



A Review of the Taxonomy and Phylogeny of Termites (Isoptera) 【Review article】

等翅目之分類與親緣關係綜述【綜合論述】

Chun-Chun Tsai^{1*}, and Chin-Seng Chen²

蔡淳淳^{1*}、陳錦生²

*通訊作者E-mail : chuntsai@mt.au.edu.tw

Received: 2011/01/12 Accepted: 2011/03/08 Available online: 2010/03/01

Abstract

Termites, sometimes called white ants, are a group of eusocial insects in the order Isoptera, which is comprised of about 281 genera and more than 2,600 described species. They have a profound ecological significance in the tropics. At present, 7 families and 14 subfamilies are recognized. There are 17 termite species from 12 genera belonging to four families listed in Taiwan. This study recommends a revision of the classification of Isoptera based on phylogenetic results. The present classification, which has been used since 1972 has been stable, but a rearrangement of some taxa is needed. At the evolutionary level, the phylogenetic hypotheses proposed for Isoptera have several weaknesses, such as a lack of cladistic analysis, too few characters, and poor taxon sampling. Termites were found to be a monophyletic group, and Mastotermitidae are generally accepted as the basal family. Their relationships with other insects remain unclear. Recent advances in molecular techniques, cladistic analyses and increased cooperation among scientists using different characteristics will provide a resolution of these problems.

摘要

全世界已記錄的白蟻約有 281 屬 2,600 種，在熱帶生態系統中扮演著極重要的角色。綜合往昔文獻記載，等翅目共分 7 科 14 亞科，台灣則有 4 科 12 屬 17 種的紀錄。目前使用的分類系統建立於 1972 年，此系統堪稱完整，但仍有些分類單元的位階需要調整。等翅目的親緣假說從演化的層面上來看，仍有一些缺點，如：缺乏支序學分析、使用太少的特徵或分類單元等，但一般學者仍然接受等翅目是一個單系群，澳白蟻科為最原始的一個科的觀點。雖然白蟻與其他昆蟲的關係尚未釐清，近年來因為分子鑑定技術發達，加上許多學者間結合多種特徵進行支序分析的合作成果，已可以解決分類與親緣關係建立上的一些問題。

Key words: Isoptera, taxonomy, phylogeny

關鍵詞: 等翅目、分類、親緣關係。

Full Text: [PDF\(0.44 MB\)](#)

下載其它卷期全文 Browse all articles in archive: <http://entsocjournal.yabee.com.tw>

等翅目之分類與親緣關係綜述

蔡淳淳^{1*}、陳錦生²

¹ 真理大學休閒遊憩事業學系 72147 台南市麻豆區北勢里北勢寮 70-11 號

² 長榮大學生物科技學系 71101 台南市歸仁區大潭里長榮路一段 396 號

摘要

全世界已記錄的白蟻約有 281 屬 2,600 種，在熱帶生態系統中扮演著極重要的角色。綜合往昔文獻記載，等翅目共分 7 科 14 亞科，台灣則有 4 科 12 屬 17 種的紀錄。目前使用的分類系統建立於 1972 年，此系統堪稱完整，但仍有些分類單元的位階需要調整。等翅目的親緣假說從演化的層面上來看，仍有一些缺點，如：缺乏支序學分析、使用太少的特徵或分類單元等，但一般學者仍然接受等翅目是一個單系群，澳白蟻科為最原始的一個科的觀點。雖然白蟻與其他昆蟲的關係尚未釐清，近年來因為分子鑑定技術發達，加上許多學者間結合多種特徵進行支序分析的合作成果，已可以解決分類與親緣關係建立上的一些問題。

關鍵詞：等翅目、分類、親緣關係。

前言

白蟻為古老的社會性昆蟲，在昆蟲分類學上，因其前後翅形相似，故其目名稱為等翅目 (Isoptera)；又因其外形似蟻，而體色較淡近乎白色，故稱白蟻。其英文稱 white-ants 或 termites，德文為 weisse ameisen，法文為 fourmis blanches，都意指白色的蟻。

全世界已記錄的白蟻約有 281 屬 2,600 種。雖然白蟻的分類研究看似容易，其新種發表的速率大約是以每年 24 種持續進行，但大

多數的研究都只是描述新種，且不因為同物異名現象而有所改變。不同地理區的發表速率也大不相同，少有分類的修訂專論，也缺少檢索表的建立或是與相近種的探討。不同地理區域投入的工作量也不同，如：北半球溫帶地區的種類大多已被描述，但熱帶地區仍有許多未知的種類，如：婆羅洲、喀麥隆、剛果及蓋亞納等地的野外調查，都可發現 14~44% 是未被描述的物種，因此可知許多地區因為地處偏遠，缺少調查紀錄。

白蟻廣泛分布於熱帶與亞熱帶地區，主要

*論文聯繫人

Corresponding email: chuntsai@mt.au.edu.tw

分布於熱帶地區，以取食植物纖維素為主，因此常造成農業與林業的危害，與人類的農業活動、森林分布以及建築結構關係密切；有些種類的白蟻會啃咬 PVC 材質的地下電纜線，造成電線短路 (Tsai et al., 2003)，引起經濟損失，故為重要的經濟害蟲。與其它昆蟲一樣，並非所有的白蟻都是影響人類的害蟲，在全世界目前已記錄的種類中，約有 183 種 (少於 10%) 會危害建築物，但只有 83 種會造成嚴重危害 (Edwards and Mill, 1986)。事實上，白蟻在生態系統中扮演著極重要的分解者角色，促進物質分解與加速能量循環，並為其他生物創造棲息環境。

等翅目分類歷史

白蟻的分類地位曾經有過多次的變動，根據 Roonwal and Chhotani (1989) 指出，白蟻的分類歷史可以分為四個階段，每個階段都有其主要結果。第一個階段為 1758 年之前，代表著作為林奈 (Linnaeus) 的《*Systema Naturae*》，第二階段為 1759~1858 年，代表作為 Hagen 於 1858 年發表的《*Monographie der Termiten*》，第三階段為 1859~1949 年，代表作為《*Catalog of the Termites (Isoptera) of the World*》由 Snyder 於 1949 年發表，第四階段為 1950 年以後至今，主要論述如下。

林奈最早只觀察到兵蟻與工蟻，故在 1758 年的著作《*Systema Nature*》中將白蟻歸類於無翅目 (Aptera) 白蟻屬 (*Termes*)。Fabriau 最初將白蟻列入螞蟻一類，直到 1781 年改列入脈翅目 (Neuroptera) Latremitina；Latreille 於 1802 年把林奈的白蟻種類與嚼蟲合併為一個科 Termitina；Bruile 在 1832 年將白蟻自脈翅

目中分出，與足絲蟻合成另外一目，為 Isopteres；1895 年 Comstock 才確立了等翅目 Isoptera (Snyder, 1949)。

Desneux 於 1904 年將全目納於白蟻科 (Termitidae) 之一科中，下分澳白蟻亞科 (Mastotermitinae)、木白蟻亞科 (Calotermitinae) 及白蟻亞科 (Termitinae) 三個亞科。1909 年 Silvestri 將全目分為澳白蟻科 (Mastotermitidae) 及白蟻科 (Termitidae) 兩科，之後 Banks、Light 及 Sjöstedt 陸續修正為澳白蟻科 (Mastotermitidae)、草白蟻科 (Hodotermitidae)、木白蟻科 (Kalotermitidae) (或 Calotermitidae)、鼻白蟻科 (Rhinotermitidae) 及白蟻科 (Termitidae) 等 5 科 (Yi, 1954)。

現代的白蟻分類系統則是依據瑞典學者 Holmgren (1911, 1912) 年提出的系統而發展出來的。Holmgren 的分類系統將等翅目分為 4 科 9 亞科 32 屬及 12 亞屬，分別為澳白蟻科 (Mastotermitidae)、草白蟻科 (Protermitidae) (= Hodotermitidae, Termopsidae, Kalotermitidae)、鼻白蟻科 Mesotermitidae (= Rhinotermitidae) 與白蟻科 Metatermitidae (= Termitidae)，其分類依據為一些明顯的形態特徵，許多特徵仍沿用至今。

Snyder 沿用 Holmgren 的分類系統並加以修改後在 1949 年發表了《*Catalog of the Termites (Isoptera) of the World*》，他將白蟻分為 5 科：澳白蟻科、草白蟻科、木白蟻科、鼻白蟻科與白蟻科及 14 亞科，這樣的分法已廣被接受。Grassé 於 1949 年提議，基於形態與生物學特徵，將草白蟻科 (Hodotermitidae) 分為草白蟻科 (Hodotermitidae) 與原白蟻科 (Termopsidae) 兩科。

Emerson (1965) 依據一個來自巴西的單系屬 (monotypic genus) *Serritermes* 區分出第七科，即齒白蟻科 (Serritermitidae)。

Sands (1972) 針對非洲白蟻科中無兵蟻階級的頂白蟻亞科 (Apicotermiteinae) 進行研究，這應該是近 50 年來最重要的修訂專論。在此之前，非洲無兵蟻的種類只有一屬 43 種，Sands 利用新的特徵將其分為 16 屬 60 種，稱為 *Anoplotermes* 群。

Grassé (1986) 發表綜合性的分類結果，比較了現生的 7 科 14 亞科 226 屬，而 Roonwal and Chhotani (1989) 則將白蟻分為 9 科 12 亞科，但此系統並沒有廣被接受；Kambhampati and Eggleton (2000) 的回顧文章中則將現生白蟻整理為 7 科 11 亞科 281 屬，目前多採用此分類系統。

台灣的白蟻分類

台灣的白蟻分類開始於 1895 年日本侵佔台灣之後，至光復前由日人完成。先後有松村松年、新渡戶稻雄、大島正滿、素木得一、牧茂市郎、朴澤三二、Ligt 及三輪勇四郎等來台，進行白蟻相關研究，其中素木得一與大島正滿皆曾整理台灣白蟻的種類 (Chu, 1973)。首篇報告為時任職於台灣總督府土木局之大島正滿於 1909 年發表，在第一回白蟻調查報告中，記述關於白蟻的一般生態習性以及台灣白蟻種類的初步調查，之後陸續於 1911 年、1912 年及 1914 年發表第二、三、四回白蟻調查報告。光復後，Tu (1954) 依據 Holmgren 的分類系統，並參考 Hozawa、Holmgren、Oshima and Mak (1919) 的報告中，將台灣的白蟻分為 3 科 8 屬 15 種。Tu (1955) 參考大島正滿的著作，進一步以 Snyder 的系統，修正其 1954 年的著作，將台灣的白蟻分為 3 科 11 屬 14 種。Morimoto (1968) 重新鑑定台灣與日本的散白蟻屬 (*Reticulitermes*)，該屬計 4 種。

Chung and Chen (1994) 整理台灣白蟻的文獻，歸納記錄 4 科 12 屬 16 種，並製作兵蟻檢索表。Tsai (2003) 利用形態特徵，可將目前所採集到的白蟻區分為 4 科 12 屬 16 種白蟻，包括一新記錄屬，楹白蟻屬 (*Incisitermes*)，以及一新記錄種，格斯特家白蟻 (*Coptotermes gestroi*) (Tsai and Chen, 2003)。綜合往昔文獻記載，目前台灣等翅目有 4 科 12 屬 17 種 (Tu, 1955; Chung and Chen, 1994; Tsai, 2003; Li et al., 2009)。

分類特徵

所有的分類工作都必須基於自然的且穩定的特徵，往昔的研究都是利用固定的形態特徵進行分類研究，這樣的方式以現代的觀點來看已經不是非常穩定，需要更新更有力的方法來提升分類學的研究價值。傳統的白蟻形態分類可以使用的特徵不多，大多利用兵蟻、工蟻以及有翅成蟲的大顎，以及觸角、胸部或是翅膀的特徵 (Krishna, 1961; Ahmad, 1965)，有的學者嘗試利用工蟻的大顎特徵 (Sands, 1998)，或是腸道結構 (Johnson, 1979; Roisin et al., 1996; Roisin and Pasteels, 1996; Donovan et al., 2000) 來鑑定，但實際上工蟻可以使用的特徵還是很少。雖然 Donovan et al. (2000) 已經建立了較完整的等翅目親緣分析，但是形態分類還是無法解決所有的白蟻分類問題。

昆蟲的表皮碳氫化合物具有許多生理以及行為上的功能，且具有辨識的功能，昆蟲辨識系統的功能可以幫助昆蟲區分相同與不同的物種，以及性別辨識。許多研究顯示利用氣相色層分析及質譜儀可以區分出昆蟲的表皮碳氫化合物，其具有種間差異與性別差異 (Hamilton and Service, 1983; Phillips et

al., 1988; Chen *et al.*, 1990; Haverty *et al.*, 1990), 在昆蟲辨識系統以及分類上可以提供有效的特徵，且可以應用於白蟻分類上 (e.g., Bagine *et al.*, 1994; Haverty *et al.*, 1996, 2000; Tsai and Chen, 1999, 2003; Page *et al.*, 2002; Tsai, 2003)，在社會性昆蟲亦發現具有群體差異與階級差異 (Carlson and Brenner, 1988)。

過去 30 年來，親緣關係與系統演化的發展因為分子技術的進步而有了重大的改變，現今萃取 DNA 序列的方法越來越便利，分析 DNA 序列的成本越來越低，更能獲得有效的且大量的分子資訊，因此可以廣泛使用 DNA 序列分析資料以及更先進的資料分析方法，提供更多特徵來估計系統發育的關係。

各科概述

本文依 Kambhampati and Eggleton (2000) 的分類系統，分別對各科作概略簡述：

澳白蟻科 (Mastotermitidae) 在許多方面而言是白蟻中最原始的科，由牠的起源、後翅較大的臀域、團塊狀的卵塊以及生殖孔等特徵，都顯示和蜚蠊關係密切。現生種蜚蠊 *Cryptocercus punctulatus* Scudder 是一種半社會性無翅的食木蜚蠊，與澳白蟻科的關係最近。澳洲的 *Mastotermes darwiniensis* Forggatt 為這一科唯一的現生種，而此屬在歐洲及北美也有發現第三紀始新世化石種 (Krishna, 1970)。

木白蟻科 (Kalotermitidae) 因為多在木材中築巢且沒有接觸土壤，故稱為乾木白蟻。本科是由澳白蟻科演化而來，這兩科具有一些共同的特徵，包括成蟲大顎齒列相似，左大顎只有兩顆緣齒 (marginal teeth)，跗節具有褥狀墊 (arolium)，但木白蟻科有少數屬不具有

褥狀墊，具有單眼，腸道中皆有鞭毛蟲，胫節具棘及頂距 (Ahmad, 1950; Krishna, 1961)。木白蟻科在演化上具有一些不尋常的特徵，它屬於演化路徑的終點，沒有新的科是從它衍生出來，其過渡形態並沒有滅絕，而是以活化石的形式存在，連接現生種與化石種間的關係。兵蟻的頭部外型為平頭的 (truncated 或 phragmatic)，是此科獨特的特徵，為一種形態上的防禦適應，用來塞住木頭的洞口。原本分有兩個亞科，Krishna (1961) 將其合併為一科，其中有 4 個屬 (*Eoterpes*, *Prokalotermes*, *Proelectrotermes* 及 *Electrotermes*) 全為化石種，5 個現生屬 (*Neotermes*, *Kalotermes*, *Calcaritermes*, *Incisitermes* 及 *Cryptotermes*) 含化石種，*Eoterpes* 是這一科最原始的屬。木白蟻科有兩條主要的系統發育路線，一群與祖裔關係較近，特徵為成蟲左大顎第三緣齒前端切口與第二齒的後端切口等長，另一群的第三緣齒前端切口較長。木白蟻主要取食潮濕或腐朽的木材，並不會構築特別的蟻巢結構，在被取食過的木料空間活動，群巢數量不大，具有兵蟻，無真正的工蟻階級，工蟻的工作由熟齡幼蟻（又稱偽工蟻 *pseudergates* 或 *pseudoworkers*）負責，雖然外形還是像幼蟻，但行為上與高等白蟻的工蟻極為相似。

草白蟻科 (Hodotermitidae) 在某些方面比澳白蟻科更原始，例如：有兩屬成蟲左大顎和蜚蠊一樣具有三緣齒，因此假設由已滅絕的種類演化出草白蟻科與澳白蟻科，因此兩者共同擁有的原始特徵為具有單眼及跗節 5 節。Snyder (1949) 將此科分為 *Termopsinae*、*Protermitinae*、*Stolotermitinae* 及 *Hodotermitinae* 四個亞科，Grassé (1949) 提議基於形態與生物學特徵，將草白蟻科分為草白蟻科與原白蟻科兩科（包括 *Termopsinae*、*Protermitinae* 與

Stolotermitinae)。原白蟻科生存於溫帶地區腐爛木材中，而草白蟻科為沙漠與大草原中的收割者 (harvester)，成蟲觸角節數以及兵蟻單眼的大小與色素也不同。Emerson (1968) 認為 *Hodotermes* 以及其他 *Hodotermitinae* 相近屬有些特徵與 *Termopsinae* 更相似，認為應該是 *Hodotermitinae* 與 *Termopsinae* 之間的橋樑，Grassé (1949) 與 Emerson (1968) 皆認為 *Hodotermes* 以及其他相近屬為不同的系統發育分支，故將其獨立成為一科。

原白蟻科 (Termopsidae) 原來屬於草白蟻科時為最原始的亞科，只分布在北半球溫帶地區，*Archotermopsisy* 為最原始的屬，其現生種的齒列是現生白蟻中最原始的，*Hodotermopsis* 居中，*Zootermopsis* 則是最進化的屬。

Ahmad (1950) 認為**鼻白蟻科 (Rhinotermitidae)** 是從已經滅絕的草白蟻科演化出來，因為成蟲及工蟻的左大顎具有三顆緣齒以及擁有單眼。Emerson (1955) 由特有種以及廣布種的分布情形推測此科白蟻的起源中心應該是東洋區。此科共有 7 亞科，家白蟻亞科 (*Coptotermitinae*) 是最原始的亞科，其中只有家白蟻屬 (*Coptotermes*) 單一屬，家白蟻屬廣泛分布於熱帶地區，且因為人類的活動而廣布於全世界。*Heterotermitinae* 是由家白蟻亞科演化出來的，其中散白蟻 (*Reticulitermes*) 屬於溫帶種類。鼻白蟻亞科 (*Rhinotermitinae*) 則是最特別的亞科，成蟲膨大的頭盾及鞍型的前胸背板是進化的特徵，此亞科中較顯著的演化趨勢為由單型兵蟻變成兵蟻二型，具有單型兵蟻的類群中以原鼻白蟻 (*Prorhinotermes*) 為最原始，具有兵蟻二型類群則以 *Schedorhinotermes* 為最原始。

齒白蟻科 (Serritermitidae) 最早被 Holmgren 歸在鼻白蟻科，因為具有較大的前胸背板、較大的前翅鱗以及翅膜的網狀結構等特徵，很早就從 *Heterotermitinae* 這個分支中分群出來，Ahmad (1950) 將 *Serritermitinae* 從鼻白蟻科獨立出來成為一科的理由，是基於成蟲與工蟻的齒列以及兵蟻長而呈鋸齒狀大顎這兩個高度特化特徵。Emerson (1965) 認為 *Serritermitinae* 既不屬於鼻白蟻科也不適合放在白蟻科，因為成蟲與工蟻的齒列和這兩科截然不同。其端齒具有極大的切口且左右大顎的緣齒極度退化，雖然親緣關係並不明確，因為與鼻白蟻科都具有較大的前翅鱗以及兵蟻大而無色素的單眼這兩個較原始的特徵，所以傾向認為是由早期的鼻白蟻科分支出來 (Krishna, 1970)。

白蟻科 (Termitidae) 是等翅目中最大的一科，又稱為高等白蟻 (higher termites)，共有 4 個亞科 (大白蟻亞科 *Macrotermitinae*，頂白蟻亞科 *Apicotermitinae*，白蟻亞科 *Termitinae* 與象白蟻亞科 *Nasutitermitinae*)，約包含 85% 的現生屬。大白蟻亞科被視為自然分出的一科，象白蟻亞科被認為是唯一的單系群 (monophyletic group)，鉤白蟻群 (*Amitermitinae* group) 的分群則有點疑問，但是卻是白蟻科中最原始的類群，由鼻白蟻科分化而來。Grassé and Noirot (1954) 以腸道特徵區將白蟻亞科與鉤白蟻群其中幾屬分出，成立新的一亞科，頂白蟻亞科 (*Apicotermitinae*)，這樣的分群一開始並不被接受，直到 Sands (1972) 確認了鉤白蟻群的分群之後才定案。白蟻亞科的特有性非常高，由兵蟻大顎形式分為兩群，揮砍 (slash) 型與鉗咬 (snapping) 型。Ahmad (1950) 認為鉗咬型是由揮砍型演化而來，鉗咬型大顎又分為對稱型與不對稱型兩種，不對稱型則是由對稱

型演化而來。大白蟻亞科為會培養真菌的大白蟻，14 屬中有 11 屬出現在熱帶非洲區 (Afrotropical)，7 屬只分布在非洲，包括最原始的屬 *Acanthotermes* 與 *Pseudocanthotermes*、最進化的 *Macrotermes*。土白蟻屬 (*Odontotermes*) 與小白蟻屬 (*Microtermes*) 則在中新世 (Miocene) 時散佈到東洋區，而土白蟻屬只分布到菲律賓，澳洲與幾內亞地區並無發現。象白蟻亞科廣泛分布於熱帶地區，是白蟻科中最高度特化的亞科，也是等翅目中最大的亞科。Emerson (1945) 與 Ahmad (1950) 認為象白蟻亞科與大白蟻亞科的關係很近，但不是由大白蟻亞科演化出來的，而是兩者擁有共同的祖先，應該起源自新熱帶區 (Neotropical)。其最大的特徵是兵蟻的大顎退化，頭部腺體開口特化成鼻狀 (snout 或 nasus)，防禦機制就是由鼻狀開口噴出或擠出令敵人不適且黏稠的液體。象鼻兵蟻可能有兩條不同的發育路線，較原始的一群擁有具鉗咬功能的大顎，由鼻狀結構分泌較少的化學物質，較分化的一群其大顎退化且無功能，但鼻狀結構高度特化。

等翅目的系統發育

過去有多位學者利用分析形態特徵，提出關於白蟻的系統發育假說，其中最大的爭議在於不同學者建立的系統中使用的科以及亞科的數量有所不同，以及科、亞科與屬的關係。多數學者皆同意澳白蟻科的白蟻是現存白蟻中較原始的一群 (basal lineage)，但是低等白蟻 (lower termite) 中其他幾科的關係就有點爭議，尤其是木白蟻科、草白蟻科與原白蟻科。有學者認為原白蟻科較木白蟻科來的原始，但有學者認為澳白蟻科與木白蟻科為姐妹科，原白蟻科和其他科屬於另一群系。

研究白蟻現存物種系統分類的學者通常遭遇的兩大困難，第一是大部分的研究中使用的分類特徵太少，有的分析只利用不同階級的大顎特徵，有的再加上一些翅膀、觸角及胸部的特徵，有些只利用腸道特徵。第二是缺少嚴謹的支序分析的特徵，有些研究沒有使用足夠的特徵就進行分析，因此也無法明確分析出是否為單系群，因此研究分析的結果都不算完整。

有些研究使用具有功能性的特徵進行分析，但是白蟻的親緣關係常因為白蟻的多樣性，以及不同階級之間特別的形態及行為而難以建立。利用化石標本研究白蟻演化的過程中發現，常常缺少具有重要親緣關係資訊的特徵，或是找到之後被修改。經過多次修改後的特徵，無論是形態或是分子特徵，都可能影響了演化路徑的描述，而形成現生的狀態，因此親緣關係樹的距離就可能因而高估或低估了，導致無法建立真正的親緣關係。化石種類的階級、行為及發育的特殊性以及現生種的多樣性都不易觀察，則是第二個困難處。此外，由不同階級的特徵所建立出的親緣關係也不一定合適。無論白蟻的形態特化對於探討白蟻演化而言是有利還是阻礙，都值得利用不同且獨立的特徵組合以及支序學分析來建立現生物種的親緣關係假說。

關於白蟻形態、生理、發育以及行為的演化問題都尚未釐清，比如說曾有學者討論過白蟻科大顎形態的演化，但是從未有後續研究對於這樣的想法進行驗證。相同的討論情形也出現在象白蟻亞科的大顎形態的演化假說，大約有 45 屬的象白蟻兵蟻大顎退化，但是頭部腺體開口特化成鼻狀，其他的屬的兵蟻則依然具有有功能的大顎，吻基 (rostrum) 發育成各種形式，有的包圍窗點 (fontanelle) 成卵圓狀突脊，有的形成狹長的管子，長度甚至超過頭

長。Holmgren (1912) 假設象鼻兵蟻演化自大顎兵蟻，但 Emerson (1941) 與 Ahmad (1950) 則認為象鼻兵蟻是演化自具功能的大顎兵蟻，雖然這個假說已經被推翻了，還有機會可以利用支序分析與形態特徵來驗證這個假說。

蟻巢結構也是非常吸引學者的目光，蟻巢的複雜度、結構與組成非常多樣。一般認為單一結構（蟻巢內包含食物）的巢是較原始的，常見於原白蟻科、木白蟻科以及少數鼻白蟻科與白蟻科種類。中間型巢僅見於澳白蟻科與多數鼻白蟻科白蟻。食物與巢穴分開的巢則出現於草白蟻科、少數鼻白蟻科與多數白蟻科物種。如果說單一結構的巢穴呈現最原始的結構，事實上澳白蟻 *M. darwiniensis* 的巢與其它系統發育樹型圖頂端物種的巢相較之下，卻是相對複雜的結構，因此雖然是最原始的現生物種，但卻是衍生的 (derived) 物種。也許可以嘗試如 Emerson (1938) 提議由蟻巢結構來建立屬的支序圖 (cladogram)，如同胡蜂、石蠶蛾與燕子的巢穴結構研究一般。

白蟻的階級發育過程也像個謎，哪種發育過程是最古老的路線？是否存在較易引導的路徑？一如 *Kalotermes flavicollis* Fabricius 的直線發育路徑就被認為是原始狀態的典型代表。白蟻科的二叉分化路徑就較為複雜，當生殖階級與非生殖階級的發育路線確定後的第一次蛻皮時，所有階級間是可以轉換。如果要以分子親緣關係來建立階級分化過程，也須一併比較是否與其他特徵所建立出來的親緣關係樹一致。

推論系統發育最常使用的方法大都是基於最大儉約原則 (principle of maximum parsimony)，儉約方法的目標是找出最短距離的系統發育樹型圖，或是解釋一組數據需要最少的演化步驟，並不是基於明確的演化改變模

式。明確的演化改變模式如最大可能性 (maximum likelihood) 與最大距離方法的使用也逐漸增多，評估分支強度的方法也引發一些討論，最常使用的方法是鞋帶式分析 (bootstrap analysis 或稱引導式再取樣分析)。當可用特徵較少、支系間與地點之間的演化速率不同時，利用電腦模擬與實驗系統發育建議最大可能性與加權的儉約 (weighted parsimony) 可以得到較正確的系統發育。

最近的研究還嘗試利用演化特徵如形態學、生活史及行為來建立系統發育，但這也不是一個新的方向，因為 Emerson 在 1938 年就提出蟻巢結構的資料非常特別且足夠說明演化過程，而且可能和種間的形態演化關係相關，由同屬物種的蟻巢結構序列資訊可以提供影響種間行為模式趨異的線索；Schmidt 也在 1955 年提出 *Apicotermes* 蟻巢結構的系統發育，該屬蟻巢非常精緻且種間的結構差異頗大 (Kambhampati and Eggleton, 2000)。當大家又恢復尋找與系統發育相關的特徵的興趣時，反映出有更好的確認方法出現，理論上，任何具有遺傳意義且世代間會進行修正的特徵，都可以用來探討系統發育，但是並非所有特徵都可以看到明確的演化路徑。

Donovan *et al.* (2000) 建立了第一個較詳盡的形態特徵親緣關係。他們自 49 個分類單位中選取了 197 個工蟻與兵蟻的形態與生物學的特徵，這些分類單位代表所有的科以及攝食型態，但也包括了一些對於白蟻系統分類的關鍵群。因為要指定蜚蠊與螳螂同源的外群非常困難，所以將一般認為最原始的澳白蟻屬定為外群，分析結果顯示樹型圖中有些分支點不夠明確，或是與現今的假說不同。

雖然這樣的分析結果所得到的樹型圖仍無法確定真正的親緣關係，解釋力不夠的可能原因有兩個，一是為了要涵蓋較多的形態特

徵，有些不具兵蟻階級分類單元也一併分析，所有兵蟻特徵都變成缺失特徵，如果分析矩陣中的缺失太多，就不容易解釋。其次是這次分析並沒有使用到有翅型的特徵，但是在較高階的分類時常使用到有翅型的特徵，雖然有翅型獨有的特徵（通常是翅的特徵）數量遠遠少於兵蟻與工蟻的特徵。

等翅目的分子系統發育

由於現代分子鑑定技術的發達，1996 年首度發表利用分子技術進行白蟻系統分類科別之間的區分的研究成果 (Kambhampati *et al.*, 1996)，以及探討白蟻、蜚蠊與螳螂的親緣關係 (Kambhampati, 1996)，從此之後 DNA 序列分析也廣泛應用於白蟻分類上。Kambhampati *et al.* (1996) 以儉約原則與近鄰法 (neighbor-joining) 分析 5 科（澳白蟻科、木白蟻科、原白蟻科、白蟻科以及鼻白蟻科）10 屬的 16S rRNA (large subunit) 420 對鹼基序列，加權儉約分析得到一個單系群的樹型圖，與當時所了解的科級關係一致。只有單一現生種 *M. darwiniensis* 的澳白蟻科是最原始的支系，木白蟻科與（鼻白蟻科 + 白蟻科）關係最近，其次為原白蟻科與澳白蟻科的關係。由儉約樹推論出的其餘關係也支持由鞋帶式分析所得到的結果。

由 16S rRNA 分子序列得到的關係部分與 Krishna (1970) 以形態特徵所建立的科級親緣關係一致，但是並不支持木白蟻科是由澳白蟻科演化出來，認為彼此是為姐妹群的關係，或是兩科之間有更近的親緣關係。原白蟻科比木白蟻科更原始，而木白蟻科與（鼻白蟻科 + 白蟻科）組成的支系為姐妹群；並支持 Noirot (1995) 由工蟻腸道形態解剖所得到的結果，認為木白蟻科應該為（鼻白蟻科 + 齒白

蟻科 + 白蟻科）的姐妹群，但當時 Kambhampati *et al.* (1996) 並沒有分析草白蟻科與齒白蟻科標本，而且有些序列有點模糊，因此有必要進一步以其他基因序列分析所有科別的白蟻標本，如其他的粒線體蛋白質編碼基因 (protein coding gene) 的 DNA 序列。

DNA 序列在不同階級與發育階段之間預計不會有太大的差異，並且含有適當的系統發育資訊，應該可以緩和同源的不一致性問題。例如粒線體 NADH 5 去氫酶 (mitochondrial NADH 5 dehydrogenase, ND5) 基因是一種細胞膜上和呼吸作用有關的酵素的一部分，因為生物體中所有的細胞基本上都是利用相同的呼吸循環，而 ND5 基因在不同階級與發育階段功能上應該沒有變異，因此含有該基因的細胞在演化過程上的變動應該會相同。雖然許多 DNA 序列定序的方式與方法以及這些資訊的合適性與穩定度也被討論過，分子資訊的分析方法也有顯著的改進。

Bremer (1994) 分析現生 7 科白蟻 17 屬 20 分類單元所得到 ND5 基因的 426 對鹼基片段來建立親緣關係，並以兩種螳螂 (*Mantis religiosa* Linnaeus 與 *Iris oratoria* Linnaeus) 及澳洲蟑螂 (*Periplaneta australensis* Fabricius) 當外群，進行加權與未加權的儉約分析，加權的儉約分析所得到的樹型圖發現白蟻是一個單系群，分屬每個科或亞科之下的屬也是單系群，*M. darwiniensis* 是所有白蟻中最原始的支系，其次為草白蟻科、木白蟻科及原白蟻科。雖然 Krishna (1970) 認為澳白蟻科與木白蟻科為姐妹群，但是由分子序列得到的親緣關係卻非如此，反而認為草白蟻科比木白蟻科更為原始，鼻白蟻科與白蟻科為姐妹群，齒白蟻科為（白蟻科 +

鼻白蟻科) 的姐妹群。白蟻科裏全是單系群，四個亞科各自成為一個獨立的分支。然而這個分析依然有取樣太少的問題。**16S rRNA** 分子序列得到的結果與以 **ND5** 基因分子序列的結果不同，可能是因為用以分析 **16S rRNA** 分子序列的樣本數過少，而且有些序列判讀不夠清楚，因此可以用的特徵太少所導致。

Miura et al. (1998) 以粒線體 **COI** (**cytochrome oxidase I**) 基因的 **DNA** 序列分析白蟻科的亞科，結果支持白蟻科為單系群，以加權分析得到其亞科間的關係為大白蟻亞科+ (頂白蟻亞科+ (白蟻亞科+象白蟻亞科))，無加權分析的解釋力稍差。但是樣本數太少依然是個問題，因為只分析了 12 屬，但白蟻科實際上涵蓋了約 85% 的已知屬。

白蟻、蟑螂與蜚蠊在系統分類與發生學中的關係密切，早在 1854 年，**Hagen** 就指出白蟻與蜚蠊的關係密切，最原始的白蟻種類澳洲白蟻科的 **M. darwiniensis** 的發現與研究，更證實白蟻與蜚蠊在系統發育上是非常接近的。白蟻在系統分類上是屬於比較古老的昆蟲，最早的白蟻化石，曾發現於歐洲之中世紀 (mesozoic era) 地層中 (Yi, 1954)。**Kambhampati** (1996) 利用形態特徵與分子技術得知，蜚蠊與蟑螂是姐妹群，而白蟻為此姐妹群之姐妹群，但是這樣的結果並不是確定的，因為只分析了 32 種蜚蠊、3 種白蟻與 1 種蟑螂。雖然 **Inward et al.** (2007) 以 107 個網翅目 (Dictyoptera) 以及 11 個外群為樣本，其中包括 15 科蟑螂中的 5 科，蜚蠊目 6 科，蜚蠊目 29 亞科中的 22 亞科，白蟻所有科與亞科，以 5 種分子特徵 (12S、COII、28S、18S 與 histone 3) 所得到的一致性樹 (consensus tree) 顯示，食木蜚蠊是白蟻的姐妹群，(白蟻 + 食木蜚蠊) 是蜚蠊科 (Blattidae) 的姐妹群，因此認為白蟻為一群具有社會性的

蟑螂，在分類上不應為獨立的一目，建議不再使用等翅目 (Isoptera) 之名稱，而是將白蟻視為蜚蠊目中的一科，白蟻科 (Termitidae)。但此結果引起不同的看法與討論，**Lo et al.** (2007) 認為應該保留 Isoptera，因目前較廣為接受的分類系統中已存在白蟻科，當和過去文獻一起討論時會增加許多困擾，因為白蟻科是原有分類系統中最大的一科，相關文獻甚多，況且蜚蠊目科級以下的親緣關係尚未釐清，相較之下白蟻在科級以下的分類關係已相當確定，將一個已確定關係之分類群置於一個未明確的親緣關係中，顯有不妥。**Eggleton et al.** (2007) 再度回應，認為依照他們研究團隊的結果，白蟻確實屬於蜚蠊目之一科，降目或許會帶來命名上的困擾，但名稱使用上或是分類系統的採用，白蟻學者自有看法與堅持，較折衷的方法是將白蟻降目為 epifamily 之位階，如此一來就可以繼續使用原有的科級以下之分類系統。但收集 2007 年之後有關白蟻的分類文獻發現，大部分的學者依然繼續使用等翅目的名稱，如 **Legender et al.** (2008) 以粒線體與細胞核的 7 個分子特徵探討白蟻的親緣關係的研究報告，將白蟻置於網翅目下之等翅亞目，**Engel et al.** (2009) 與 **Krishna and Grimaldi** (2009) 描述化石種白蟻的分類與親緣關係的研究，**Scheffrahn** (2010) 描述新種的報告，仍然使用原來的分類系統視白蟻為獨立之一目。

近年來白蟻分類的研究呈現消退的趨勢，基於前述的原因，我們認為白蟻的系統分類的修訂是必要的，但應以基於系統發育的特徵、強調確認單系群的支序學為主。關於特殊特徵的演化以及系統分類，可以經由整合形態與分生特徵，加上已知的親緣關係基礎，輔以穩健及嚴格的分析方法來確認。另一個值得探討的議題是次原始的科 (草白蟻科、木白蟻科

與原白蟻科) 之間的關係，以及他們與澳白蟻科的關係。確定這些親緣關係對於了解白蟻的演化路徑是非常必要的，了解鼻白蟻科是否為單系群以及白蟻科亞科之間的關係則是下一個關注的目標，隨著系統分類與演化的觀念與方法快速進步，我們樂觀期待新的研究成果。

引用文獻

- Ahmad M.** 1950. The phylogeny of termites based on imago-worker mandibles. Bull Am Mus Nat Hist 95: 37-86.
- Ahmad M.** 1965. Termites (Isoptera) of Thailand. Bull Am Mus Nat Hist 131: 1-113.
- Bagine RKN, Brandl R, Kaib M.** 1994. Species delimitation in *Macrotermes* (Isoptera: Macrotermitidae): evidence from epicuticular hydrocarbons, morphology, and ecology. Ann Entomol Soc Am 87: 498-506.
- Bremer D.** 1994. On branch strength and stability. Cladistics 10: 295-304.
- Carlson DA, Brenner RJ.** 1988. Hydrocarbon-based discrimination of three North American *Blattella* cockroach species (Orthoptera: Blattellidae) using gas chromatography. Ann Entomol Soc Am 81: 711-723.
- Chen CS, Mulla MS, March RB, Chaney JD.** 1990. Cuticular hydrocarbon patterns in *Culex quinquefasciatus* as influenced by age, sex, and geography. Bull Soc Vector Ecol 15: 129-139.
- Chu YI.** 1973. The tales from the history of entomology in Taiwan since 1856 to 1945. NTU Phytopathol Entomol 3: 96-122. (in Chinese)
- Chung CH, Chen CS.** 1994. A review of Taiwanese termite species (Insecta, Isoptera) with keys to adults and soldiers. Yushania 11: 193-203. (in Chinese)
- Donovan SE, Jones DT, Sands WA, Eggleton P.** 2000. The morphological phylogenetics of termites. Biol J Linnean Soc 70: 467-513.
- Edwards R, Mill AE.** 1986. Termites in buildings. East Grinstead: Rentokil Limited. 261 pp.
- Eggleton P, Beccaloni G, Inward D.** 2007. Response to Lo *et al.* Biol Lett 3: 564-565.
- Engel MS, Grimaldi DA, Krishna K.** 2009. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. Am Mus Novit 3650: 1-27.
- Emerson AE.** 1938. Termite nest: a study of the phylogeny of behavior. Ecol Monog 8: 247-284.
- Emerson AE.** 1941. Phylogeny of the termites. J New York Entomol Soc 49: 115.
- Emerson AE.** 1945. The Neotropical genus *Syntermes* (Isoptera, Termitidae). Bull Am Museum Nat Hist 83: 427-471.
- Emerson AE.** 1955. Geographical origins and dispersions of termite genera. Fieldiana Zool 37: 465-521.
- Emerson AE.** 1965. A revision of Mastotermitidae, including a new fossil genus from Brazil. Am Mus

- Novit 2236: 1-46.
- Emerson AE.** 1968. A revision of the fossil genus *Ulmeriella* (Isoptera, Hodotermitidae, Hodotermitinae). Am Mus Novit 2332: 1-22.
- Grassé PP.** 1949. Order des Isoptères ou termites. pp. 408-544. In: Grassé PP (ed) Traité de Zoologie vol. 9. Masson, Paris.
- Grassé PP.** 1986. Systematique et répartition géographique des termites. pp. 492-634. In: Grassé PP (ed). Termitologia vol. 3. Paris: Masson.
- Grassé PP, Noirot C.** 1954. *Apicotermes arquier*: ses constructions sa biologie. Considerations générales sur la sous famille des Apicotermitinae nov. Ann Sci Nat Zoo Bio Anim 11: 345-388.
- Hamilton RJ, Service MW.** 1983. Value of cuticular and internal hydrocarbons for the identification of larvae of *Anopheles gambiae* Giles, *A. arabiensis* Patton and *A. melas* Theobald. Ann Trop Med Parasit 77: 203-221.
- Hagen HA.** 1858. Monographie der Termiten. Linn Entomol 12: 1-342.
- Haverty MI, Nelson LJ, Page M.** 1990. Cuticular hydrocarbons of four populations of *Coptotermes formosanus* Shiraki in the United States. J Chem Ecol 16: 1635-1647.
- Haverty MI, Grace JK, Nelson LJ, Yamamoto RT.** 1996. Intercaste, intercolony, and temporal variation in cuticular hydrocarbons of *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae). J Chem Ecol 22: 1813-1834.
- Haverty MI, Woodrow RJ, Nelson LJ, Grace JK.** 2000. Cuticular hydrocarbons of termites of the Hawaiian Islands. J Chem Ecol 26: 1167-1191.
- Holmgren N.** 1911. Termitenstudien. 2. Systematik der Termiten. Die Familie Mastotermitidae, Protermitidae and Mesotermitidae. K Svenska Vetens Akad Handl 46: 1-88.
- Holmgren N.** 1912. Termitenstudien. 3. Systematik der Termiten. Die Familie Metatermitidae. K Svenska Vetens Akad Handl 48: 1-166.
- Inward D, Beccaloni G, Eggleton P.** 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. Biol Lett 3: 331-335.
- Johnson RA.** 1979. Configuration of the digestive tube as an aid to identification of worker Termitidae (Isoptera). Syst Entomol 4: 31-38.
- Kambhampati S.** 1996. Phylogenetic relationship among cockroach families inferred from mitochondrial 12s rRNA gene sequence. Syst Entomol 21: 89-98.
- Kambhampati S, Eggleton P.** 2000. Taxonomy and phylogeny of termites. pp. 1-23. In: Abe T, Higashi M (eds). Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Kambhampati S, Kjer K M, Thorne B. L.**

1996. Phylogenetic relationship among termite families based on DNA sequence of mitochondrial 16s ribosomal RNA gene. *Insect Mol Biol* 5: 229-238.
- Krishna K.** 1961. A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae (Isoptera). *Bull Am Mus Nat Hist* 122: 303-408.
- Krishna K.** 1970. Taxonomy, phylogeny and distribution of termites. pp. 127-152. In: Krishna K, Weesner FM (eds). *Biology of Termites*. vol. 2. Academic Press, New York.
- Krishna K, Grimaldi D.** 2009. Diverse Rhinotermitidae and Termitidae (Insecta: Isoptera) in Dominican amber. *Am Mus Novit* 3640: 1-48.
- Legendre F, Whiting MF, Bordereau C, Cancello EM, Evans TA, Grandcolas P.** 2008. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Mol Phylog Evol* 48: 615-627.
- Linnaeus C.** 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Holmiae. 824 pp.
- Li HF, Kanzaki N, Su NY.** 2009. Redescription of the drywood termite *Incisitermes inamurae* (Isoptera: Kalotermitidae) from southern Taiwan.
- Ann Entomol Soc Am 102: 759-765.
- Lo N, Engel MS, Cameron S, Nalepa CA, Tokuda G, Grimaldi D, Kitade O, Krishna K, Klass KD, Maekawa K, Miura T, Thompson GJ.** 2007. Save Isoptera: a comment on Inward *et al.* *Biol Lett* 3: 562-563.
- Miura T, Maekawa K, Kitade O, Abe T, Matsumoto T.** 1998. Phylogenetic relationships among subfamilies in higher termites (Isoptera: Termitidae) based on mitochondrial COII gene sequences. *Ann Entomol Soc Am* 91: 515-523.
- Morimoto K.** 1968. Termites of the genus *Reticulitermes* of Japan and Taiwan. *Bull Gov Forest Exp Sta* 217: 43-73.
- Noirot C.** 1995. The gut of termites (Isoptera). comparative anatomy, systematics, phylogeny. I. lower termites. *Ann Soc Entmol Fr* 31: 197-226.
- Oshima M.** 1909. The first official report on termites. Taihoku: Taiwan Tsutokofu. (in Japanese)
- Oshima M.** 1911. The second official report on termites. Taihoku: Taiwan Tsutokofu. 152 pp. (in Japanese)
- Oshima M.** 1912. The third official report on termites. Taihoku: Taiwan Tsutokofu. 186 pp. (in Japanese)
- Oshima M.** 1914. The fourth official report on termites. Taihoku, Taiwan Tsutokofu. 173 pp. (in Japanese)
- Oshima M, Maki M.** 1919. New termite described, *Procapritermes mushae*. *Dobutsugaku Zasshi* 31: 313-316.

- Page M, Nelson LJ, Forschler BT, Haverty MI.** 2002. Cuticular hydrocarbons suggest three lineages in *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) from North America. Com Biochem Physiol 131B: 305-324.
- Philips A, Milligan PJM, Broomfield G, Molyneux DH.** 1988. Identification of medically important Diptera by analysis of cuticular hydrocarbons. pp. 39-59. In: Service MW (ed). Biosystematics of Haematophagous Insects. Clarendon Press, Oxford.
- Roisin Y, Pasteels JM.** 1996. The nasute termites (Isoptera: Nasutitermitinae) of Papua New Guinea. Invert Taxon 10: 507-616.
- Roisin Y, Scheffran H, Krecek J.** 1996. Generic revision of the smaller nasute termites of the Greater Antilles (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). Ann Entomol Soc Am 89: 775-787.
- Roongwal ML, Chhotani OB.** 1989. The fauna of India and the adjacent countries. Isoptera (Termites) vol. 1. Introduction and families Termopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Stylotermitidae and Indotermitidae. Calcutta: Zoological Survey of India. 672 pp.
- Sands WA.** 1972. The soldierless termites of African. Bull Brit Mus 18: 1-244.
- Sands WA.** 1998. The identification of worker castes of termite genera from soils of Africa and the Middle East. New York: CAB International. 475 pp.
- Scheffrahn RH.** 2010. An extraordinary new termite (Isoptera: Termitidae: Syntermitinae: *Rhynchotermes*) from the pasturelands of northern Colombia. Zootaxa 2387: 63-68.
- Snyder TE.** 1949. Catalog of the termite (Isoptera) of the world. Smithsonian Misc Coll 112: 1-490.
- Tsai CC.** 2003. A taxonomic study of termite (Isoptera) from Taiwan [dissertation]. Taichung: Tunghai University. 212 pp.
- Tsai CC, Chen CS.** 1999. Taxonomic studies of termites by analysis of cuticular hydrocarbons and RAPD-PCR. Chin J Entomol Spec Publ 11: 79-86. (in Chinese)
- Tsai CC, Chen CS.** 2003. First record of *Coptotermes gestroi* (Wasmann, 1896) (Isoptera, Rhinotermitidae) from Taiwan. Formosan Entomol 23: 157-161.
- Tsai CC, Chen CS, Cheng JR.** 2003. Subterranean termite control in the Hsinchu Science-based Industrial Park Land. Mon J Taipowers' Eng 665: 92-106. (in Chinese)
- Tu TC.** 1954. Ecological supplement to a Formosan termite, *Capritermes* (*Capritermes*) *nitobei* (Shiraki). J. Formosan Med Assoc 53: 225-235.
- Tu TC.** 1955. The termites of Formosa. Bull Pharmacol Inst Nat Taiwan Univ 9: 80-87.
- Yi X.** 1954. Termite problem in Taiwan. J Taiwan Bank 6: 241-266. (in Chinese).
- 收件日期：2011年1月12日
接受日期：2011年3月8日

A Review of the Taxonomy and Phylogeny of Termites (Isoptera)

Chun-Chun Tsai^{1*}, and Chin-Seng Chen²

¹ Department of Leisure & Recreation Studies, Aletheia University, Tainan, Taiwan

² Department of Bioscience Technology, Chang Jung Christian University, Tainan, Taiwan

ABSTRACT

Termites, sometimes called white ants, are a group of eusocial insects in the order Isoptera, which is comprised of about 281 genera and more than 2,600 described species. They have a profound ecological significance in the tropics. At present, 7 families and 14 subfamilies are recognized. There are 17 termite species from 12 genera belonging to four families listed in Taiwan. This study recommends a revision of the classification of Isoptera based on phylogenetic results. The present classification, which has been used since 1972 has been stable, but a rearrangement of some taxa is needed. At the evolutionary level, the phylogenetic hypotheses proposed for Isoptera have several weaknesses, such as a lack of cladistic analysis, too few characters, and poor taxon sampling. Termites were found to be a monophyletic group, and Mastotermitidae are generally accepted as the basal family. Their relationships with other insects remain unclear. Recent advances in molecular techniques, cladistic analyses and increased cooperation among scientists using different characteristics will provide a resolution of these problems.

Key words: Isoptera, taxonomy, phylogeny