

# Inventory of aquatic Hemerodromiinae (Diptera: Empididae) inhabiting tufa stream environments in tropical karst ecosystems in Thailand

(DBG6180024)

## Abstract

An inventory was compiled of aquatic dance-flies (Diptera: Empididae) inhabiting tufa and other calcareous waters in Thailand. Communities were dominated by species of *Hemerodromia* Mg. and species of other genera were rare. 5 new species of *Hemerodromia* were described; one reported as new to Thailand and 11 previously known species observed. 6 species had an obligate association with tufa, 2 with calcareous streams, 3 occurred on both tufa and streams and 6 were eurytopic species also found away from karst. The 6 obligate tufa species were absolutely associated with rapid shallow flows of water over tufa at waterfalls but benthic substrate and canopy cover were important environmental variables for most species. Species richness and abundance varied through the monsoon cycle but there were few simple correlations with seasonal changes in water temperature, conductivity and pH. Tufa and its insect communities are severely threatened by human activities (especially tourism & agriculture).

Local and regional-scale endemism was apparent at species-level in *Hemerodromia*. Assemblage similarity in tufa habitats decayed with distance but cluster analysis provided only weak support for community-level endemism at any geographic scale. The hypothesis that cold-adapted aquatic Empididae may have been marooned in cold emergent groundwaters at lower elevations was not supported.

The population genetic structure of an obligate tufa species (*H. conspecta*) with a fragmented distribution across northern Thailand was explored. A median-joining (MJ) haplotype network based on COI sequences indicated a high level of genetic structure and resolved 5 distinct lineages associated with geographic clusters. Haplotype diversity, nucleotide diversity and pairwise comparisons of  $F_{ST}$  suggested considerable differentiation among populations but evolutionary distance (using Kimura 2-parameter) was too low to establish any lineage as a discrete species but does provide evidence of ongoing processes of allopatric speciation. Mismatch distribution analysis and low nucleotide diversity associated with high haplotype diversity in three lineages (endemic to Lampang + Chiang Rai, Phrae, Tak + Kanchanaburi) was consistent with the sudden expansion model but very low haplotype diversity of a fourth lineage (Loei) suggested it had historically experienced a profound population bottleneck. Long path lengths in the MJ network suggested prolonged isolation of the Lampang + Chiang Rai, Phrae, Tak + Kanchanaburi and Loei lineages and mismatch distribution analysis indicated that their populations experienced a late Pleistocene expansion (~10,000 – 100,000 bp), entirely consistent with evidence for a climatically driven period of late Cenozoic tufa deposition followed by late Quaternary decline. The allopatric distribution of geographically fragmented and genetically distinct lineages supports the view that vicariant diversification is driving active processes of speciation and microendemism occurring within multiple microrefugia set within a wider matrix of unsuitable habitats.

It is concluded that tropical Tufa ecosystems in Thailand support distinctive, rich and often endemic populations of stenotopic species of considerable biological and conservation interest. Deteriorative changes linked to tourism, water abstraction and agricultural activity may threaten these unique communities.

Incidental observations revealed that silk capture nets of Philopotamidae (Trichoptera) provide accretion sites for calcite deposition and contribute to tufa formation; a rare example of a biomediation in deposition of new rock.

## Keywords

allopatric speciation, bottleneck, diversity, ecology, endemism, habitat specialism, *Hemerodromia*, limestone, new species, palaeoclimate, refugia, vicariant diversification

## บัญชีรายชื่อแมลงน้ำวงศ์ย่อย Hemerodromiinae (Diptera: Empididae)

ในแหล่งน้ำไหลในเขาหินปูนในระบบนิเวศตื้นในประเทศไทย

### บทคัดย่อ

รวบรวมข้อมูลและจัดทำบัญชีรายชื่อของแมลงน้ำวงศ์ Empididae ที่อาศัยในแหล่งน้ำแบบพุฟู (tufa) และแหล่งน้ำที่มีหินปูนในประเทศไทย ชุมชีวิตของแมลงวงศ์นี้ในแหล่งอาศัยที่เป็นหินปูนมีแมลงในสกุล *Hemerodromia* Mg. เป็นสกุลเด่น ขณะที่แมลงในสกุลอื่นๆ พบน้อยมาก การศึกษานี้พบแมลงวงศ์ Empididae ในแหล่งอาศัยที่เป็นหินปูน 16 สปีชีส์ ในจำนวนนี้ 5 สปีชีส์ เป็นสปีชีส์ใหม่ของโลก 6 สปีชีส์ พบเฉพาะในแหล่งอาศัยแบบพุฟู 2 สปีชีส์ พบเฉพาะในแหล่งน้ำที่มีหินปูน 3 สปีชีส์พบได้ในแหล่งอาศัยทั้ง 2 แบบ และ 6 สปีชีส์พบในแหล่งอาศัยทั้งที่เป็นหินปูนและแหล่งอาศัยลักษณะอื่น แมลงวงศ์ Empididae จำนวน 6 สปีชีส์ที่พบเฉพาะในแหล่งอาศัยแบบพุฟูมีความสัมพันธ์กับลำธารน้ำตื้นที่มีความเร็วของกระแสน้ำสูงในบริเวณน้ำตก อย่างไรก็ตามปัจจัยทางนิเวศวิทยาอื่นๆ ได้แก่ วัสดุพื้นลำธารและการปกคลุมเรือนยอด เป็นปัจจัยสำคัญต่อการปรากฏของหลายสปีชีส์เช่นกัน ความหลากหลายและจำนวนของแต่ละสปีชีส์แปรผันตามฤดูกาลที่สัมพันธ์กับฤดูมรสุมแต่ปัจจัยทางนิเวศวิทยา ได้แก่ อุณหภูมิ น้ำ ค่าการนำไฟฟ้าของน้ำ และค่าความเป็นกรด-ด่าง มีความสัมพันธ์น้อยมากกับการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาล แหล่งอาศัยพุฟูและแมลงที่พบในแหล่งอาศัยนี้ได้รับผลกระทบรุนแรงจากกิจกรรมของมนุษย์ โดยเฉพาะอย่างยิ่งจากการท่องเที่ยวและการทำเกษตรกรรม

แมลงในสกุล *Hemerodromia* ปรากฏหลักฐานการเป็นสปีชีส์ประจำถิ่นทั้งในระดับท้องถิ่นแหล่งอาศัยและระดับภูมิภาค ความคล้ายคลึงของกลุ่มชีวิตในแหล่งอาศัยพุฟูลดลงเมื่อระยะห่างของประชากรเพิ่มขึ้น แต่การวิเคราะห์แบ่งกลุ่มพบความสัมพันธ์เล็กน้อยระหว่างชุมชีวิตประจำถิ่นในทุกระยะทางภูมิศาสตร์ ซึ่งไม่สนับสนุนสมมติฐานว่าแมลงวงศ์ Empididae ที่ปรับตัวต่อสภาพอากาศหนาวเย็นอาจมาจากแหล่งอาศัยที่อยู่ในแหล่งน้ำที่มีความเย็นที่ระดับความสูงจากระดับน้ำทะเลไม่มาก

ศึกษาพันธุศาสตร์ประชากรของแมลง *Hemerodromia conspecta* ซึ่งเป็นสปีชีส์ที่จำเพาะกับแหล่งอาศัยแบบพุฟู การวิเคราะห์สายสัมพันธ์ของแฮพลไทป์ด้วย median-joining network โดยใช้ลำดับนิวคลีโอไทด์ของยีน COI พบว่าประชากรมีความแตกต่างทางพันธุกรรมสูง โดยแยกเป็นสายวิวัฒนาการที่แตกต่างกัน 5 สายที่สัมพันธ์กับตำแหน่งทางภูมิศาสตร์ ความหลากหลายของแฮพลไทป์ ความหลากหลายของนิวคลีโอไทด์ และความแตกต่างทางพันธุกรรมจากค่า  $F_{ST}$  บ่งชี้ว่ามีความแตกต่างทางพันธุกรรมระหว่างประชากรสูง แต่ค่าความแตกต่างทางพันธุกรรมนี้ยังไม่เพียงพอที่จะแบ่งแยกสายวิวัฒนาการเหล่านี้เป็นสปีชีส์ที่แตกต่างกันได้ แต่อาจอยู่ในระหว่างกระบวนการแบ่งแยกสปีชีส์แบบอัลโลพาทริก ผลการวิเคราะห์ mismatch distribution ความหลากหลายของนิวคลีโอไทด์ต่ำ แต่ความหลากหลายของแฮพลไทป์สูงในสายวิวัฒนาการ 3 สาย ได้แก่ สายวิวัฒนาการลำปางและเชียงราย สายวิวัฒนาการแพร่ และสายวิวัฒนาการตากและกาญจนบุรี มีความสอดคล้องกับปรากฏการณ์การขยายขนาดอย่างรวดเร็วของประชากรในอดีต สำหรับสายวิวัฒนาการเลขที่พบว่ามีความหลากหลายของแฮพลไทป์ต่ำเป็นผลจากการลดขนาดของประชากรอย่างรวดเร็วจากปรากฏการณ์คอขวด ซึ่งการขยายขนาดของประชากรอย่างรวดเร็วนั้นเกิดขึ้นในช่วงท้ายของยุคไพลสโตซีนประมาณ 10,000 – 100,000 ปี ที่ผ่านมา สอดคล้องกับหลักฐานทางธรณีวิทยาที่บ่งชี้ว่าเกิดการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศที่ส่งเสริมการเกิดพุฟูในยุคซีโนโซอิกก่อนที่จะลดลงในยุคปัจจุบัน การกระจายทางภูมิศาสตร์ของประชากรที่แบ่งแยกทางภูมิศาสตร์และความแตกต่างทางพันธุกรรมอย่างชัดเจนของแต่ละสายวิวัฒนาการสนับสนุนแนวคิดเรื่องการแบ่งแยกของประชากรทางภูมิศาสตร์ส่งเสริมให้เกิดการแตกแขนงของสปีชีส์และประชากรประจำถิ่นภายในพื้นที่ที่มีแหล่งอาศัยย่อยที่ถูกแบ่งแยกด้วยแหล่งอาศัยที่ไม่เหมาะสมต่อการดำรงชีพของสปีชีส์

ผลการศึกษาี้สรุปได้ว่าระบบนิเวศพุฟูในเขตร้อนชื้นในประเทศไทยส่งเสริมการแบ่งแยกของประชากรที่มีความหลากหลายและเฉพาะถิ่นของสปีชีส์ที่มีความต้องการปัจจัยทางนิเวศวิทยาที่จำเพาะ ซึ่งมีความสำคัญต่อการศึกษาและการอนุรักษ์ การเสื่อมสภาพของแหล่งอาศัยเหล่านี้ที่เชื่อมโยงกับการท่องเที่ยว และกิจกรรมทางการเกษตรอาจส่งผลกระทบต่อแหล่งอาศัยที่มีเอกลักษณ์นี้

การค้นพบโดยบังเอิญในการศึกษานี้พบว่าไข่ใหม่ของแมลงในวงศ์ **Philopotamidae (Trichoptera)**  
เป็นแหล่งสะสมของหินปูนที่เกี่ยวข้องกับการสร้างทูลา ซึ่งเป็นตัวอย่างที่พบน้อยมากของการกำเนิดหินใหม่

**คำสำคัญ:** การแตกแขนงของสปีชีส์แบบอัลโลพาทริก, ปรากฏการณ์คอขวด, ความหลากหลาย, นิเวศวิทยา, ประจำถิ่น, ความจำเพาะกับแหล่งอาศัย, **Hemerodromia**, หินปูน, สปีชีส์ใหม่, ภูมิอากาศบรรพกาล, แหล่งอาศัยจำเพาะ, การแตกแขนงจากการแบ่งแยกทางภูมิศาสตร์