta subsocial también es diversa (Nalepa, 1994; Nalepa & Bell, 1997): se ha encontrado, principalmente, en especies ovovivíparas de los Blaberidae (Roth, 1981; Reuben, 1988; Rugg & Rose, 1991; Matsumoto, 1992; Bhoopathi, 1998), pero también existe en un género ovíparo (*Cryptocercus punctulatus* Scudder, 1862, Cleveland et al., 1934; Seelinger & Seelinger, 1983; Nalepa, 1984). Las hembras pueden proporcionar comida o refugio o ambas cosas a sus crías. El refugio puede consistir en las alas de la hembra (e.g., *Thorax porcellana* Saussure, 1862, Fig. 13), o en una madriguera en el suelo, o en un túnel en madera muerta. El alimento puede ser a base de fluidos digestivos acompañados de simbiontes, o bien la secreción de glándulas especializadas. Grandcolas (1997f) ha sugerido que la aparición de conductas subsociales puede haberse visto favorecida en los clados gregarios por elementos ancestrales de la conducta, por tanto pre-existentes, concretamente la tolerancia al grupo y la atracción mutua.

Finalmente, la conducta solitaria es frecuente en las cucarachas, pero se han discutido poco sus implicaciones, aunque se hace muy necesario compararla con el gregarismo desde un punto de vista evolutivo (Gautier et al., 1988; Grandcolas, 1997a). Según los datos disponibles, las cucarachas solitarias parecen dispersarse bastante rápidamente tras su nacimiento y no presentar atracción mutua. En al menos dos casos, la conducta solitaria ha derivado homoplásticamente de regresiones evolutivas de la conducta gregaria (Fig. 14, Grandcolas, 1997a, 1998b). Una (arriesgada) línea futura de investigación en el estudio de las cucarachas podría ser la búsqueda de especies que sean ancestralmente solitarias.

### Conducta defensivas

Las cucarachas presentan diversidad de conductas ante los predadores. La más conocida es de base química (Whitman et al., 1990). Existen numerosas y diversas glándulas alomónicas o de alarma (Roth & Alsop, 1978; Brossut, 1983), sea en las pleuras, en los espiráculos abdominales o en las membranas abdominales, esternales o tergales. Las alomonas son especialmente efectivas a la hora de disuadir a algunos predadores no gregarios (e.g., Eisner, 1958). Otra forma química de disuadir a predadores no gregarios es la secreción, a través de los

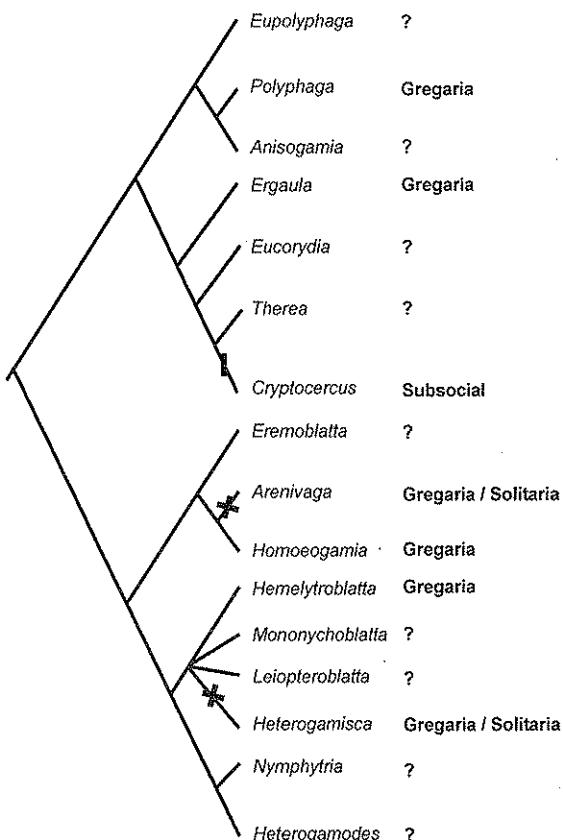


Fig. 14.- Reconstrucción filogenética de la historia evolutiva de la conducta social en la subfamilia Polyphaginae, según Grandcolas (1994a, 1997a,d). La conducta solitaria se ha derivado, homoplásticamente, de regresiones (indicadas mediante aspas), y también ha tenido lugar una transición de gregarismo a conducta subsocial (raya negra).

Fig. 14.- Phylogenetic reconstruction of the evolutionary history of social behaviour in the subfamily Polyphaginae, according to Grandcolas (1994a, 1997a,d). Solitary behaviour homoplastically issued from reversals (indicated by crosses) and one transition from gregarism to subsocial behaviour also occurred (black bar).

últimos tergos, de productos viscosos lo suficientemente pegajosos como para mantener a raya a los predadores (Ichinosé & Sennyoji, 1980; Abed et al., 1995). También pueden combinarse varias señales, como la emisión de sonidos, secreciones viscosas rápidas y un colorido llamativo en el caso de la especie centroamericana *Megaloblatta blaberooides* (Walker, 1871) (Schal et al., 1982; Fig. 15).

Otros patrones de conducta defensiva son menos conocidos. El más corriente, aunque no el menos ventajoso, es la "paralización" ("hacerse el muerto") a la que recurren muchas especies diferentes de cucarachas. Se ha demostrado que esta postura puede ser muy efectiva ante predadores gregarios, especialmente comparada con los productos alomónicos, que no estarían disponibles en cantidad suficiente para repeler a todos los predadores. La cucaracha *Lanxoblatta emarginata* (Burmeister, 1838) sale airosa del ataque de las hormigas legionarias de la selva de la Guayana gracias a la "paralización", y carece de la glándula traqueal productora de alomonas presente en otros Zetoborinae (Grandcolas & Deleporte, 1994; Grandcolas, 1998d) (Fig. 16). Los comportamientos defensivos también pueden consistir en la excavación rápida y penetración en un sustrato, o en una combinación de autoenterramiento y "paralización", o en un vuelo rápido seguido de inmersión en la capa de mantillo (Schal & Bell, 1986; Grandcolas, 1991), o en dar la vuelta y correr (Camhi & Tom, 1978), etc.



Fig.15.- Larva de *Megaloblatta blaberoides* (Walker, 1871) (Blattellidae, Nyctiborinae) en una pluviselva mejicana, desplegado una conducta anti-predador. Obsérvese la secreción tergal viscosa, blancuzca, y los dibujos anaranjados de los tergos. El individuo producía al mismo tiempo un ruido por frotación.

Fig.15.- A larva of *Megaloblatta blaberoides* (Walker, 1871) (Blattellidae, Nyctiborinae) in a Mexican rainforest, displaying its anti-predator behavior. Note the whitish viscous tergal secretion and the orange tergal markings. The individual was also performing a rubbing noise at the same time.

Fig.16.- Larva de *Lanxoblatta emarginata* (Burmeister, 1838) (Blaberidae, Zetoborinae) sobre un tronco muerto en la pluviselva de la Guayana, fingiendo estar muerta para escapar al ataque de las hormigas legionarias que por la noche invadían la zona durante varias horas. El individuo, junto con otras tres larvas, fue marcado y vuelto a capturar al día siguiente (Grandcolas & Deleporte, 1994).

Fig.16.- A larva of *Lanxoblatta emarginata* (Burmeister, 1838) (Blaberidae, Zetoborinae) on a dead trunk in the Guianese rainforest, feigning dead and escaping to the army ants nightly swarming all over the area during several hours. The individual together with three other larvae were marked and re-captured the following day (Grandcolas & Deleporte, 1994).

Respecto a los modelos de conducta defensiva, es absolutamente necesario contar con observaciones *en la naturaleza* de especies *no domésticas* si se quiere confirmar la finalidad de los comportamientos observados, con predadores *naturales y normales*.

### Comunicación

A menudo se ha caracterizado a las cucarachas en base de su comunicación feromonal, en contraste con la comunicación principalmente acústica de los Orthoptera (e.g. Otte, 1977; Alexander, 1987); las feromonas relacionadas con el gregarismo y la reproducción son variadas y tienen, evidentemente, un papel destacado en la conducta de las cucarachas (e.g. Brossut & Roth, 1977; Brossut & Sreng, 1985; Abed et al., 1993). Recientemente, algunos autores han descrito también feromonas de dispersión (que inducen a los individuos a marcharse, separándose de los grupos) y necromonas (oleros repelentes de cuerpos muertos), cuyos papeles están menos comprobados y menos generalizados (Nakayama et al., 1984; Rollo et al., 1995).

Como es frecuente, a la hora de la reproducción, en las cucarachas un sexo atrae al otro mediante feromonas sexuales de largo alcance (el macho, o la hembra, o los dos, Roth & Willis, 1954; Roth & Dateo, 1966; Schal & Bell, 1985; Abed et al., 1993), luego la hembra ingiere afrodisíacos masculinos y el macho inicia la cópula. La idea tradicional de que sólo las hembras tienen feromonas sexuales para atraer a los machos, excepto en la subfamilia Oxyhaloinae (e.g. Breed, 1983), se ha visto contradicha por el descubrimiento de que en algunos Blattidae las tienen tanto los machos como las hembras (Abed et al., 1993). Posiblemente se llegue a la misma conclusión en la familia Polyphagidae (Brossut et al., 1991, observación personal). Estos nuevos datos permiten formular la hipótesis de que, ancestralmente, los dos sexos tenían feromonas de atracción sexual en las cucarachas, y que hubo una pérdida

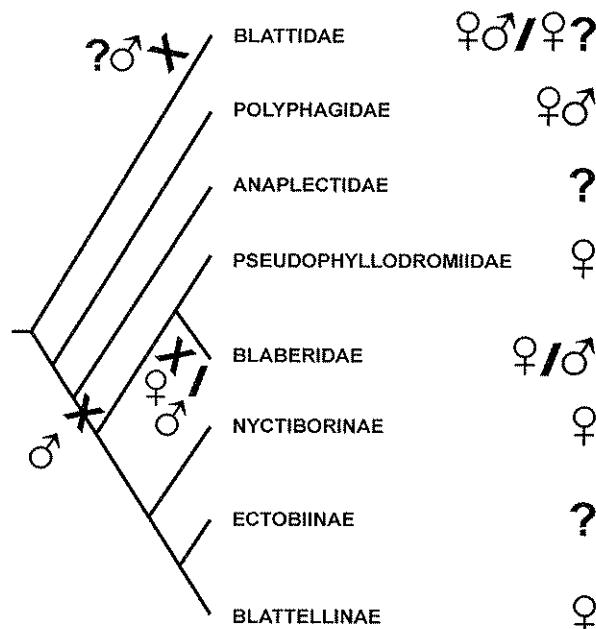
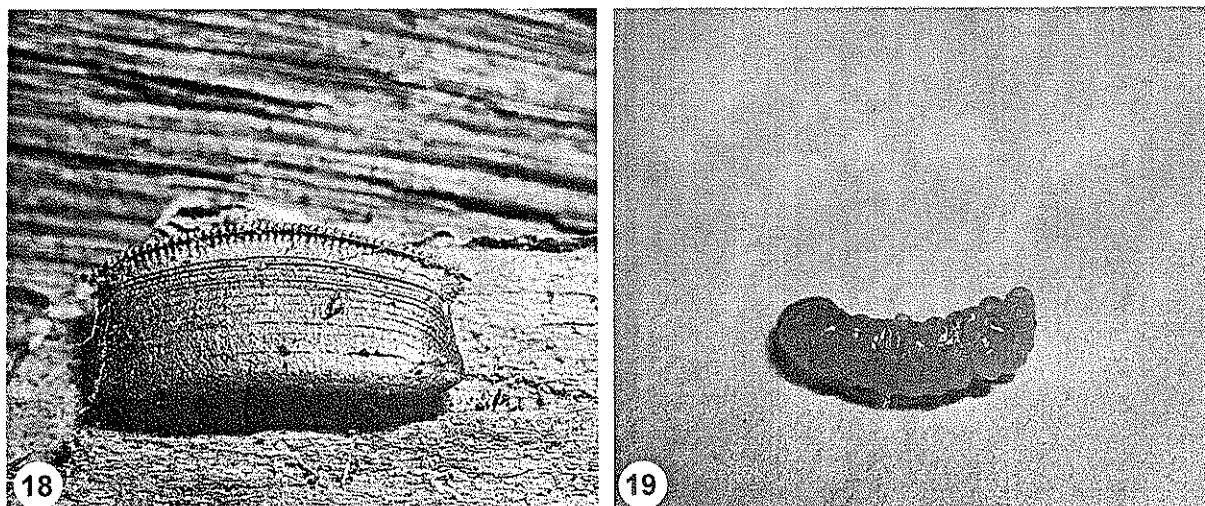


Fig. 17.- Hipotético esquema filogenético de conducta de atracción sexual y atracción por feromonas a gran distancia. Los símbolos de los sexos representan las feromonas sexuales masculinas y femeninas. Se propone este esquema pese a la falta de información específica de muchos taxones de todas las familias, y sin tener en cuenta que los productos feromonales y las estructuras glandulares no son homólogos. Los cambios en estados de carácter que no sean sinapomórficos para los taxones terminales se indican junto a las ramas del cladograma (sobre las ramas en el caso de las sinapomorfías).

Fig.17.- A presumptive phylogenetic pattern of calling behavior and sex pheromones attracting at a long range. The symbols ♂ and ♀ represent male and female sex pheromones, respectively. This pattern is proposed in spite of the lack of specific information on many taxa belonging to all families, and regardless the non-homologous glandular structures and pheromonal products. Those changes in character's states which are not synapomorphic for the terminal taxa are indicated besides the cladogram branches (versus on the cladogram branches for synapomorphies).



**Fig. 18.-** Ooteca de la especie ovípara *Nyctibora tenebrosa* Walker, 1868 (Blaberidae, Nyctiborinae), pegada a una hoja muerta. En la Guayana Francesa, esta especie se refugia en humus aéreo asociado con palmeras del estrato arbustivo o arbóreo, en epífitas a todos los niveles (grupo de las palmícolas arbóreas, según Grandcolas, 1994b, Tabla 1). A las larvas a menudo se las ve en plena dispersión nocturna entre estos hábitats.

**Fig. 18.-** An ootheca of the oviparous species *Nyctibora tenebrosa* Walker, 1868 (Blattellidae, Nyctiborinae) glued on a dead leaf. In French Guiana, this species shelters in aerial litter present in understory and canopy palms, in epiphytes at all levels (guild of palmicolous arboreal according to Grandcolas, 1994b, Table 1). Larvae are often observed to disperse at night between these habitats.

**Fig. 19.-** Ooteca extraída de una hembra de *Pseudocalolampra* sp., ovovivípara (Blaberidae, Gyninac), del seco Miombo de Tanzania. Obsérvese que los huevos están agrupados dentro de una membrana simple, como en todas las especies ovovivíparas.

**Fig. 19.-** An ootheca taken from a breeding female of the ovoviviparous *Pseudocalolampra* sp. (Blaberidae, Gyninae) inhabiting the dry Miombo of Tanzania. Note that the eggs are packed within a simple membrane as in all ovoviviparous species.

masiva de las feromonas masculinas, seguida de una regresión y una pérdida de las feromonas femeninas en la subfamilia Oxyhaloinae (blabéridos) (Fig. 17). Esta hipótesis quizás no sea muy sólida, si tenemos en cuenta lo poco que se sabe de las feromonas sexuales de las cucarachas (e.g. en los Anaplectidae y los Ectobiinae son prácticamente desconocidos tanto los comportamientos de atracción como las glándulas), pero sirve para preparar el terreno con vista a estudios futuros. Una premisa esencial para la hipótesis es que los comportamientos de atracción sexual pueden haberse heredado, evolutivamente, como función, aunque las glándulas y las sustancias de las diversas familias no sean homólogas (Abed et al., 1993). La perpetuación de la función, junto con la evolución de los órganos implicados, lleva a elaborar la hipótesis de que ha habido exaptación en las glándulas feromonales. ¿Cómo puede ser que unas glándulas y feromonas hayan reemplazado a otras en el curso de la evolución, y que la función vital de la atracción sexual haya permanecido efectiva todo el tiempo? Algunas glándulas podrían haber desarrollado papeles plesiomórficos en coexistencia con las glándulas de feromonas sexuales antes de convertirse ellas mismas en glándulas feromonales sexuales cuando las glándulas sexuales originales desaparecieron o pasaron a desempeñar otras funciones. Esto se demostraría si se encontraran tales combinaciones de glándulas en especies actuales.

Sin embargo, la emisión y recepción de sonidos o vibraciones no son tan infrecuentes en las cucarachas (Howse, 1962; Roth & Hartman, 1967; Decker et al., 1989; Shaw, 1994), y en algunas especies concretas hay pruebas sólidas que demuestran el uso de información vibratoria en la conducta reproductora (Roth & Hartman, 1967) y en comportamientos gregarios de huida (Grandcolas, 1991). De igual manera, la percepción visual no es inútil en estos insectos, que, aunque esencialmente nocturnos, pueden detectar y usar señales visuales incluso en ambientes oscuros (Rivault & Dabouineau, 1996).

Los comportamientos de huida de algunas especies corredoras dependen, por otra parte, de receptores cerciales especializados que detectan desplazamientos de aire (e.g. Camhi & Volman, 1978). Estos receptores se han estudiado en experimentos de laboratorio, y se ha sugerido que su misión es la detección de predadores. Indudablemente, también detectan los movimientos de aire producidos por miembros de su especie, y en el futuro puede resultar que cumplan un papel en la comunicación.

## Reproducción

Dos elementos de la reproducción son especialmente típicos de las cucarachas: ponen los huevos agrupados en ootecas que se depositan una vez esclerotizadas (Fig. 18; Roth, 1968) y han evolucionado en repetidas ocasiones hacia el ovoviviparismo, reintroduciendo las ootecas en un saco incubador para la incubación interna (Roth, 1970; Grandcolas, 1996a). En este último caso, las ootecas se reinician (Fig. 19), y la hembra da a luz larvas de primer estado (Fig. 11). De este esquema se han derivado diversas variantes. Una especie, *Diploptera punctata* (Eschscholtz, 1822) (Blaberidae) ha resultado ser vivípara, al proporcionar leche a la ooteca durante la incubación (Stay & Roth, 1958). En algunas especies de *Geoscapheus* Tepper, 1893 (Blaberidae, Panesthiinae), la membrana de la ooteca ha desaparecido, y los huevos se meten por separado en el saco incubador (Rugg & Rose, 1984). Algunas especies de *Gyna* Brunner von Wattenwyl, 1865 (Blaberidae) meten en el saco incubador sus ootecas, que son muy grandes, plegándolas en zigzag (Grandcolas & Deleporte, 1998).

Igualmente, estas diferentes características han evolucionado de forma homoplástica. Roth (1970) presentó una visión gradual de la evolución de la reproducción, clasificando a los grupos de cucarachas desde el oviparismo de los Polyphagidae, Blattidae, Anaplectidae, Pseudophyllodromiidae, Nyctiborinae y Ectobiinae, pasando por el oviparismo avanza-

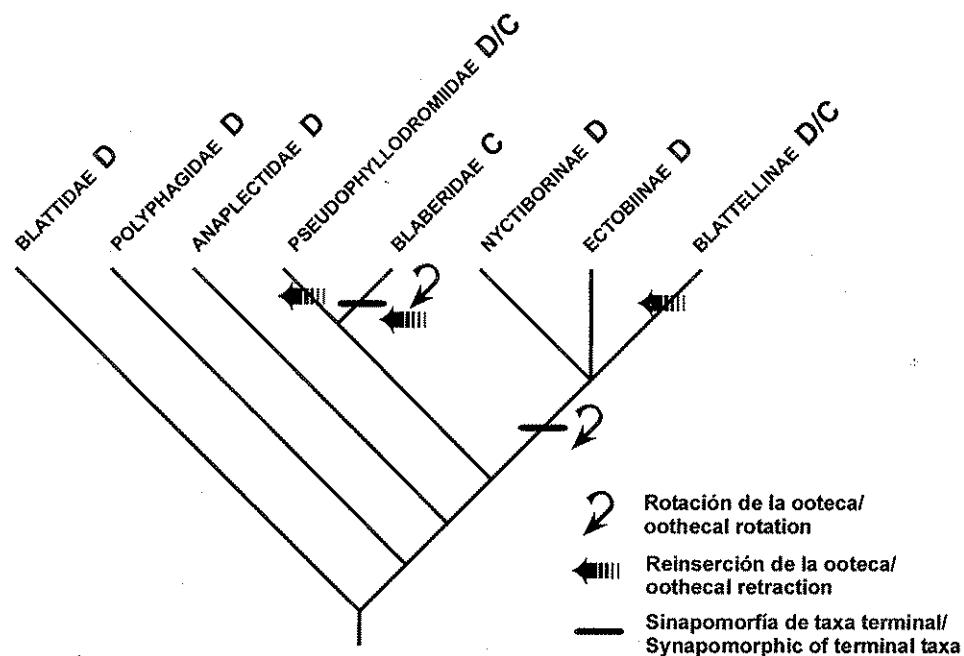


Fig. 20.- Evolución de los patrones reproductores según Grandcolas (1996a). La reinserción de la ooteca en el saco incubador abdominal (= ovoviviparismo y viviparismo) es homoplástica, al igual que la rotación de la ooteca. Ambas características pueden ser sinapomórficas a nivel de grupos de familias, o peculiares de unos cuantos taxones dentro de uno de estos grupos. Las que consideramos como categorías adaptativas, "depositadoras" y "transportadoras", se indican, respectivamente, mediante las letras "D" y "C".

Fig. 20.- Evolution of the reproductive modes according to Grandcolas (1996a). Oothecal retraction in the abdominal brood sac (= ovoviparity and viviparity) is homoplastic as well as oothecal rotation. Both characteristics may be synapomorphic for familial groups or particular to a few taxa within one of these groups. The two supposedly adaptive zones "depositors" and "carriers" are indicated respectively by the letters "D" and "C" after the family name.

do de los Blattellinae (que dejan la ooteca unida al abdomen e intercambian), hasta el ovoviviparismo y el viviparismo de los Blaberidae. Pero este autor también encontró estupendos ejemplos (infrecuentes) de ovoviviparismo convergente en los Pseudophyllodromiidae y los Blattellidae (Roth, 1982, 1989, 1995). Al incluirlas en un árbol filogenético, se observa que estas variedades de reproducción resultan claramente homoplásicas y que el "oviparismo avanzado" ha precedido al ovoviviparismo sólo una vez, en algunas especies de Blattellinae, sugiriendo que no hay necesariamente una "progresión evolutiva" y una "interiorización" de las formas de reproducción (Fig. 20, adaptada de Grandcolas, 1996a). De todos modos, y teniendo en cuenta que las especies ovíparas han desarrollado en su evolución complejos elementos de cuidado del huevo (encolado, recubrimiento, excavación, etc; Fig. 18), éstas no pueden ser consideradas a priori menos sofisticadas o "evolucionadas" o "peor adaptadas" que las especies ovovivíparas a este respecto (Grandcolas, 1996a).

Considero que hay dos categorías adaptativas según las características de la reproducción, distribuidas parafiléticamente entre las cucarachas: *depositadoras*, que potencian la fecundidad, y *transportadoras*, que priman la supervivencia de las crías (Tabla 2). Las depositadoras incluyen todas las familias ovíparas, Blattidae, Polypagridae, Anaplectidae, y además los taxones estrictamente ovíparos de las familias Pseudophyllodromiidae y Blattellidae (Fig. 20). Las transportadoras incluyen los taxones "ovíparos avanzados" y ovovivíparos de los Pseudophyllodromiidae y Blattellidae y la familia ovovivípara/vivípara Blaberidae (Fig. 20). La única, y notable, excepción a esta distribución (Schal et al., 1984) es la cucaracha polífaga *Cryptocercus* Scudder, 1862, cuya singular conducta subsocial es más semejante a la estrategia de las transportadoras: esta es la única cucaracha ovípara conocida que cuida de sus crías (Cleveland et al., 1934; Seelinger & Seelinger, 1983; Nalepa, 1984), una

característica que a menudo se ha relacionado con su simbiosis intestinal y con la consiguiente necesidad de transferir simbiontes a la prole (e.g. Nalepa, 1988). Estas dos posibles categorías adaptativas han determinado, probablemente, muchas tendencias evolutivas posteriores. Estas hipótesis se desarrollan en la siguiente sección como diversas líneas de investigación prometedora.

Las bacterias simbióticas del cuerpo graso son también dignas de tener en cuenta a la hora de analizar la biología reproductora de las cucarachas. Estos simbiontes están presentes en todas las cucarachas examinadas (Roth & Willis, 1960), y por tanto pueden considerarse como ancestrales en las cucarachas (ver Grassé & Noirot, 1959 a propósito de esta hipótesis). Estas bacterias están relacionadas con procesos metabólicos que permiten la reutilización de los uratos: en lugar de perderse totalmente, como en otros animales uricotélicos, los uratos se reciclan como valiosos compuestos ricos en nitrógeno (Cochran, 1985; Mullins & Cochran, 1987). En este contexto, se usan de hecho como regalo nupcial, cubriendo el espermatóforo de muchos Blattellidae, Pseudophyllodromiidae y Blaberidae (Roth & Dateo, 1964; Roth, 1967, 1971; Graves, 1969; Mullins & Keil, 1980; Schal & Bell, 1982; Mullins et al., 1992). Esta peculiar aportación paterna ha aparecido tres veces, probablemente, en el clado (Blattellidae (Pseudophyllodromiidae + Blaberidae)), con posterioridad a la simbiosis bacteriana ancestral, explicando así la presencia de polimorfismo en los Pseudophyllodromiidae, los Blaberidae y los Blattellinae y su ausencia en los Nyctiborinae (Fig. 21). Otro esquema filogenético implicaría una aparición ancestral seguida de cuatro desapariciones.

Además, en las cucarachas se da la reproducción partenogenética, de forma totalmente facultativa en algunas familias (Roth & Willis, 1956) y obligatoria en varios *Pycnoscelus* Scudder, 1862 (familia Blaberidae, Pycnoscelinae; Roth & Willis, 1961; Parker et al., 1977; Grandcolas et al., 1996).

**Tabla 2**

Se definen dos categorías de cucarachas, las depositadoras y las transportadoras, según las características de su reproducción (Grandcolas, 1996a). Debajo se predicen algunas implicaciones evolutivas de estas dos estrategias.

**Table 2**

Two categories of cockroaches, the depositors and the carriers, are contrasted according to their reproductive characteristics (Grandcolas, 1996a). Some important evolutionary correlates of these two strategies are predicted below.

DEPOSITADORAS / DEPOSITERS		TRANSPORTADORAS / CARRIERS
Tipo de reproducción / Reproductive mode	Oviparismo / Oviparity	Oviparismo "avanzado", ovoviviparismo, viviparismo/ "Advanced" oviparity, Ovoviparity, viviparity
Parámetro potenciado / Maximised parameter	Fecundidad / Fecundity	Supervivencia de los huevos / Egg survival
Conducta social / Social behaviour	Infrecuente / rare	Frecuente / common
Parasitismo de huevos / Egg parasitism	Frecuente (?) / common (?)	Ausente / lacking
Estrategia biológica / Life history strategy	"r" o "K" / r- or K-selected	"r" o "K" / r- or K-selected
Sistema de apareamiento / Mating systems	Apareamiento múltiple (receptividad cíclica) / mult. mating (cyclic receptivity)	Apareamiento único de facto (?) / single-mating de facto (?)
Competición espermática / Sperm competition	Frecuente / common	Infrecuente / rare
Inversión paterna / Paternal investment	Variable / variable	Alta / high

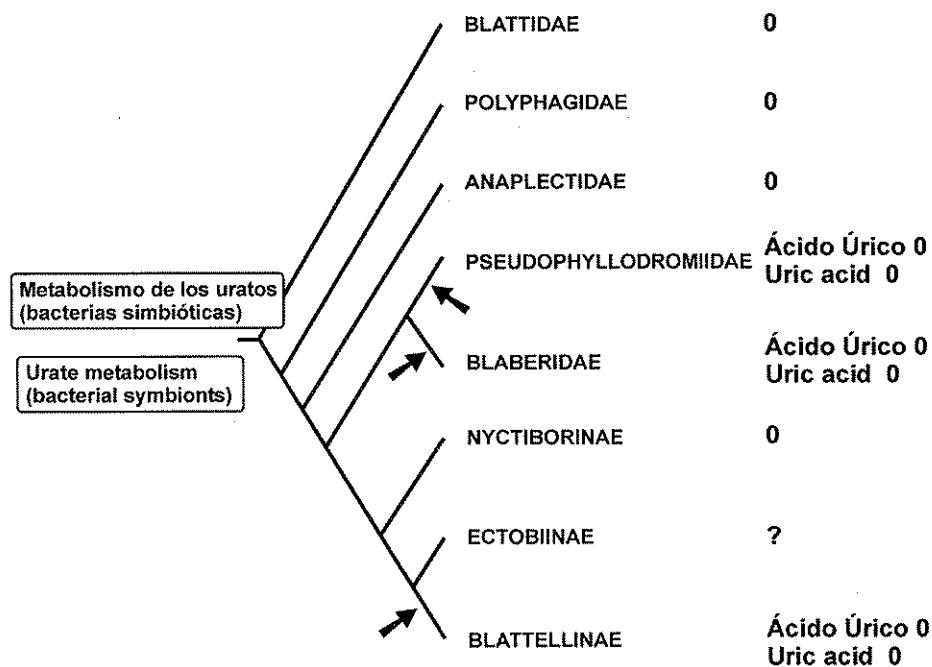


Fig. 21.- Evolución del ácido úrico como regalo nupcial, sacada de la filogenia de Grandcolas (1996a). El metabolismo peculiar de los uratos relacionado con bacterias simbóticas del cuerpo graso es ancestral en las cucarachas, y el recubrimiento del espermatóforo con ácido úrico tiene lugar sólo en algunas especies pertenecientes a tres grupos diferentes, indicando tres apariciones convergentes (flechas). Los datos se han sacado principalmente de Roth (1967, 1971) y Graves (1969), con la adición de elementos de Nalepa (1988) para el género polifágido *Cryptocercus* Scudder, 1862.

Fig. 21.- Evolution of uric acid as a nuptial gift inferred from Grandcolas's (1996a) phylogeny. The peculiar metabolism of urates related to symbiotic bacteria in the fat body is ancestral to cockroaches and coating the spermatophore with uric acid is present only in some species belonging to three different groups, indicating three convergent appearances (arrows). The data were taken mainly from Roth (1967, 1971) and Graves (1969), with the addition of Nalepa (1988) for the polyphagid *Cryptocercus* Scudder, 1862.

## USANDO LAS CATEGORÍAS REPRODUCTORAS PARA PREDECIR LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN ÚTILES

Hace cuarenta años, Roth & Willis (1960) decían que las cucarachas, con excepción de unas pocas especies domésticas, eran poco conocidas. Schal et al. (1984) reiteraban esa afirmación refiriéndose al comportamiento de las cucarachas en la naturaleza. Hoy, dicha afirmación, desgraciadamente, es todavía válida (Grandcolas, 1998a), porque poca gente ha trabajado o actualmente trabaja en esta dirección.

Para elevar el nivel de conocimientos sobre las cucarachas necesitamos perentoriamente estudios integrados que tengan en cuenta la sistemática, la ecología y la conducta. Estos estudios deberán llevarse a cabo en direcciones prometedoras y sobre la base del marco general de conocimientos actual. Este marco lo proporcionan la filogenia y la hipótesis de trabajo que clasifica las cucarachas, según sus adaptaciones, en dos grupos, depositadoras y transportadoras y es considerado un fundamento heurístico que ayuda tanto a plantear cuestiones adecuadas como a definir estrictamente y fijar la clasificación.

### Conducta social

Presentan conducta social más transportadoras que depositadoras (ver más arriba, en la sección "conducta social") (Grandcolas, 1996a). Eso significa que la convivencia de las crías con la hembra ha jugado un papel crítico en la evolución de la conducta social. Hay que insistir en las características de comportamiento de estas agrupaciones para comprender mejor las primeras fases de la evolución social en las cucarachas. Esta es la línea de trabajo más urgente y prometedora si queremos entender la evolución de la conducta social en las cucarachas.

### Ciclo biológico

Contra algunas de las deducciones de Schal et al. (1984), las depositadoras y las transportadoras no manifiestan necesariamente tendencia a las estrategias 'r' y 'K', respectivamente. Estos autores decían que *Diptoptera* Saussure, 1864 (Blaberoidea, Diptopterinae), que es vivípara, y las *Perisphaeridae* Serville, 1831, que son subsociales y ovovivíparas, son 'especies extremadamente tendentes a la estrategia K, con un alto nivel de cuidado parental'. Esto es adoptar una perspectiva sincrética de las estrategias r y K, confundiendo una inversión parental fuerte con adaptarse a la capacidad del medio ('K'). Una especie puede aumentar el número de sus individuos en condiciones adversas (clima, predadores, parásitos) o bien produciendo una gran cantidad de descendencia o bien asegurando al máximo la supervivencia de ésta. La inversión parental fuerte puede contribuir a incrementar la tasa intrínseca de aumento poblacional ('r'). Desde este punto de vista, *Diptoptera* Saussure, 1864, vivípara, parece tender simplemente a la estrategia "r". Esta especie está distribuida por toda la región del Pacífico, de Hawái a Pascua (Princis, 1965), dando pruebas de unas notables posibilidades colonizadoras (presentando, al tiempo, altas tasas de incremento poblacional). Las hembras dan a luz a camadas de larvas en pequeño número pero de tamaño muy grande (Roth & Hahn, 1964; Schal et al., 1984). Esto permitiría a esta especie evitar las altas tasas de mortalidad asociadas con las larvas del primer estado, normalmente pequeñas, para aumentar la supervivencia de las crías, y contribuir de manera significativa al aumento de la población (explicando, por cierto, su gran capacidad colonizadora). Esta es realmente una situación clásica de las que se mencionan cuando se explica el viviparismo en general (Williams, 1966; Stearns, 1976).

Para evitar interpretaciones erróneas como las citadas, toda investigación relacionada con las estrategias biológicas debería tener en cuenta las concretas características de las categorías de depositadoras y transportadoras, no asumiéndolas hipotéticamente de las nociones clásicas de las estrategias vitales. Aquí, la dicotomía depositadoras versus transportadoras sirve más para refutar hipótesis simplistas que para proponer una dicotomía entre estrategias vitales.

### Parasitismo de los huevos

La dicotomía depositadoras/transportadoras determina también el nivel de parasitismo de los huevos. Los parásitos atacan las ootecas que no son transportadas por las hembras, es decir, las ootecas de las depositadoras (cf. Roth & Willis, 1960). Es esta la razón de que Roth (1970) pensase que el ovoviviparismo es especialmente favorable para las cucarachas: podría protegerlas de forma total contra los parásitos de los huevos. A la inversa, muchas depositadoras han desarrollado complejas conductas de protección de las ootecas, y nunca se ha comprobado si algunas de esas conductas sirven de hecho para proteger las ootecas. La mayoría de los estudios sobre parasitismo se ocupan de las especies domésticas y los himenópteros (Lebeck, 1991) y, según la información de que dispongo, sólo se ha identificado un caso de parasitismo en condiciones naturales (Grandcolas, 1995; Greathead & Grandcolas, 1995). Sería necesario comprobar si la ocultación de las ootecas (en madrigueras, etc) supone realmente una ventaja para las cucarachas. Esto no se puede estudiar en la mayoría de las especies domésticas, que no tienen ocasión de excavar en el sustrato de las viviendas humanas, y cuyos parásitos ootecales quizás no sean naturales. El parasitismo como presión selectiva es la base de una de las hipótesis más prometedoras a la hora de explicar el éxito de la estrategia transportadora (hipótesis propuesta por Roth [1989] en el contexto de ovoviviparismo frente a oviparismo).

### Sistemas de apareamiento y competición espermática

Hay que dar unos cuantos detalles sobre la reproducción de las cucarachas. Una vez apareadas, las hembras pueden fecundar muchas ootecas. En la naturaleza, debido a las perspectivas de longevidad, relativamente reducidas en comparación con las condiciones de laboratorio, las hembras probablemente necesitan aparearse sólo una vez para asegurar la fecundación de todas las ootecas que tienen tiempo de producir a lo largo de su vida adulta. Las hembras que transportan ootecas no son receptivas, y *nunca* aceptan la cópula (e.g. Roth & Barth, 1964). Las transportadoras llevan las ootecas consigo más tiempo, y en todo ese tiempo la cópula no es posible. La receptividad femenina vuelve durante muy poco tiempo en las especies ovovivíparas, una vez nacidas las crías, y una vez depositada la ooteca (lista para que nazcan las crías) en las especies ovíparas "avanzadas". Las hembras rápidamente inician otro ciclo ovárico y vuelven a dejar de ser receptivas. Según estos datos, las cucarachas hembra presentan el siguiente esquema de apareamiento: "apareamiento potencialmente múltiple con receptividad cíclica" (Thornhill & Alcock, 1983). De hecho, las fases receptivas en las transportadoras son tan cortas (unos pocos días) comparadas con las fases no receptivas (unas tres semanas) que en realidad se pueden considerar como hembras de un solo apareamiento. En las depositadoras, las dos fases del ciclo de receptividad son más semejantes entre sí, de modo que se puede considerar que las

depositadoras tienen realmente apareamiento potencialmente múltiple y receptividad cíclica. De esta afirmación se derivan varias predicciones.

En primer lugar, la confianza en la propia paternidad puede ser alta sólo en las transportadoras, y la competencia espermática postinseminativa sólo puede ser alta en las depositadoras: los tapones anti-cópula o la vigilancia de la pareja debe darse con más frecuencia en estas cucarachas (un posible caso de tapón en los Tryonicinae, Blattidae en Grandcoals, 1997b, y datos sobre diversos sistemas de fijación de espermatóforos a la genitalia femenina en Graves, 1969).

En segundo lugar, la inversión paterna debe ser mayor en las transportadoras debido al alto grado de confianza en la paternidad. Teóricamente, la inversión de los roles sexuales debe ocurrir especialmente en las transportadoras si la inversión paterna es suficientemente superior a la materna. Aparecen a este respecto una serie de correlaciones poco claras. En los insectos, los comportamientos de atracción sexual son generalmente considerados como algo frecuentemente característico del macho, que se somete a la elección de las hembras (Thornhill & Alcock, 1983). En las cucarachas, la atracción a gran distancia es básicamente algo propio de la hembra o bien de los dos sexos (Fig. 16). Propongo la idea de que la situación está invertida en las cucarachas: el sexo que intenta atraer a distancia podría ser también, en potencia, el sexo que hace la elección de pareja, porque la atracción feromonal no es tan cara (en términos de energía) como la atracción acústica: el elegir lleva consigo la necesidad de atraer. Se ha producido la inversión en la subfamilia Oxyhaloinae de la familia Blaberidae (Fig. 16), en la que los machos son los que intentan atraer. Esta inversión podría estar relacionada con una mayor inversión paterna en este grupo, que habría traído como consecuencia que los machos sean los que eligen. En esta subfamilia habría que estudiar en más detalle ciertos rasgos peculiares y enigmáticos del espermatóforo masculino y la genitalia femenina (alargada, embutida en una auténtica *bursa copulatrix*, según Graves, 1969), para establecer si apuntan a una inversión mayor en términos de esfuerzo copulador (y consiguientemente de esfuerzo parental en esta especie de transportadoras). Además, pese a la abundancia de trabajos sobre la conducta reproductora, nunca se ha establecido, según los

datos de que dispongo, cuál es el sexo que elige. De acuerdo con estas conjeturas, habría que investigar en más detalle a los Oxyhaloinae.

## CONCLUSIÓN

Gracias a los numerosos datos nuevos aportados por otros especialistas, entre los que destaca Louis Roth, con sus diversos estudios sobre la biología reproductora, pronto podremos formular hipótesis evolutivas razonables sobre varios aspectos de la biología de las cucarachas. Una vez superada esta primera fase exploratoria, ya no es momento de estudiar cualquier taxon al azar. Debemos basar la investigación en las conclusiones de estos estudios exploratorios, y especialmente documentar la sistemática y las costumbres de los representantes peor conocidos de las varias familias de las cucarachas. Familias enteras, como los Anaplectidae, y subfamilias completas, como la mayoría de las de los Polyphagidae, están muy poco estudiadas, y estas lagunas impiden la inferencia de tendencias firmes relativas a varios caracteres de interés (Fig. 17 y 21). Sorprendentemente, los comportamientos más corrientes o triviales son a menudo los peor conocidos, quizás porque no eran suficientemente llamativos para los científicos. Por ejemplo, la ecología de la conducta subsocial se ha documentado bien en varias especies de cucarachas, la ecología del gregarismo se ha estudiado unas cuantas veces y la ecología de la vida solitaria sólo una vez (ver más arriba, la sección de conducta social). De igual manera, las especies más abundantes en los medios naturales son frecuentemente nuevas para la ciencia o poco conocidas desde el punto de vista de su conducta, porque no acuden a trampas de luz o no son fáciles de criar en laboratorio.

Estas lagunas en nuestro conocimiento deberían llenarse siguiendo líneas de investigación que parezcan potencialmente fructíferas, inspiradas por hipótesis como la de las depositadoras y las transportadoras. Estas investigaciones deberían integrar sistemática, filogenética y conductas ecológicas de especies silvestres, en orden a obtener más razonables y sintéticas conclusiones evolutivas. Dichas conclusiones deberían, a su vez, arrojar luz sobre el origen y las características de las especies domésticas, ayudando a diseñar estrategias potentes de control y eliminación.

## BIBLIOGRAFÍA

- ABED, D., BROSSUT, R. & FARINE, J. P., 1993. Evidence for sex pheromones produced by males and females in *Blatta orientalis* (Dictyoptera, Blattidae). *J. Chem. Ecol.*, **19**: 2831-2853.
- ABED, D., TOKRO, P., FARINE, J. P. & BROSSUT, R., 1993. Pheromones in *Blattella germanica* and *Blaberus craniifer* (Blaberoidea): glandular source, morphology and analyses of pheromonally released behaviours. *Chemoecology*, **4**: 46-54.
- ABED, D., FARINE, J. P., FRANÇOIS, J. & BROSSUT, R., 1995. Protein and aminoacid composition of the tergal gland secretions of *Blatta orientalis* and *Eurycotis floridana* (Dictyoptera: Blattidae). *Chemoecology*, **5/6**: 19-25.
- ALEXANDER, R. D., 1987. The evolution of cricket chirps. In: ELDREDGE (N.) (ed.), *The natural history reader in evolution*. Columbia University Press, New York: 79-86.
- BHOOPATHY, S., 1998. Incidence of parental care in the cockroach *Thorax porcellana* (Saravas) (Blaberidae: Blattaria). *Current Sci.*, **74**: 248-251.
- BREED, M. D., 1983. Cockroach mating systems. In: G WYNNE, D.T. & MORRIS, G.K. (eds.), *Orthopteran mating systems: Sexual competition in a diverse group of insects*. Westview Press, Boulder, Colorado: 268-284.
- BROSSUT, R., 1983. Allomonal secretions in cockroaches. *J. Chem. Ecol.*, **9**: 143-158.
- BROSSUT, R., NALEPA, C. A., BONNARD, O., LEQUERE, J. L. & FARINE, J. P., 1991. Tergal Glands of Male and Female *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera, Cryptocercidae) - Composition, Sexual Dimorphism, and Geographic Variation of Secretion. *J. Chem. Ecol.*, **17**: 823-831.
- BROSSUT, R. & ROTH, L. M., 1977. Tergal modifications associated with abdominal glandular cells in the Blattaria. *J. Morphol.*, **151**: 259-298.
- BROSSUT, R. & SRENG, L., 1985. L'univers chimique des blattes. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **90**: 1266-1280.
- BRUNNER VON WATTENWYL, C., 1865. *Nouveau système des Blattaires*. Vienne, 426 pp.
- CAMHI, J. M. & TOM, W., 1978. The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. I. Turning response to wind puffs. *J. Comp. Physiol.*, **128**: 193-201.
- CAMHI, J. M. & VOLMAN, S., 1978. The escape behavior of the cockroach *Periplaneta americana*. II. Detection of natural predators by air displacement. *J. Comp. Physiol.*, **128**: 203-212.
- CHOPARD, L., 1938. *La biologie des Orthoptères. XX. Encyclopédie entomologique*. Lechevalier, Paris, 541 pp.
- CLEVELAND, L. R., HALL, S. R., SANDERS, E. P. & COLLIER, J., 1934. The wood-feeding roach, *Cryptocercus*, its Protozoa and the symbiosis between Protozoa and roach. *Mem. Amer. Acad. Arts and Sc.*, **17**: 185-342.
- COCHRAN, D. G., 1985. Nitrogen excretion in cockroaches. *Ann. Rev. Entomol.*, **30**: 29-49.
- CORNWELL, P. B., 1968. *The cockroach*. Volume I. A laboratory insect and an industrial pest. Hutchinson Press, London, 391 pp.
- DECKER, T. N., JONES, T. A. & GOLD, R. E., 1989. Auditory thresholds in the American cockroach (Orthoptera/ Blattidae): Estimates using single-unit and compound-action potential recordings. *J. econ. Entomol.*, **82**: 687-691.
- DREISIG, H., 1971. Diurnal activity in the dusky cockroach, *Ectobius laponicus* L. (Blattodea). *Entomol. Scand.*, **2**: 132-138.
- EISNER, T., 1958. Spray mechanism of the cockroach *Diploptera punctata*. *Science*, **128**: 148-149.
- EVANS, L. D. & BREED, M. D., 1984. Segregation of cockroach nymphs into sibling groups. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **77**: 574-577.
- FARINE, J. P., SRENG, L. & BROSSUT, R., 1981. L'interattraction chez *Nauphoeta cinerea* (Insecta, Dictyoptera): mise en évidence et étude préliminaire de la phéromone grégaire. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **292**: 781-784.
- GÄDE, G., GRANDCOLAS, P. & KELLNER, R., 1997. Structural data on hypertrehalosaemic neuropeptides from *Cryptocercus punctulatus* and *Thereva petiveriana*: how do they fit into the phylogeny of cockroaches?. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **264**: 763-768.
- GAUTIER, J. Y. & DELEPORTE, P., 1986. Behavioural ecology of a forest living cockroach, *Lamproblatta albipalpus* in French Guiana. In: DRICKAMER L.C. (ed.), *Behavioral ecology and population ecology*. Privat, Toulouse: 17-22.
- GAUTIER, J. Y., DELEPORTE, P. & RIVAUT, C., 1988. Relationships between ecology and social behavior in cockroaches. In: SCHLOBODCHIKOFF (C.N.) (ed.), *The ecology of social behavior*. Academic Press, San Diego, 335-351.
- GRANDCOLAS, P., 1991. *Les Blattes de Guyane Française: structure du peuplement et étude éco-éthologique des Zetoborinae*. Thèse, Université Rennes I, 295 pp.
- GRANDCOLAS, P., 1993a. Monophylie et structure phylogénétique des [Blaberinae + Zetoborinae + Gyninae + Diploterinae] (Dictyoptera : Blaberoidea). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **29**: 195-222.
- GRANDCOLAS, P., 1993b. La position phylogénétique de *Miroblatta Shelford*, 1906 et l'évolution de la plicature des ailes chez les Blattes (Dictyoptera: Blattaria). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **29**: 345-349.
- GRANDCOLAS, P., 1993c. Habitats of solitary and gregarious species in the neotropical Zetoborinae (Insecta, Blattaria). *Stud. Neotrop. Fauna Env.*, **28**: 179-190.
- GRANDCOLAS, P., 1993d. The origin of biological diversity in a tropical cockroach lineage: a phylogenetic analysis of habitat choice and biome occupancy. *Acta Oecologica*, **14**: 259-270.
- GRANDCOLAS, P., 1994a. Phylogenetic systematics of the subfamily Polyphaginae, with the assignment of *Cryptocercus* Scudder, 1862 to this taxon (Blattaria, Blaberoidea, Polyphagidae). *Syst. Entomol.*, **19**: 145-158.
- GRANDCOLAS, P., 1994b. Les Blattes de la forêt tropicale de Guyane Française: structure du peuplement (Insecta, Dictyoptera, Blattaria). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **119**: 59-67.
- GRANDCOLAS, P., 1994c. La richesse spécifique des communautés de Blattes du sous-bois en forêt tropicale de Guyane Française. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **49**: 139-150.
- GRANDCOLAS, P., 1994d. Blattaria (Insecta: Dictyoptera) of Saudi Arabia: a preliminary report. In: BÜTTIKER, W. & KRUPP, F. (eds.), *Fauna of Saudi Arabia*. NCWCD, Pro Entomologia, Riyadh, Basle: 40-58.
- GRANDCOLAS, P., 1994e. Evidence for hypopharynx protrusion and presumptive water vapour absorption in *Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936 (Dictyoptera: Blattaria: Polyphaginae). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **30**: 361-362.
- GRANDCOLAS, P., 1995. Bionomics of a desert cockroach, *Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936 after the spring rainfalls in Saudi Arabia (Insecta, Blattaria, Polyphaginae). *J. Arid Environ.*, **31**: 325-334.
- GRANDCOLAS, P., 1996a. The phylogeny of cockroach families: a cladistic appraisal of morpho-anatomical data. *Can. J. Zool.*, **74**: 508-527.
- GRANDCOLAS, P., 1996b. Habitat and population structure of *Polyphaga aegyptiaca*. *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.)*, **32**: 201-205.
- GRANDCOLAS, P., 1997a. Is presocial behaviour evolutionarily reversible in cockroaches? *Ethol., Ecol. & Evol.*, **9**: 69-76.
- GRANDCOLAS, P., 1997b. Systématique phylogénétique de la sous-famille des Tryonicinae (Dictyoptera, Blattaria, Blattidae). In: NAJIT, J. & MATILE, L. (eds.), *Zoologia Neocaldonica*, volume 4, *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris*, **171**: 91-124.
- GRANDCOLAS, P., 1997c. *Gyna gloriosa*, a scavenger cockroach dependent on driver ants in Gabon. *Afr. J. Ecol.*, **35**: 167-171.
- GRANDCOLAS, P., 1997d. Habitat use and population structure of a polyphagine cockroach, *Ergaula capensis* (Saussure 1893) (Blattaria Polyphaginae) in Gabonese rainforest. *Trop. Zool.*, **10**: 215-222.
- GRANDCOLAS, P., 1997e. The monophyly of the subfamily Perisphaeriiinae (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Syst. Entomol.*, **22**: 123-130.
- GRANDCOLAS, P., 1997f. What did the ancestors of the woodroach *Cryptocercus* look like? A phylogenetic study of the origin of subsociality in the subfamily Polyphaginae (Dictyoptera, Blattaria). In: GRANDCOLAS (P.) (ed.), *The origin of biodiversity in Insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios*. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **173**: 231-252.
- GRANDCOLAS, P., 1998a. Domestic and non-domestic cockroaches: facts versus received ideas. *Rev. fr. Allergol.*, **38**: 833-838.
- GRANDCOLAS, P., 1998b. The evolutionary interplay of social behavior, resource use and anti-predator behavior in Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diploterinae cockroaches: a phylogenetic analysis. *Cladistics*, **14**: 117-127.

- GRANDCOLAS, P., 1999a. Systematics, endosymbiosis, and biogeography of *Cryptocercus clevelandi* and *C. punctulatus* (Blattaria: Polyphagidae) from North America: a phylogenetic perspective. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **92**: in press.
- GRANDCOLAS, P., 1999b. Reconstructing the past of *Cryptocercus* (Blattaria: Polyphagidae): phylogenetic histories and stories. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **92**: in press.
- GRANDCOLAS, P., DEJEAN, A. & DELEPORTE, P., 1996. The invading parthenogenetic cockroach: a natural history comment on Parker and Niklasson's study. *J. Evol. Biol.*, **9**: 1023-1026.
- GRANDCOLAS, P. & DELEPORTE, P., 1992. La position systématique de *Cryptocercus* Scudder, 1862 et ses implications évolutives. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **315**: 317-322.
- GRANDCOLAS, P. & DELEPORTE, P., 1994. Escape from predation by Army Ants in *Lanxoblatta* cockroach larvae (Insecta, Blattaria, Zetoborinae). *Biotropica*, **26**: 469-472.
- GRANDCOLAS, P. & DELEPORTE, P., 1998. Incubation of zigzag-shaped oothecae in some ovoviparous cockroaches *Gyna capucina* and *G. henrardi* (Blattaria: Blaberidae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **27**: 269-271.
- GRASSÉ, P. P. & NOIROT, C., 1959. L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. *Experientia*, **15**: 365-372.
- GRAVES, P. N., 1969. Spermatophores of the Blattaria. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **62**: 595-602.
- GREATHEAD, D. J. & GRANDCOLAS, P., 1995. A new host association for the Bombyliidae (Diptera): an *Exhyalanthrax* sp. reared from cockroach oothecae, *Heterogamisca chopardi* (Dictyoptera: Polyphagidae) in Saudi Arabia. *The Entomologist*, **114**: 91-98.
- GUTHRIE, D. M. & TINDALL, A. R., 1968. *The biology of the cockroach*. Edward Arnold, London, 408 pp.
- HARTMAN, H. B., BENNETT, L. P. & MOULTON, B. A., 1987. Anatomy of equilibrium receptors and cerci of the burrowing desert cockroach *Arenivaga* (Insecta, Blattodea). *Zoomorphology*, **107**: 81-87.
- HENNIG, W., 1981. *Insect phylogeny*. John Wiley & Sons, Chichester, 514 pp.
- HOWSE, P. E., 1962. The perception of vibration by the subgenual organ in *Zootermopsis angusticollis* Emerson and *Periplaneta americana* L. *Experientia*, **18**: 457-459.
- ICHINOSE, T. & ZENNYOJI, K., 1980. Defensive behavior of the cockroaches *Periplaneta fuliginosa* Serville and *P. japonica* Karny (Orthoptera: Blattidae) in relation to their viscous secretion. *Appl. Entomol. Zool.*, **15**: 400-408.
- KAMBHAMPATI, S., 1995. A phylogeny of cockroaches and related insects based on DNA sequence of mitochondrial ribosomal RNA genes. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA*, **92**: 2017-2020.
- KAMBHAMPATI, S., 1996. Phylogenetic relationship among cockroach families inferred from mitochondrial 12S rRNA gene sequence. *Syst. Entomol.*, **21**: 89-98.
- LEBECK, L. M., 1991. A review of the hymenopterous natural enemies of cockroaches with emphasis on biological control. *Entomophaga*, **36**: 335-352.
- LIECHTI, P. M. & BELL, W. J., 1975. Brooding behavior of the Cuban burrowing cockroach *Byrsotria fumigata*. *Insectes Sociaux*, **22**: 35-46.
- MATSUMOTO, T., 1992. Familial association, nymphal development and population density in the australian giant burrowing cockroach, *Macropanesthia rhinoceros* (Blattaria, Blaberidae). *Zool. Sci.*, **9**: 835-842.
- MCKITTRICK, F. A., 1964. Evolutionary study of cockroaches. *Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Mem.*, **389**: 1-197.
- MULLINS, D. E., KEIL, C. B. & WHITE, R. H., 1992. Maternal and Paternal Nitrogen Investment in *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera, Blattellidae). *J. Exp. Biol.*, **162**: 55-72.
- MULLINS, D. E. & COCHRAN, D. G., 1987. Nutritional ecology of cockroaches. In: SLANSKY, F. & RODRIGUEZ, J.G. (eds.), *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. John Wiley & Sons, New York: 885-902.
- MULLINS, D. E. & KEIL, C. B., 1980. Paternal investment of urates in cockroaches. *Nature*, **283**: 567-569.
- NAKAYAMA, Y., SUTO, C. & KUMADA, N., 1984. Further studies on the dispersion-inducing substances of the German cockroach, *Blattella germanica* (Linné) (Blattaria: Blattellidae). *Appl. Entomol. Zool.*, **19**: 227-236.
- NALEPA, C. A., 1984. Colony composition, protozoan transfer and some life history characteristics of the woodroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera : Cryptocercidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14**: 273-279.
- NALEPA, C. A., 1988. Cost of parental care in the woodroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera : Cryptocercidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **23**: 135-140.
- NALEPA, C. A., 1994. Nourishment and the origin of termite eusociality. In: HUNT, J. H. & NALEPA, C. A. (eds.), *Nourishment and evolution in insect societies*. Westview Press, Boulder, Colorado: 57-104.
- NALEPA, C. A. & BELL, W. J., 1997. Postovulation parental investment and parental care in cockroaches. In: CHOE, J. C. & CRESPI, B. J. (eds.), *The evolution of social behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge: 26-51.
- O'DONNELL, M. J., 1977. Hypopharyngeal bladders and frontal glands: Novel structures involved in water vapour absorption in the desert cockroach *Arenivaga investigata*. *Amer. Zool.*, **17**: 902.
- OTTE, D., 1977. Communication in Orthoptera. In: SEBEOK, T.A. - (ed.), *How animals communicate*. Indiana University Press, Bloomington: 334-361.
- PARKER, E. D., SELANDER, R. K., HUDSON, R. O. & LESTER, L. J., 1977. Genetic diversity in colonizing parthenogenetic cockroaches. *Evolution*, **31**: 836-842.
- PRINCIS, K., 1960. Zur systematik der Blattarien. *Eos*, **36**: 427-449.
- PRINCIS, K., 1965. Pars 7: Blattariae: Subordo Blaberoidea: Fam.: Oxyhaloidea, Panesthiidae, Cryptocercidae, Chorisoneuridae, Oulopterygidae, Diplopteridae, Anaplectidae, Archiblattidae, Nothoblattidae. In: M. BEIER (ed.), *Orthopterorum Catalogus*. Junk, 's-Gravenhage: 283-400.
- PRINCIS, K., 1971. Pars 14: Blattariae: Subordo Epilamproidea, Fam.: Ectobiidae. In: M. BEIER (ed.), *Orthopterorum Catalogus*. Junk, 's-Gravenhage: 1039-1224.
- REUBEN, L. V., 1988. *Some aspects of the bionomics of Trichoblasta sericea (Saussure) and Thorax porcellana (Saravas) (Blattaria)*. Ph.D. Thesis, Department of Zoology, Loyola College, Madras, India.
- RIVAUT, C. & DABOUINEAU, L., 1996. Weighting of different orientation sources in conflict experiments in *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera: Blattellidae). *Anim. Learn. Behav.*, **24**: 318-326.
- ROLLO, C. D., BORDEN, J. H. & CASEY, I. B., 1995. Endogenously produced repellent from american cockroach (Blattaria, Blattidae) - function in death recognition. *Environ. Entomol.*, **24**: 116-124.
- ROTH, L. M., 1967. Uricose glands in the accessory sex gland complex of male Blattaria. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60**: 1203-1211.
- ROTH, L. M., 1968. Oothecae of the Blattaria. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **61**: 83-111.
- ROTH, L. M., 1970. Evolution and taxonomic significance of reproduction in Blattaria. *Ann. Rev. Entomol.*, **15**: 75-96.
- ROTH, L. M., 1971. Additions to the oothecae, uricose glands, ovarioles, and tergal glands of Blattaria. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **64**: 127-141.
- ROTH, L. M., 1973. Brazilian cockroaches found in birds' nests, with description of new genera and species. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **75**: 1-27.
- ROTH, L. M., 1977. A taxonomic revision of the Panesthiinae of the world. I. The Panesthiinae of Australia (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Aust. J. Zool. Suppl. Ser.*, **48**: 1-112.
- ROTH, L. M., 1979a. A taxonomic revision of the Panesthiinae of the World. II. The genus *Salganea* Stål, *Microdnia* Kirby and *Caeparia* Stål (Dictyoptera, Blattaria : Blaberidae). *Aust. J. Zool. Suppl. Ser.*, **69**: 1-201.
- ROTH, L. M., 1979b. A taxonomic revision of the Panesthiinae of the World. III. The genera *Panesthia* Serville and *Miopanesthia* Serville (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Aust. J. Zool. Suppl. Ser.*, **74**: 1-276.
- ROTH, L. M., 1981. The mother-offspring relationship of some Blaberid cockroaches (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **83**: 390-398.

- ROTH, L. M., 1982. A taxonomic revision of the Panesthiinae of the world . IV. The genus *Ancaudellia* Shaw, with additions to parts I-III, and a general discussion of distribution and relationships of the components of the subfamily (Dict). *Aust. J. Zool. Suppl. Ser.*, **82**: 1-142.
- ROTH, L. M., 1989. *Sliferia*, a new ovoviviparous cockroach genus (Blattellidae) and the evolution of ovoviviparity in Blattaria (Dictyoptera). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **91**: 441-451.
- ROTH, L. M., 1993. The genus *Macrocerca* Hanitsch with descriptions of new species (Blattaria, Blattidae: Macrocerinae, subfam. n.). *Entomol. Scand.*, **24**: 343-360.
- ROTH, L. M., 1994. New Queensland cockroaches of *Macrocerca* Hanitsch and *Periplaneta* Burmeister (Blattidae). *Mem. Queensland Mus.*, **35**: 225-233.
- ROTH, L. M., 1996. The cockroach genera *Anaplecta*, *Anaplectella*, *Anaplectoidea*, and *Malaccina* (Blattaria, Blattellidae: Anaplectinae and Blattellinae). *Orient. Insect.*, **30**: 301-372.
- ROTH, L. M. & ALSOP, D. W., 1978. Toxins of Blattaria. In: BETTINI S. (ed.) *Arthropod venoms*. Springer Verlag, Berlin: 465-487.
- ROTH, L. M. & BARTH, R. H., 1964. The control of sexual receptivity in female cockroaches. *J. Insect Physiol.*, **10**: 965-975.
- ROTH, L. M. & DATEO, G. P., 1966. A sex pheromone produced by the male of the cockroach *Nauphoeta cinerea*. *J. Insect Physiol.*, **12**: 255-265.
- ROTH, L. M. & HAHN, W., 1964. Size of new-born larva of cockroaches incubating eggs internally. *J. Insect Physiol.*, **10**: 65-72.
- ROTH, L. M. & HARTMAN, H. B., 1967. Sound production and its evolutionary significance in the Blattaria. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60**: 740-752.
- ROTH, L. M. & SLIFER, E. H., 1973. Spheroid sense organs on the cerci of polyphagid cockroaches (Blattaria: Polyphagidae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.*, **2**: 13-24.
- ROTH, L. M. & WILLIS, E. R., 1954. The reproduction of cockroaches. *Smithson. Misc. Coll.*, **122**: 1-49.
- ROTH, L. M. & WILLIS, E. R., 1956. Parthenogenesis in cockroaches. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **49**: 195-204.
- ROTH, L. M. & WILLIS, E. R., 1960. The biotic associations of cockroaches. *Smithson. Misc. Coll.*, **141**: 1-470.
- ROTH, L. M. & WILLIS, E. R., 1961. A study of bisexual and parthenogenetic strains of *Pycnoscelus surinamensis*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **54**: 12-25.
- RUGG, D. & ROSE, H. A., 1984. Reproductive biology of some australian cockroaches (Blattodea: Blaberidae). *J. Aust. Entomol. Soc.*, **23**: 113-117.
- RUGG, D. & ROSE, H. A., 1991. Biology of *Macropanesthia rhinoceros* Saussure (Dictyoptera, Blaberidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **84**: 575-582.
- RUST, M. K., OWENS, J. M. & REIERSON, D. A. eds., 1995. *Understanding and controlling the German cockroach*. Oxford University Press, New York, 430 pp.
- SCHAL, C. & BELL, W. J., 1982. Ecological correlates of paternal investment of urates in a tropical cockroach. *Science*, **218**: 170-173.
- SCHAL, C. & BELL, W. J., 1985. Calling behavior in females cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). *J. Kans. Entomol. Soc.*, **58**: 261-268.
- SCHAL, C. & BELL, W. J., 1986. Vertical community structure and resource utilization in neotropical forest cockroaches. *Ecol. Entomol.*, **11**: 411-423.
- SCHAL, C. FRASER, J. & BELL, W. J., 1982. Disturbance stridulation and chemical defence in nymphs of the tropical cockroach *Megaloblatta blaberooides*. *J. Insect Physiol.*, **28**: 541-552.
- SCHAL, C. GAUTIER, J. Y. & BELL, W. J., 1984. Behavioural ecology of cockroaches. *Biol. Rev.*, **59**: 209-254.
- SEELINGER, G. & SEELINGER, U., 1983. On the social organization, alarm and fighting in the primitive cockroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder. *Z. Tierpsychol.*, **61**: 315-333.
- SHAW, S. R., 1994. Detection of airborne sound by a cockroach "vibration receptor": a possible missing link in insect auditory evolution. *J. Exp. Biol.*, **193**: 13-47.
- STAY, B. & ROTH, L. M., 1958. The reproductive behavior of *Diploptera punctata* (Blattaria; Diplopteridae). In: *Proc. Tenth Int. Congr. Entomol.*, **1956**. Vol. 2. 547-552.
- STEARNS, S. C., 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, **51**: 3-47.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J., 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 547 pp.
- VAWTER, L., 1991. *Evolution of blattoid insects and of the small subunit ribosomal RNA gene*. Ph. D. Thesis, University of Michigan, Ann Arbor, 163 pp.
- WHITMAN, D. W., BLUM, M. S. & ALSOP, D. W., 1990. Allomones: chemicals for defense. In: EVANS, D.L. & SCHMIDT, J.O. - (eds.), *Insect defenses. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators*. State University of New York Press, Albany: 289-351.
- WILLIAMS, G. C., 1966. *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, 307 pp.

## Evolution and Phylogeny of Arthropoda

---

### THE ORIGIN OF DIVERSITY IN COCKROACHES: A PHYLOGENETIC PERSPECTIVE OF SOCIALITY, REPRODUCTION, COMMUNICATION, AND ECOLOGY

Philippe Grandcolas

#### **Introduction**

Cockroaches are most often characterised with studies dealing with a few domestic pests or laboratory models whose attributes are believed to be representative of the whole order. Cockroaches are also considered to have retained "primitive" and/or generalised features and their origin is generally dated back to the Paleozoic era and (Cornwell, 1968; Guthrie & Tindall, 1968; Rust & Owens, 1995).

Unfortunately, the whole picture is biased and misleading (Grandcolas, 1996a, 1998a). Domestic or laboratory cockroaches are only a few tens of species belonging to four among six families. They appear poorly diverse when they are compared to the four thousand species described (Princis, 1971). Pests and "laboratory white rats" cannot be considered as a representative sample of cockroach diversity (Grandcolas, 1998a), inasmuch as their own field habits are not known in an actual natural context (Roth & Willis, 1960; Schal et al., 1984).

The Paleozoic datation of cockroach origin is no more established. This datation is based on the so-called "cockroaches with ovipositors", which are extremely abundant fossils of this period (e.g., Roth, 1970, 1989). Unfortunately, these fossils are poorly authenticated, since their only obvious characteristic – the external ovipositor – is not a synapomorphy of cockroaches sensu stricto or Dictyoptera sensu lato (Hennig, 1981; Grandcolas, 1996a). To our best present knowledge, "cockroaches with ovipositors" should be merely considered as extinct and particular relatives of Dictyoptera or Orthoptera than close relatives of cockroaches. Anyway, the earliest ascertained fossil cockroaches only date back to the Mesozoic era, which is a very common date of origin for a large group of insects.

This brief critical account evidences that cockroaches are indeed poorly known. Except for their reproductive behaviour which has gained extensive knowledge from L.M. Roth's classical studies (Roth, 1970, 1989, and many references therein), it is quite difficult to generalise any finding to the whole group (Grandcolas, 1996a). I first examine the phylogenetic relationships of cockroach families to provide a framework for understanding cockroach diversity. Then, I describe the diversity of structures and behaviours in cockroaches, and I emphasise on how far the origin of this diversity can be traced back using phylogenetic analysis. Finally, I point out some promising research directions.

#### **Phylogenetic relationships between families: A framework for understanding cockroach diversity**

##### **Searching for a phylogenetic tree**

The evolutionist study of McKittrick (1964) has changed most concepts of higher taxa and their relationships, by comparison with previous systems (e.g., Brunner von Wattenwyl, 1865; Princis, 1960). Because it was the first general account using anatomy and morphology (and tentatively the behaviour), it has considerably increased the level of knowledge on cockroaches.

Following this study, most authors recognised five families (Fig. 1). Only the family *Cryptocercidae* was small and monogenic while other families were large and worldwide-distributed groups. Concerning the genus *Cryptocercus* Scudder, 1862, McKittrick (1964) mainly followed the current opinion of "relictness" and "primitiveness". According to Cleveland et al. (1934) and Grassé & Noirot (1959), this genus was considered as a kind of "missing link" between cockroaches and termites, because it harbours intestinal Protista and is xylophagous like the so-called "lower" termites. McKittrick's (1964) analysis gained support from Roth's (1970) studies of reproduction which mainly

established that McKittrick's families seemed homogeneous regarding reproductive modes and correlates.

I recently presented a cladistic appraisal of morpho-anatomical data for testing the phylogenetic and evolutionary hypothesis of McKittrick (1964), revising her characters and providing many additional ones (Grandcolas, 1996a). This appraisal confirms most of McKittrick's (1964) concepts of families, even if they cannot be retrieved with the phylogenetic analysis of her sole data set (Fig. 2).

Two main systematic novelties were introduced by my study (Grandcolas, 1996a). First, the family Polyphagidae is paraphyletic and the genus *Cryptocercus* Scudder, 1862 (previously *Cryptocercidae*) should be assigned to the family (Grandcolas & Deleporte, 1992; Grandcolas, 1994a). Second, the family Blattellidae sensu McKittrick (1964) is paraphyletic (a point already visible on her hand-made genealogical tree, see Fig. 1) and should be divided into several families, one of which, the Pseudophyllodromiidae, being more related to the family Blaberidae than to other blattellids. By the way, the monophyly of cockroaches was also revised by Grandcolas (1996a) who recorded that five apomorphic states of character define the group relative to mantids and termites: 1: head opistognathous, 2: ootheca deposited after sclerotisation, 3: form of paraprocts V-shaped in cross section, 4: proventriculus symmetry bilateral, 5: terga VIII and IX shortened (I ask the reader to look at my original paper for full citations of characters and of their origins).

At the same time, several molecular studies have made available new phylogenetic data. Gädé et al. (1997) studied trehalosemic peptides from corpora cardiaca of varied cockroaches, mantids and termites. These small peptides totally corroborated my morphology-based appraisal, since it exists peptides particular to each cockroach family or group of families; especially, the peptide of *Cryptocercus* Scudder 1862 is the same than the polyphagid's one.

Vawter (1991), Kambhampati (1995, 1996) produced phylogenetic trees based on short rARN sequences which were incongruent with each other and with any other hypothesis ever produced, so that their validity can be seriously questioned. In particular, it appears that Kambhampati's (1996) results, bearing on all cockroach families, do not resist to small changes in sequence alignment, outgroup and taxon sample (Grandcolas & D'Haese, submitted).

At the present time, the phylogenetic hypothesis shown on the Figure 2 is thus the most strongly corroborated (Grandcolas, 1996a, 1999a,b). An analysis in combination of all data sets is in preparation (Grandcolas et al., in prep.).

This phylogenetic hypothesis can be used to derive evolutionary histories of characters of interest in cockroaches, given that they are not polymorphic in all families (e.g., Grandcolas, 1996a, 1997a, 1998b).

##### **A glimpse to cockroach families and their characteristics**

Only a very brief overview of morphology can be given concerning the six cockroach families, because they are very large groups of hundreds of species showing an extreme diversity. In addition to the apomorphic characters defining these families for which full definitions and citations can be found in Grandcolas (1996a), some peculiar but not necessarily apomorphic traits are provided to describe better these groups. Some examples of taxa belonging to each family can be found in the next section bearing on habitats and field habits. The name of valid subfamilies is mentioned for each family, with in addition any recent and useful taxonomic and/or phylogenetic study. The subfamilies of the

family Blattellidae have been given a more detailed treatment because they were considered at the same rank than the families Anaplectidae and Pseudophyllodromiidae in McKittrick (1964).

- **Family Blattidae**

- Recognised subfamilies: Blattinae, Polyzosteriinae, Lamproblattinae, Tryonicinae (Grandcolas, 1997b), Macrocercinae (Roth, 1993, 1994).
- Conspicuous characters: Size medium, often dark-coloured (even if sometimes brightly coloured), subgenital plate often symmetrical, often with abdominal tergal or sternal allomonal glands, not rotating their oothecae after extrusion.
- Apomorphies: male genital sclerite L1 small and weakly sclerotised, R2 folded and jointed, R3d fork-like, L2d and L2v long and protruding, ventral phallomere narrowed, fan-like fold of hind wings after six first rami, when it exists (polymorphic); six groups of Malpighian tubules.

- **Family Polyphagidae**

- Recognised subfamilies: Polyphaginae (Grandcolas, 1994a), Euthyrraphinae, Holocompsinae, Tiviinae, Latindiinae.
- Conspicuous characters: Size medium in Polyphaginae to small in other subfamilies, clypeus most often inflated and plesiomorphically divided into post- and anteclypeus, wing folding most often plesiomorphic (vannus folding on the fore fields), coloration often brownish or tawny yellow, not rotating their oothecae after extrusion or rotating it in an autapomorphic way.
- Apomorphies: male genital sclerite R2 with two tubercles, L2v arch-shaped, L1 thick-lipped edges, L1 turned on ejaculatory opening, apical apodema of L1 curved, paraprocts with basal and internal membranous area, straight, long and narrow paratergites, one or two groups of Malpighian tubules.

- **Family Anaplectidae**

- Recognised subfamilies: Anaplectinae (Roth, 1996)
- Conspicuous characters: Small size, hind wings transversely folded, body and wing outline most often drop-shaped, giving them often a beetle-like aspect, not rotating their oothecae after extrusion.
- Apomorphies: long and straight setae on pronotum, strong and sharp apophysis on anterior arch, transverse folding of hind wings (homoplasic with some Polyphagidae and Pseudophyllodromiidae), vannus with two short successive dichotomies on its first vein.

- **Family Pseudophyllodromiidae**

- Recognised subfamilies: Pseudophyllodromiinae.
- Conspicuous characters: Medium to small size, virtually impossible to distinguish from Blattellinae at first visual inspection, often blattelloid-shaped (wings longer than the abdomen, body slender on long legs, long antennae, small triangular head, etc.), not rotating their oothecae after extrusion.
- Apomorphies: L3d ring-shaped, R3v horseshoe.

- **Family Blaberidae**

- Recognised subfamilies: Blaberinae (Grandcolas, 1993a), Zetoborinae (Grandcolas, 1993a), Gyninae (Grandcolas, 1993a), Diptopterinae (Grandcolas, 1993a), Epilamprinae (Grandcolas, 1993b), Perisphaeriinae (Grandcolas, 1997e), Oxyhaloinae, Panesthiinae (Roth, 1977, 1979a, 1979b, 1982), Pycnoscelinae, Panchlorinae.
- Conspicuous characters: Very large to small size (generally large size), high diversity of shapes and colours, most often lacking the most striking plesiomorphies (clypeus or wing folding, etc.) that can be sometimes observed in other families (a point which probably explained that many authors gradistically qualified this family as "evolved"), mostly restricted to tropical areas; all ovoviparous, rotating and retracting their oothecae into their abdominal brood sac.
- Apomorphies: three groups of Malpighian tubules, abdominal brood sac (homoplastic with some Blattellinae and Pseudophyllodromiinae), R3v small, first vein of the vannus with many basal rami, tracheae very important and vesicle-shaped.

- **Family Blattellidae**

- Recognised subfamilies: as detailed below.
- Conspicuous characters: Large to small size, often vir-

tually impossible to distinguish from Pseudophyllodromiidae at first visual inspection, except for females whose oothecae are already rotated, often blattelloid-shaped (wings longer than the abdomen, body slender on long legs, long antennae, small triangular head, etc.).

- Apomorphies: cleft of sclerite R2 directed forward.

- **Subfamily Blattellinae**

- Conspicuous characters: medium to small size.
- Apomorphies: vestibular sclerite small, laterosternites IX in crosspieces narrow.
- Distribution: worldwide.

- **Subfamily Nyctiborinae**

- Conspicuous characters: large to medium size; often brightly coloured with a conspicuous cuticular "fair hairiness" (specific setae, cf. below),
- Apomorphies: depressed setae with a herringbone pattern, R2 with an elongated lateral branch connected to R3d (homoplasic with some Blattellinae), L1 hook-like.
- Distribution: neotropical.

- **Subfamily Ectobiinae**

- Conspicuous characters: small size.
- Apomorphies: elongated L1 and R3v, apical triangle curled up (homoplasic with some Blattellinae), single and short distal ramus on first vein of vannus, fan-like fold after only two first rami (polymorphic).
- Distribution: Palaearctic, palaeotropical and Australian, extending to temperate areas.

## Behavioural and ecological diversity

### Habitats and field habits

Even if they are especially abundant and diverse in the tropics, cockroaches from every family can be found in every biome and habitat from temperate to equatorial regions, from deserts to rainforests, from the underground to the canopy (see for example the accounts in Roth & Willis [1960], in Schal et al. [1984] and in Grandcolas [1994b; 1994c, 1994d]). Most species are nocturnal, except some species living at the ground level in tropical forests or in temperate areas, according respectively to Schal & Bell (1986) and Grandcolas (1994b), or to Dreisig (1971).

As a matter of diversity and richness, some estimates have been provided for the Amazonian fauna in French Guiana. Repeated sampling with nocturnal visual observation showed that more than 60 cockroach species inhabit the understory of rainforest (Fig. 3, from Grandcolas, 1994c). The whole cockroach community comprises many more species (more than 200) which can be sorted in 11 different highly specialised guilds (Table 1, from Grandcolas, 1994b).

I present here six contrasted examples from different geographical areas to stress the diversity of field habits and habitats.

### *Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936 (Polyphagidae, Polyphaginae) (Fig. 4)

This species from Saudi Arabia belongs to a genus widespread in the Middle East and in North Africa (Grandcolas, 1994d). In Saudi Arabia, it occurs in deserts at medium altitudes and burrows gregariously in the sand beneath cushion shrubs (Grandcolas, 1995). This species is very abundant and the population densities are as high as 0.42 individuals/m<sup>2</sup>. As some other polyphagid cockroaches, it is able to absorb water vapour directly from the atmosphere owing to a sophisticated cephalic apparatus (O'Donnell, 1977; Grandcolas, 1994e) and can find his way within loose sand, using its specialised cercal gravity receptors (Roth & Slifer, 1973; Hartman et al., 1987). The oothecae are deposited directly in the sand, without any coating or gluing on the substratum.

### *Euthyrrhapha* spp. (Polyphagidae, Euthyrraphinae) (Fig. 5)

The species of this african genus inhabit the senescent parts of termite nests in African tropical forests. Adults and larvae are found crawling in dust and termite faeces in the old termite galleries. They never have contacts with termites and only utilise the galleries as a shelter and a source of food.

These particular life habits are similar to those of Holocompsinae, a related subfamily in the neotropics. As most polyphagids (except *Latindia* Stål, 1858), they deposit oothecae in the dust without gluing them. Surprisingly, the larvae hatch from oothecae by making a hole in the sclerotised wall, instead of opening together the dorsal keel (Roth & Willis, 1960; pers. obs.).

*Phortioeca nimba* (Burmeister, 1838)  
(Blaberidae, Zetoborinae) (Fig. 6)

This neotropical genus belongs to the ovoviparous family Blaberidae. The larvae are gregarious beneath the loose bark of living trees, at any level along the trunk (Grandcolas, 1993c). They comprise small groups which forage sometimes at the trunk surface. They spread when they are adults. The larval body surface is ornamented with a very high number of sensorial setae inserted onto cuticular towers (Grandcolas, 1993a), which probably permit them to detect any vibration in the bark fragment.

*Derocalymma* spp.  
(Blaberidae, Perisphaeriinae) (Fig. 7)

In Africa, *Derocalymma* spp. are found grasping on the bark of large or very small standing trees in forests and in open woodlands (Grandcolas, 1997c). Small populations are found on some trees from the basis of the trunk to the branches, without any obligatory aggregations of larvae, contrary to other bark-living Blaberidae (e.g., Grandcolas, 1993c).

*Lauraesilpha mearetoi* Grandcolas, 1997  
(Blattidae, Tryonicinae) (Fig. 8)

This Neocaledonian genus only comprises solitary and xylophagous species, most often found in small dead branches in the understory of tropical forests (Grandcolas, 1997b). They make small tunnels in soft wood, which are filled behind them by their faeces. Oothecae are deposited at the surface of the trunk, beneath the bark. The xylophagy of this taxon does not involve symbiotic intestinal Protista, except endocommensal Ciliates.

*Xestoblatta cavicola* Grandcolas, 1992  
(Blattellidae, Blattellinae) (Fig. 9)

This gregarious Guianese species inhabits the treeholes (and occasionally the caves with bat guano). They are found as well in old hollowed strangling *Ficus* whose host tree has disappeared (trunks with many openings) as in treeholes with one or two openings (usually *Vouacapoua americana* which become hollowed when aging, or any other species with a large cavity). The aggregations are mixed groups with adults and larvae foraging on the wall of the cavities. They deposit their oothecae not a long time after extrusion and glued them into the vertical substratum. They escape readily when alerted by wind puffs perceived with their cerci receptors. This species is related to the Central American *X. immaculata* Hebard, 1919, both being cavigicolous and gregarious and differing from the other species of the genus, solitary and living in the ground litter.

From a phylogenetic point of view, the life habits do not appear similar in large clades such as families or subfamilies and thus evolutionarily stable. On the contrary, they changed repeatedly and homoplastically in clades which radiated on particular continents, probably during the Cainozoic. One example can be presented in the family Blaberidae with the clade [Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae], whose habitats are very diverse and mostly homoplastic among different continental radiations (Fig. 10, according to Grandcolas, 1993d, 1998b). For the record, the subfamilies Zetoborinae and Blaberinae are neotropical, the subfamily Gyninae is African and the subfamily Diplopterinae is Australasian.

#### Social behaviour

The occurrence of gregarism and subsocial behaviour in cockroaches is well-known (Chopard, 1938; Roth & Willis, 1960; Gautier et al., 1988; Nalepa & Bell, 1997). The term "gregarism" is however a black box, underemphasising a considerable diversity of behaviours. According to population structure of

gregarious species, one can already predict at first glance that several kinds of gregarism occur in cockroaches. Many ovoviparous species from the family Blaberidae show aggregations involving the female and the larvae together at the beginning (Fig. 11, "brooding behaviour", Liechti & Bell, 1975) and then only the larvae together. These aggregations can be very short-lived, as it has been demonstrated in a solitary species (Grandcolas, 1993c), or much more long-lived, during the whole larval life for gregarious species (Fig. 12; Farine et al., 1981; Grandcolas, 1993c, 1995, 1996b, 1997c,d). These aggregations are not necessarily families, since several aggregations of siblings can partly merge and remain stable (Evans & Breed, 1984).

Some other species show mixed-group gregarism, where adults and larvae are aggregated together, being or not parents and siblings. The domestic species *Periplaneta americana* Linnaeus, 1758 or *Blattella germanica* Linnaeus, 1758 are famous examples of this behaviour. This behaviour is also known from feral species in the field: in the family Polyphagidae (*Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936, *Polyphaga aegyptiaca* Linnaeus, 1758, Grandcolas, 1995, 1996b), in the family Blaberidae (e.g., *Schultesia lampyridiformis* Roth, 1973, according to Roth, 1973), in the family Blattellidae (e.g., *Xestoblatta cavicola* Grandcolas, 1992, according to Grandcolas, 1991) or in the family Blattidae (e.g., *Lamproblatta albipalpus* Hebard, 1919, according to Gautier & Deleporte, 1986).

The evolution of gregarious behaviour may have been favoured by some reproductive characteristics of cockroaches (Grandcolas, 1996a; Nalepa & Bell, 1997): in ovoviparous species, mother and larvae are already together at the brood birth and are placed ipso facto in the condition of aggregation. This is not true for oviparous species whose oothecae are abandoned after deposition. In this last case, Gautier et al. (1988) have also emphasised on the possible role of resource use to select for aggregations: patchy resources and confined habitats may have favoured the evolution of social behaviour. This evolutionary interaction has been corroborated with some modifications by Grandcolas (1998b) who showed that ancestral and exaptive gregarious habits have probably permitted a blaberid clade to adapt to patchy resources and confined habitats.

Subsocial behaviour is also diverse (Nalepa, 1994; Nalepa & Bell, 1997): it has been mostly found in ovoviparous Blaberidae species (Roth, 1981; Reuben, 1988; Rugg & Rose, 1991; Matsumoto, 1992; Bhoopathy, 1998) but also exist in one oviparous genus (*Cryptocercus punctulatus* Scudder, 1862, Cleveland et al., 1934; Seelinger & Seelinger, 1983; Nalepa, 1984). Females can provide food or shelter or both of them to their brood. Shelter can be either the wings of the female (e.g., *Thorax porcellana* Saussure, 1862, Fig. 13) or a burrow in the ground or a tunnel in dead wood. Food can be either digestive fluids together with symbionts or the secretion of specialised glands. Grandcolas (1997f) has suggested that the appearance of subsocial behavior could have been favoured in gregarious clades by the ancestral and thus pre-existing behavioural correlates of the gregarious behaviour, namely tolerance to crowding and interattraction.

Finally, solitary behaviour often occurs in cockroaches but its significance has been little discussed, although it is highly needed to compare it with gregarism from an evolutionary point of view (Gautier et al., 1988; Grandcolas, 1997a). As far as they are studied, solitary cockroaches seem to disperse quite rapidly after their birth and not to show inter-attraction. At least in two cases, solitary behaviour homoplasically issued from evolutionary reversals of gregarious behaviour (Fig. 14, Grandcolas, 1997a, 1998b). A future and risky challenge in cockroach research could be to search for some species being ancestrally solitary.

#### Anti-predator behaviour

Diverse behaviours are displayed by cockroaches against predators. The most well-known defense of cockroaches is chemical (Whitman et al., 1990). Many different allomonal or alarm glands exist (Roth & Alsop, 1978; Brossut, 1983), either on the pleura, or on the abdominal spiracles, or on the abdominal sternal or tergal membranes. Allomones are especially efficient at deterring some non-swarming predators (e.g., Eisner, 1958). Another chemical way to deter non-swarming predators is the secretion of viscous products by the last terga, which is sticky enough to stop predators (Ichinosé & Sennyojo, 1980; Abed et al.,

1995). Several signals may also be combined, such as sound emission, tergal viscous secretion and striking colouration in the central american *Megaloblatta blaberoides* (Walker, 1871) (Schal et al., 1982; Fig. 15).

Others defensive behaviours are less well-known. The most common but not the less advantageous is the freezing posture ("feigning dead") displayed by many different cockroach species. It has been shown that this posture can be very efficient in front of swarming predators, especially in comparison with allomonal products which would not be present in adequate quantity to repel all predators. The cockroach *Lanxoblatte emarginata* (Burmeister, 1838) escaped army ants in the Guiane forest because of its freezing posture and lacked the allomonal tracheal gland present in some other Zetoborinae (Grandcolas & Deleporte, 1994; Grandcolas, 1998d) (Fig. 16). Anti-predator behaviours can also involve burrowing rapidly in a substratum, or a combination of burrowing and freezing, or rapidly flying and diving into the ground litter (Schal & Bell, 1986; Grandcolas, 1991), or turning and running (Camhi & Tom, 1978), etc.

Concerning anti-predator behaviours, observations in the field of non-domestic species are absolutely needed to truly validate the function of the observed behaviour in front of natural and normal predators.

### Communication

Cockroaches have often been characterised by their pheromonal communication compared to the mainly acoustic communication of Orthoptera (e.g., Otte, 1977; Alexander, 1987): gregarism or sex pheromones are diverse and have obviously prominent roles in cockroach behaviour (e.g., Brossut & Roth, 1977; Brossut & Sreng, 1985; Abed, Tokro et al., 1993). Recently, some authors have also described dispersal pheromones (forcing individuals to leave and to disperse from aggregations) and necromones (repellent odours from dead bodies) whose roles are less ascertained and generalised (Nakayama et al., 1984; Rollo et al., 1995).

Classically, reproduction takes place in cockroaches with one sex attracting the other with long range sex pheromone (either male or female or both sexes, Roth & Willis, 1954; Roth & Dateo, 1966; Schal & Bell, 1985; Abed et al., 1993), then the female feeding on male aphrodisiacs and the male initiating the copulation. The traditional view was that only females have a sex pheromone and call males except in the subfamily Oxyhaloinae (e.g., Breed, 1983) has been recently challenged by the discovery that some Blattidae species have sex pheromones in both males and females (Abed et al., 1993). A similar conclusion will probably be attained concerning the family Polyphagidae (Brossut et al., 1991, pers. obs.). These new data permit to hypothesise that, ancestrally, both sexes had sex pheromones for calling behaviour in cockroaches and that one major loss of male sex pheromone occurred, followed by a reversal and a loss of female sex pheromone in the blaberid subfamily Oxyhaloinae (Fig. 17). This inferred history is probably not very robust, according to the very poor knowledge about cockroach sex pheromone (e.g., the calling behaviour and glands in Anaplectidae and Ectobiinae are virtually unknown), however it has the merit to set the arena for future studies. A major assumption implied in this inference is that calling behaviour could have been evolutionarily inherited as a function, even if the glands and the products in the different families are not homologous (Abed et al., 1993). Function conservation along with changes in the relevant organs lead to hypothesise the occurrence of exaptation in pheromonal glands. How glands and pheromones are replacing each other during the evolution when the vital function of calling continuously should have remained efficient? Some glands could have assured plesiomorphic roles and coexisted with sexual pheromonal glands before to become themselves sexual pheromonal when the latter disappeared or assumed other roles. This should be demonstrated when such crossed combinations of glands are found in extant cockroaches.

However, sound or vibration emission and reception are not so uncommon in cockroaches (Howse, 1962; Roth & Hartman, 1967; Decker et al., 1989; Shaw, 1994) and there is good evidence in some particular species for the use of vibratory information in the reproductive behaviour (Roth & Hartman, 1967) and in escape group behaviour (Grandcolas, 1991). In the same way, visual perception is not useless in these mostly nocturnal insects which are able to detect and to use visual signals even in dark environments (Rivault & Dabouineau, 1996).

Escape behaviour in some running species is also mediated by the specialised cercal receptors detecting air displacement (e.g., Camhi & Volman, 1978). These receptors have been studied in laboratory experiments and their role has been hypothesised to deal with detecting predators. Undoubtedly, they also detect air displacement produced by conspecifics and they may be found to serve on purpose of communication in the future.

### Reproduction

Two reproductive characters are highly peculiar to cockroaches: they lay their eggs clustered in oothecae which are deposited after sclerotisation (Fig. 18; Roth, 1968) and they have evolved repeatedly toward ovoviparity so that these oothecae are retracted in a brood sac for internal incubation (Roth, 1970; Grandcolas, 1996a). In this last case, oothecae are regressed (Fig. 19) and first instar larvae are dropped by the female (Fig. 11). Diverse particular modalities derived from this general scheme. One species, *Diploptera punctata* (Eschscholtz, 1822) (Blaberidae), has been found viviparous because it provides the incubating oothecae with some milk (Stay & Roth, 1958). In some species of *Geoscapheus* Tepper, 1893 (Blaberidae, Panesthiinae), the oothecal membrane has disappeared and eggs are driven separately into the brood sac (Rugg & Rose, 1984). Some species of *Gyna* Brunner von Wattenwyl, 1865 (Blaberidae) retracted very large oothecae zigzag-folded into the brood sac (Grandcolas & Deleporte, 1998).

Again, these different characteristics have evolved homoplastically. Roth (1970) presented a gradistic view of the evolution of reproduction, which ranked cockroach groups from oviparity in Polyphagidae, Blattidae, Anaplectidae, Pseudophyllodromiidae families, Nyctiborinae and Ectobiinae subfamilies, to advanced oviparity in Blattellinae subfamily (keeping oothecae attached at the abdomen and exchanging water) and finally to ovoviparity and viviparity in the family Blaberidae. But he found himself splendid examples of convergent and infrequent ovoviparity in the families Pseudophyllodromiidae and Blattellidae (Roth, 1982, 1989, 1995). Mapped onto a phylogenetic tree, these reproductive modes appear clearly homoplastic and "advanced oviparity" preceded ovoviparity only once, in some Blattellinae species, suggesting that there is not a necessary "evolutionary progression" and "internalisation" of reproductive modes (Fig. 20, adapted from Grandcolas, 1996a). Anyway, because oviparous species have evolved highly complicated kinds of egg care (gluing, coating, excavating, etc.; Fig. 18) they cannot be considered a priori less sophisticated or "evolved" or "adapted" than ovoviparous species in this respect (Grandcolas, 1996a).

I considered that there exist two possibly adaptive zones according to reproductive characteristics which are paraphyletically distributed within cockroaches: *depositors* that maximise fecundity and *carriers* that maximise brood survival (Table 2). Depositors comprise all oviparous families, Blattidae, Polyphagidae, Anaplectidae, and in addition, strictly oviparous taxa from polymorphic families Pseudophyllodromiidae and Blattellidae (Fig. 20). Carriers comprise "advanced oviparous" and ovoviparous taxa from polymorphic families Pseudophyllodromiidae, Blattellidae and the ovoviparous/viviparous family Blaberidae (Fig. 20). A single and notable exception to this distribution (Schal et al., 1984) is the polyphagid woodroach *Cryptocercus* Scudder, 1862 whose unique subsocial behaviour is more similar to the carrier-like strategy: this is the only known oviparous cockroach to care its offspring (Cleveland et al., 1934; Seelinger & Seelinger, 1983; Nalepa, 1984), a characteristic which has been often related to its intestinal symbiosis and to the subsequent need to transfer symbionts to the offspring (e.g., Nalepa, 1988). These two potential adaptive zones have probably determined many subsequent evolutionary trends. These hypotheses are elaborated in the next section as many promising research directions.

The symbiotic bacteria of the fat body are also worth of consideration for analysing cockroach reproductive biology. These symbionts are present in every cockroach examined (Roth & Willis, 1960) and thus can be considered as ancestral to cockroaches (see Grassé & Noirot, 1959 for such an hypothesis). These bacteria are involved in peculiar metabolism pathways which permit urates to be re-utilised: instead of being complete wastes as in other uricotelic animals, urates are utilised as valuable nitrogen-rich compounds (Cochran, 1985; Mullins &

Cochran, 1987). In this context, they are indeed used as a nuptial gift coating the spermatophore of many Blattellidae, Pseudophyllodromiidae and Blaberidae (Roth & Dateo, 1964; Roth, 1967, 1971; Graves, 1969; Mullins & Keil, 1980; Schal & Bell, 1982; Mullins et al., 1992). This unusual paternal investment is plausibly appeared three times convergently in the clade (Blattellidae (Pseudophyllodromiidae + Blaberidae), subsequently to the ancestral bacterial symbiosis, to explain both polymorphism in Pseudophyllodromiidae, Blaberidae and Blattellinae and lack in Nyctiborinae (Fig. 21). Another phylogenetic pattern a little more costly in terms of ad hoc hypotheses could involve one ancestral appearance followed by four disappearances.

Additionally, parthenogenetic reproduction occurred in cockroaches, either totally facultative in several families (Roth & Willis, 1956) or obligatory in several clones of *Pycnoscelus* Scudder, 1862 (family Blaberidae, Pycnoscelinae; Roth & Willis, 1961; Parker et al., 1977; Grandcolas et al., 1996).

### Using possibly adaptive zones to predict useful research directions

Forty years ago, Roth & Willis (1960) argued that cockroaches except a few domestic species are poorly known. Schal et al. (1984) reiterated this statement concerning the life habits of cockroaches in the field. Today, this statement is unfortunately still appropriate (Grandcolas, 1998a), because few people have worked or presently work in this direction.

To increase the level of knowledge on cockroaches, we dramatically need integrated studies taking into account systematics, field ecology and behavioural studies. These studies should be carefully carried out in promising research directions, taking into account the existing general framework of knowledge. This framework is provided by both the phylogeny and the basic working hypothesis separating cockroaches into two differently possibly adapted groups, the depositors and the carriers. This framework is considered rather a heuristic background that helps to ask the good questions than a strictly defined and fixed classification.

### Social behaviour

More carriers than depositors display social behaviour (see above the section "social behaviour") (Grandcolas, 1996a). That means that the aggregation of the brood birth and the female have played a critical role in the evolution of social behaviour. The behavioural characteristics of these aggregations should be emphasised to better understand the first stages of social evolution in cockroaches. This is the most urgent and promising and research direction to understand the evolution of social behaviour in cockroaches.

### Life history

Contrary to some assumptions by Schal et al. (1984), depositors and carriers have not been necessarily involved in r- and K-selection, respectively. These authors stated that the viviparous *Diptoptera* Saussure, 1864 (Blaberidae, Diptopterinae) and the subsocial ovoviparous *Perisphaerus* Serville, 1831 are "extreme K-selected species with high levels of parental care". This is to adopt a syncretic view of r and K strategies and to confuse high parental investment with fitting to the environment carrying capacity ("K"). A species can increase its populations against adverse conditions (climate, predators, parasites) either when producing a lot of offsprings or when maximising their survival. High parental investment can contribute to increase the intrinsic rate of population increase ("r"). In this perspective, the viviparous *Diptoptera* Saussure, 1864 appears merely r-selected. This species spreads in the whole Pacific region, occurring from Hawaiian to Pasuan Islands (Princis, 1965), attesting of a very high colonisation potential (in turn attesting of high rates of population increase). Females give birth to broods of few but very large larvae (Roth & Hahn, 1964; Schal et al., 1984). That could allow this species to avoid the high mortality rates associated with the usually small first instar larvae, to increase the brood survival, and to significantly contribute to the population increase (explaining by the way its high colonising ability). This is indeed a classical scenario mentioned to explain the occurrence of viviparity in general (Williams, 1966; Stearns, 1976).

To avoid misinterpretations, any research in the framework of life history strategies should have concern for the precise characteristics of the categories of depositors and carriers, and should not just derive hypothetically these characteristics from classical notions of life history strategies. Here, the dichotomy of depositors versus carriers serves more for refuting simplistic hypotheses than for proposing a correlated dichotomy between life history strategies.

### Parasitism of eggs

The dichotomy depositors/carriers also determines the rate of egg parasitism. The parasites attack the oothecae which are not carried by the female, i.e. the oothecae of the depositors (cf. Roth & Willis, 1960). This was the reason why Roth (1970) thought that ovoviparity is especially favourable to cockroaches: it could protect them totally against egg parasites. Conversely, many depositors have evolved elaborated behaviours of ootheca protection and it has never been assessed if some of these behaviours definitely protect the oothecae. Most studies of parasitism dealt with domestic species and Hymenoptera (Lebeck, 1991) and, to my knowledge, only case of parasitism in natural conditions has been identified (Grandcolas, 1995; Greathead & Grandcolas, 1995). It should be necessary to check if the ootheca concealment (burrowing, etc.) is really advantageous to cockroaches, this cannot be studied with most domestic species which have no opportunity to excavate any substratum in human dwellings and whose oothecal parasites are perhaps not natural ones. Parasitism is one of the most promising hypothesis of selective pressure responsible for the success of the carrier strategy (formulated by Roth [1989] in the context of ovoviparity versus oviparity).

### Mating systems and sperm competition

A few notions must be specified concerning cockroach reproduction. Once mated, females are able to fecundate many oothecae. In the field, because of reduced life expectancy compared to laboratory conditions, females probably need to be mated only once to be able to insure the fecundation of all the oothecae that they have time to produce during their adult life. Females which carry oothecae are not receptive and *never* accept copulation (e.g., Roth & Barth, 1964). Carriers transport their oothecae a longer time per natura, a time during which copulation is no more possible. Female receptivity is restored during a very short time after the brood is dropped in ovoviparous species or after the ootheca is deposited (ready to hatch) in "advanced" oviparous species. Females rapidly initiate another ovarian cycle and become again unresponsive. According to these notions, female cockroaches have the following mating pattern: "potentially multiple mating with a cyclic receptivity" (Thornhill & Alcock, 1983). Actually, the phases of receptivity in carriers are so short-lived (a few days) relative to phases of non-receptivity (about three weeks) that they can be considered *de facto* as single-mating females. In depositors, the two phases of the receptivity cycle are more similar so that depositors can be considered having really potential multiple mating with a cyclic receptivity. Several predictions issue from this statement.

First, paternity confidence can be high only in carriers, so that postinsemination sperm competition can be high only in depositors: copulatory plugs or mate-guarding should be found more often in these cockroaches (a possible case of plug in subfamily Tryonicinae, Blattidae, Grandcolas [1997b] and the report of different means of spermatophore attachment to female genitalia by Graves, [1969]).

Second, paternal investment should be higher in carriers, because of high confidence paternity. Theoretically, sex role reversal should occur especially in carriers if paternal investment is sufficiently higher than maternal one. A series of unclear correlations can be exposed in this respect. In insects, the calling behaviour is generally considered as being most often the attribute of the male sex which is submitted to mate choice (Thornhill & Alcock, 1983). In cockroaches, long distance calling is basically either a female or a mixed attribute (Fig. 16). I submit the proposal that the situation is reverse in cockroaches: the long distance calling sex could be also potentially the sex making mate choice because pheromonal calling is not as expensive (cost in terms of energy) as it is for acoustic calling: making choice means that it is necessary to attract. A reversal

occurred in the subfamily Oxyhaloinae of the family Blaberidae (Fig. 16), where males are calling. This reversal could be related to a higher paternal investment in this group, leading to mate choice by males. Several peculiar and intriguing characters of the Oxyhaloinae male spermatophore and female genitalia (elongated, deposited in a true bursa copulatrix, according to Graves, 1969) should be further studied to determine if they indicate that the investment is higher in terms of mating effort (and ipso facto parental effort for these species of carriers). Also, despite many works dealing with reproductive behaviour, it has never been assessed, to my knowledge, what is the sex making choice. According to these conjectures, the subfamily Oxyhaloinae should be studied further.

### Conclusion

Thanks to the many new data provided by previous workers whose best example is Louis Roth and his various studies in reproductive biology, we are now close to be able to provide reasonable evolutionary hypotheses concerning several aspects of cockroach biology. After this first exploratory research phase, this is no more time to study any taxon at random. We must now base cockroach research onto the statements issued from these exploratory studies, and especially to document the systematics

and the life habits of poorly known representatives of the different cockroach families. Some entire families as Anaplectidae or entire subfamilies as most of Polyphagid ones are very poorly known and these gaps prevent to derive robust phylogenetic patterns for several traits of interest (Figs 17 and 21). Surprisingly, the most common or trivial behaviours are often the most poorly known, perhaps because they were not striking enough for scientists. For example, the ecology of subsocial behaviour has been well documented in several cockroach species, the ecology of gregarism has been studied a few times and the ecology of solitariness only once (see above, the section social behaviour). Similarly, the most abundant species in the natural biota are often new to science or poorly known from the point of view of their behaviour because they were not attracted to light traps or not easily maintained in laboratory cultures.

These gaps in knowledge should be filled, using potentially fruitful research directions provided by general hypotheses alike those of depositors and carriers. These researches should integrate phylogenetic systematics and behavioural ecology in feral species, in order to obtain more reasonable and synthetic evolutionary conclusions. These conclusions should also provide in turn useful insights into the origin and the characteristics of domestic species, helping to devise powerful control and suppression strategies.