

การปรับปรุงอนุกรมวิธานและการวิเคราะห์ความสัมพันธ์ทางสายวิวัฒนาการของหอยต้นไม้
สกุล *Amphidromus* Albers และการแสดงนัยทางชีวภูมิศาสตร์ของสปีชีส์
ที่พบในประเทศไทย



นายจรัสศักดิ์ สุจริต

ศูนย์วิทยทรัพยากร
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

วิทยานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรวิทยาศาสตรดุษฎีบัณฑิต

สาขาวิชาวิทยาศาสตร์ชีวภาพ

คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ปีการศึกษา 2547

ISBN 974-17-6559-2

ลิขสิทธิ์ของจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

**TAXONOMIC REVISION AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF
THE TREE SNAIL GENUS *Amphidromus* Albers
AND IMPLICATION FOR BIOGEOGRAPHY OF THAI SPECIES**



Mr. Chirasak Sutcharit

ศูนย์วิทยทรัพยากร
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

**A Dissertation Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements
for the Degree of Doctoral of Philosophy in Biological Sciences**


**Faculty of Science
Chulalongkorn University**

Academic Year 2004

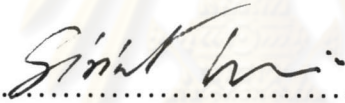
ISBN 974-17-6559-2

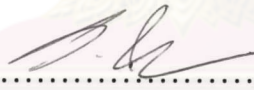
Thesis Title Taxonomic Revision and Phylogenetic Analysis of the tree snail genus *Amphidromus* Albers and Implication for Biogeography of Thai Species
By Mr. Chirasak Sutcharit
Field of Study Biological Sciences
Thesis Advisor Associate Professor Somsak Panha, Ph.D.
Thesis Co-advisor Associate Professor Takahiro Asami, Ph.D.

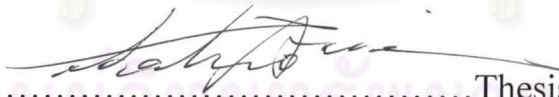
Accepted by the Faculty of Science, Chulalongkorn University in Partial Fulfillment of the Requirements for the Doctoral's Degree



.....Dean of the Faculty of Science
(Professor Piamsak Menasveta, Ph.D.)


THESIS COMMITTEE


.....Chairman
(Professor Siriwat Wongsiri, Ph.D.)


.....Thesis Advisor
(Associate Professor Somsak Panha, Ph.D.)


.....Thesis Co-advisor
(Associate Professor Takahiro Asami, Ph.D.)


.....Member
(Professor Visut Baimai, Ph.D.)


.....Member
(Tosak Seelanan, Ph.D.)

จิรศักดิ์ สุจริต: การปรับปรุงอนุกรมวิธานและการวิเคราะห์ความสัมพันธ์ทางสายวิวัฒนาการของหอยดินไม้สกุล *Amphidromus* Albers และการแสดงนัยทางชีวภูมิศาสตร์ของสปีชีส์ที่พบในประเทศไทย (TAXONOMIC REVISION AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE TREE SNAIL GENUS *Amphidromus* Albers AND IMPLICATION FOR BIOGEOGRAPHY OF THAI SPECIES) อาจารย์ที่ปรึกษา: รศ. ดร. สมศักดิ์ ปัญญา
อาจารย์ที่ปรึกษาร่วม: Assoc. Prof. Dr. Takahiro Asami. จำนวน 169 หน้า. ISBN 974-17-6559-2

หอยดินไม้สกุล *Amphidromus* เป็นทากบกที่มีความสวยงามและมีการกระจายพันธุ์จำกัดอยู่ในแถบเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ จัดได้ว่าเป็นหอยที่มีรูปแบบจำเพาะทางชีววิทยา เพราะมีความสามารถในการปรับตัวให้สามารถอาศัยอยู่บนต้นไม้ได้เป็นอย่างดี ซึ่งในปัจจุบันกำลังอยู่ในสถานะที่เสี่ยงต่อการสูญพันธุ์เนื่องจากการทำลายถิ่นที่อยู่อาศัย แม้ว่าหอยดินไม้สกุล *Amphidromus* จะเป็นที่ดึงดูดความสนใจของนักวิทยาศาสตร์ แต่โดยพื้นฐานแล้วการศึกษาเชิงความถูกต้องในด้านการจัดจำแนกและการศึกษาทางวิวัฒนาการเป็นอย่างมาก การศึกษาครั้งนี้ได้เน้นทางอนุกรมวิธานและความสัมพันธ์ทางวิวัฒนาการของหอยในสกุลย่อย *Amphidromus* และสกุลย่อย *Syndromus*

ทำการศึกษาโดยอาศัยทั้งลักษณะทางสัณฐานวิทยา และความสัมพันธ์ของสัณฐานวิทยาและชีวโมเลกุล เพื่อนำไปใช้ในการประเมินความถูกต้องของการจัดจำแนกหอยสกุลนี้ในประเทศไทย สำหรับการศึกษาทางอนุกรมวิธานนั้นใช้ลักษณะเปลือกกรรมทั้งระบบสืบพันธุ์และฟันในหอย 10 ชนิด พบว่าหอยสกุลย่อย *Amphidromus* มีขนาดของเปลือกที่ใหญ่กว่าและมี epiphalic caecum ยาวกว่าหอยสกุลย่อย *Syndromus* นอกจากนี้ส่วนปลายของระบบสืบพันธุ์เพศผู้ ลวดลายภายในของอวัยวะสืบพันธุ์ของทั้งสองเพศ และสัณฐานวิทยาของฟันสามารถใช้ในการจำแนกหอยในทั้งสองสกุลย่อยได้เป็นอย่างดี ผลการศึกษาในครั้งนี้สอดคล้องกับระบบการจัดจำแนกแบบเดิมที่อาศัยเปลือกเพียงอย่างเดียว นอกจากนี้ยังสามารถบอกถึงความใกล้ชิดภายในสายพันธุ์หอยดินไม้ที่มีความสลับซับซ้อนต่อการจัดจำแนกได้ เช่น *A. inversus*, *A. atricallosus* และ *A. glaucolarynx*

จากการศึกษาความสัมพันธ์ทางวิวัฒนาการของหอยจำนวน 17 ชนิด โดยอาศัยทั้งลักษณะทางสัณฐานวิทยา และลำดับเบสที่อยู่บนไมโทคอนเดรีย 16S rDNA พบว่าข้อมูลทั้งสองส่วนนี้มีความสอดคล้องกันแสดงความสัมพันธ์แบบวิวัฒนาการบรรพบุรุษเดียว ในหอยทั้งสองสกุลนี้และในสกุลย่อย *Amphidromus* แต่ผลจากข้อมูลทางสัณฐานวิทยาไม่สามารถบ่งชี้ถึงความสัมพันธ์ในระดับชนิดได้ในขณะที่ผลจากศึกษาลำดับเบสบนไมโทคอนเดรียดีเอ็นเอของหอยในสกุลย่อย *Syndromus* ชี้ให้เห็นถึงความสัมพันธ์แบบวิวัฒนาการขนาน โดยมี *A. glaucolarynx* แยกออกมาบริเวณฐานของแผนภูมิ ส่วนหอยดินไม้ชนิดอื่นๆ ในสกุลย่อย *Syndromus* ที่เหลือจะมีความสัมพันธ์เป็นแบบวิวัฒนาการบรรพบุรุษเดียว นอกจากนี้แล้วความสัมพันธ์แบบวิวัฒนาการหลายบรรพบุรุษของไมโทคอนเดรียดีเอ็นเอภายในชนิดเดียวกัน ยังปรากฏให้เห็นอยู่ในหอยหลายชนิดจากทั้งสองสกุลย่อย

จากผลการศึกษาดังกล่าวบ่งชี้ให้เห็นว่า ยังมีความจำเป็นที่จะต้องปรับปรุงแก้ไขอนุกรมวิธานของหอยดินไม้ในหลายกรณีเช่น *A. glaucolarynx* ควรที่แยกออกจากสองสกุลย่อย การปรับปรุงอนุกรมวิธานในสกุลย่อย *Syndromus* โดยอาศัยหลักการการแบ่งแยกทางการสืบพันธุ์ระหว่างประชากร อาจจะบ่งชี้ว่ายังมีสปีชีส์ที่ซ่อนเร้น ซึ่งมีลักษณะลวดลายสีสันของเปลือกคล้ายคลึงกันอยู่ อาทิเช่นในหอยดินไม้ชนิด *A. (S.) xiengensis* เป็นต้น นอกจากนี้ยังแสดงหลักฐานลักษณะกำหนดทางวิวัฒนาการของการขาดของเปลือกแบบเวียนซ้ายและเวียนขวาในหอยสกุลนี้ได้เป็นครั้งแรก และจากการคำนวณอายุโดยอาศัยอัตราการเปลี่ยนแปลงทางวิวัฒนาการของลำดับเบสบนไมโทคอนเดรียดีเอ็นเอทำให้คาดการณ์ได้ว่าบรรพบุรุษของหอยดินไม้สกุลนี้อาจจะถือกำเนิดมาในยุคโอลิโกซีน (ประมาณ 35 ล้านปี) หรือในยุคพาลีโอซีน (ประมาณ 3.5 ล้านปี) โดยใช้เป็นอัตราการเปลี่ยนแปลงสูงสุดและต่ำสุดที่เคยมีรายงานในหอยทากบก

สาขาวิชา..... วิทยาศาสตร์ชีวภาพ..... ลายมือชื่อนิติศ..... *Churasak Sutcharit*
ปีการศึกษา..... 2547..... ลายมือชื่ออาจารย์ที่ปรึกษา.....
ลายมือชื่ออาจารย์ที่ปรึกษาร่วม.....

##4273855623 MAJOR : Biological Science

KEY WORDS: Land Snail/ *Amphidromus*/ Camaenidae/ Phylogeny/ Taxonomy/ Systematic

CHIRASAK SUTCHARIT: TAXONOMIC REVISION AND PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE TREE SNAIL GENUS *AMPHIDROMUS* Albers AND IMPLICATION FOR BIOGEOGRAPHY OF THAI SPECIES. THESIS ADVISOR: ASSOC. PROF. Dr. SOMSAK PANHA, THESIS CO-ADVISOR: ASSOC. PROF. Dr. TAKAHIRO ASAMI, 169 pp. ISBN 974-17-6559-2

The genus *Amphidromus* is the colourful land snail occupying the arboreal habitat and extensive distribution over Southeast Asia. The snails exhibit various peculiar biological features which apparently represent adaptive specializations, and it is presently under severe extinction pressure due to forest destruction. Although *Amphidromus* have consistently attracted the attention of biologist, these studies have generally lacked an accurate taxonomy and evolutionary perspective. This thesis addresses this shortcoming by concerning systematic studies focusing on the two subgenera, *Amphidromus* and *Syndromus*.

A combined approach of morphology and molecular phylogeny were used in effort to test previously proposed conventional shell taxonomy. Taxonomic studies using genitalia, radula and shell of 10 species from Thailand. The result revealed that the subgenus *Amphidromus* has a longer epiphallic caecum and larger shell size than the subgenus *Syndromus*. The terminal portion of male organ, the sculpture of both sex organs and radula morphology are also significant for classification of the two subgenera. The anatomy of genitalia and radula characteristic are congruent with the conventional shell taxonomy. It should be noted that, at least as far as the close relations within the complicated species of *A. atricallosus*, *A. inversus* and *A. glaucolarynx* are concerned.

The phylogenies of 17 *Amphidromus* species were examined based on morphological characters and mt16S rDNA sequences. Both results perform monophyly of the genus and subgenus *Amphidromus*, but the morphological cladogram could not reflect the relationship among species level. While, the mtDNA phylogeny exhibits a paraphyletic of the subgenus *Syndromus*. *Amphidromus glaucolarynx* was arranged into the most basal clade in the genus. The rest members of *Syndromus* s. str. were clustered monophyletic. Intraspecific polyphyly of mtDNA haplotypes was detected in several taxa of both subgenera.

The results indicate that taxonomic relations in many cases have to reviewed, for example *A. glaucolarynx* should be classified separately from the two subgenera. The revision of the subgenus *Syndromus* based on reproductive isolation between populations seems to discover the existence of multiple cryptic species with similar shell-color patterns for example in *A. (Syndromus) xiengensis*. In addition, the present study is the first hand information providing the evidence of phylogenetic constraint of chiral dimorphism of the genus *Amphidromus*. The substitution rates available for pulmonate mitochondrial rDNA suggest that the ancestral dimorphism originated in the Oligocene (35 Mya) based on the most conservative estimate of the substitution rate, or in the Pliocene (3.5 Mya) at the youngest age of divergence.

Field of Study Biological Science Student's signature Chirarak Sutcharit

Academic year 2004 Advisor's signature [Signature]

Co-advisor's signature [Signature]

Acknowledgements

I am extremely grateful to my advisors Associate Professor Dr. Somsak Panha and co-advisor Associate Professor Dr. Takahiro Asami for their continual advice, support and encouragement during my study both in Thailand and Japan, particularly Dr. Somsak Panha for his kind selecting me as a TRF RGJ fellow. I would like to thank my other committee members Professor Dr. Siriwat Wongsiri, Professor Dr. Visut Baimai and Dr. Tosak Seelanan for their consistent interest in my research. I have been fortunate to have invaluable contributions from many people, while investigating molecular research at Department of Biology, Shinshu University, Matsumoto, Japan. Firstly, Dr. Keichi Seiki supported me through teaching, training and all kind assistants, Dr. Masanao Honda kindly provided software, which I frequently used in most of my molecular phylogenetic analyses. I would like to thank Dr. Menno Schilthuisen, University of Malaysia, Sabah and Mr. Fred Naggs, The Natural History Museum, London, that obtainable the tissues samples from Malaysia and Sri Lanka, respectively. Throughout my study, I have spent a great time with the following persons like Mr. Surakit Polkoksung, Mrs. Chanidaporn Tumpeesuwan, Ms. Bang-on Kongim, Ms. Pongpan Prasankok, Mr. Sakbowon Tumpeesuwan and Mr. Wachira Srikoom who I am grateful for their friendship and wonderful field collecting. I also greatly indebted to Dr. Noppadon Kitana, Dr. Wichaes Khonsue, Dr. Piyoros Tongkerd and Mr. Suriya Natsupakphong for their kindly photocopy of the valuable literatures. Financial support from the Thailand Research Fund through the Royal Golden Jubilee Ph.D. Program (No. PHD/0125/2543). And all parts of my research can be done completely by additional enormous supports from various sources of funding from The Biodiversity Research and Training Program (BRT 139035 for Dr. Somsak Panha), The Thailand Research Fund (R_144026 for Dr. Somsak Panha), The Hitachi Scholarship Foundation, Tokyo, Japan and Chulalongkorn University for parts of international presentation grant. Finally, I express my final gratitude to my parents for their support. I would have never been able to finish this work without their help, encouragement and endless patience.

Table of Contents

	Page
Thai Abstract.....	iv
English Abstract.....	v
Acknowledgements.....	vi
Table of Contents.....	vii
List of Tables.....	viii
List of Figures.....	ix
CHAPTER I INTRODUCTION.....	1
CHAPTER II LITERATURE REVIEW.....	3
CHAPTER III MATERIALS AND METHODS.....	5
CHAPTER IV Taxonomic Review of the Tree Snail Genus <i>Amphidromus</i> Albers, 1850 (Pulmonata: Camaenidae) in Thailand: I. Subgenus <i>Amphidromus</i>	14
CHAPTER V Taxonomic Review of the Tree Snail Genus <i>Amphidromus</i> Albers, 1850 (Pulmonata: Camaenidae) in Thailand: II. Subgenus <i>Syndromus</i>	65
CHAPTER VI Phylogenetic Relationship of the Tree Snail Genus <i>Amphidromus</i> (Pulmonata: Camaenidae) inferred from the Mitochondrial DNA Sequences.....	104
References.....	121
Appendices.....	128
Appendix I.....	129
Appendix II.....	144
Appendix III.....	152
Biography.....	169

ศูนย์วิทยทรัพยากร
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

List of Tables

Table	Page
3.1 Specimens examined.	9
4.1 Shell size variation in <i>A. (A.) perversus natunensis</i> and <i>A. (A.) atricallosus</i> . Catalogue numbers of specimens are indicated in parentheses.	21
4.2 Shell size variation in <i>A. (A.) inversus</i> . Catalogue numbers of specimens are indicated in parentheses.	25
4.3 Shell size variation in <i>A. (A.) schomburgki schomburgki</i> , <i>A. (A.) schomburgki</i> ssp.1 and <i>A. (A.) givenchyi</i> . Catalogue numbers of specimens are indicated in parentheses.	41
5.1 Shell size variation in <i>Amphidromus (Syndromus)</i> spp. Catalogue numbers of specimens are indicated in parentheses.	73
6.1 Number of base differences between chiral morphs.	107
6.2 Data matrix used in the morphological phylogeny.	110

List of Figures

Figure	Page
3.1 <i>Amphidromus</i> shell terminology and measurements, (A) shell height, (B, C) shell width, (D) whorl count.	6
3.2 Flagellum of (A) <i>Camaena illustris</i> and (B) <i>Chloritis siamensis</i> . Flagellum and appendix of (C) <i>A. (A.) perversus natunensis</i> , (D) <i>A. (A.) inversus</i> , (E) <i>A. (A.) atricallosus</i> , (F) <i>A. (A.) givenchy</i> and (G) <i>A. (A.) schomburgki</i> . Flagellum of (H) <i>A. (S.) flavus</i> , (I) <i>A. (S.) xiengensis</i> , (J) <i>A. (S.) semitessellatus</i> , (K) <i>Amphidromus (Syndromus)</i> sp. and (L) <i>A. (S.) glaucolarynx</i>	12
4.1 Distributions of some <i>Amphidromus (Amphidromus)</i> species; <i>A. (A.) perversus natunensis</i> (▲), <i>A. (A.) inversus inversus</i> (■), <i>A. (A.) inversus annamiticus</i> (●) and <i>A. (A.) atricallosus perakensis</i> (★).	46
4.2 Distributions of some <i>Amphidromus (Amphidromus)</i> species; <i>A. (A.) atricallosus atricallosus</i> (■) and an uncertain status subspecies (□), <i>A. (A.) atricallosus leucoxanthus</i> (●), <i>A. (A.) atricallosus ssp.1</i> (★), <i>A. (A.) schomburgki schomburgki</i> (▲), <i>A. (A.) schomburgki ssp.</i> (△), and <i>A. (A.) givenchy</i> (◆).	47
4.3 Shell characteristics of some <i>Amphidromus (Amphidromus)</i> species. A, B. <i>A. (A.) perversus natunensis</i> from Great Natuna Island, Indonesia (2177). C, D. <i>A. (A.) inversus inversus</i> , (C) from Indonesia (2235), and (D) from Botanic Garden, Singapore (2183). E-H. <i>A. (A.) inversus annamiticus</i> , (E) from Koh Lueam, Chonburi (2190), (F) from Koh Juang, Chonburi (2062), and (G, H) from Koh Samui, Suratthani (2186). I-N. <i>A. (A.) atricallosus atricallosus</i> , (I, K, L) from Ban Takun, Suratthani (2019), (J) from Khao Sok, Suratthani (2021), and (M, N) from Ban Takun, Suratthani, showing the juveniles specimens with reddish brown spiral band (2191). O. <i>A. (A.) atricallosus</i> , an uncertain status subspecies from Wat Suwan Kuha, Pangnga (2220). P. <i>A. (A.) atricallosus leucoxanthus</i> Makok waterfall, Chantaburi	

Figure	Page
(2162).	48
4.4 Shell characteristics of some <i>Amphidromus</i> (<i>Amphidromus</i>) species. A-E. <i>A. (A.) atricallosus leucoxanthus</i> , (A-C) from Makok waterfall, Chantaburi (2162), and (D, E) from Makham District, Chantaburi (2214). F, G. <i>A. (A.) atricallosus perakensis</i> from Nee Soon, Singapore (2282). H, I. <i>A. (A.) atricallosus</i> ssp. Koh Tachai, Pangnga, (2215, 2011). J-L. <i>A. (A.) schomburgki schomburgki</i> , (J, K) from Khao Kiew, Chonburi (2031) and (L) from Koh Kud, Trat (2005). M. <i>A. (A.) schomburgki</i> ssp. from Ban Kok Klang, Tao Ngoi District, Sakonnakhon (2296). N-Q. <i>A. (A.) givenchyi</i> , (N) from Phataem, Ubonratchathani (2003), (O) from Phataem, Ubonratchathani, showing the juveniles specimens with reddish brown spiral band (2273), (P) from Phu Lom Khao, Naku District, Kalasin (2218), and (Q) from Sawanakhet, Laos (2016).	49
4.5 SEM images of the radula of <i>A. (A.) perversus natunensis</i> (2177). A. Central tooth with the first to the fourth lateral teeth. B. Lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition. C. Outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'.	50
4.6 <i>Amphidromus (A.) perversus natunensis</i> (2177, October 2002)—Anatomy. A. The whole genital system. B. Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. C. Interior structure of epiphallus. D. Details of hermaphroditic duct and talon junction. E. Entire a spermatophore including cross-section at the middle of sperm sac. F. Posterior coiled expanded section of spermatophore.	51
4.7 SEM images of the radula. A-C. <i>A. (A.) inversus inversus</i> (2183), (A) central tooth with the first to the fourth lateral teeth, (B) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (C) outermost marginal teeth. D-F. <i>A. (A.) inversus annamiticus</i> (2186), (D) central tooth with the	

- first to the forth lateral teeth, **(E)** lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and **(F)** outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'. 52
- 4.8 *Amphidromus (A.) inversus inversus* (2183, 3 December 2001)–Anatomy. **A.** The whole genital system. **B.** Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. **C.** Interior structure of epiphallus. **D.** Details of hermaphroditic duct and talon junction. 53
- 4.9 *Amphidromus (A.) inversus annamiticus* (2186, 10-11 February 2000)–Anatomy. **A.** The whole genital system. **B.** Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. **C.** Interior structure of epiphallus. **D.** Details of hermaphroditic duct and talon junction. **E.** Entire body of spermatophore including cross-section at the middle of sperm sac. **F.** Posterior coiled expanded section of spermatophore. 54
- 4.10 SEM images of the radula. **A-C.** *A. (A.) atricallosus atricallosus* (2019), **(A)** central tooth with the first to the forth lateral teeth, **(B)** lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and **(C)** outermost marginal teeth. **D-F.** *A. (A.) atricallosus leucoxanthus* (2162), **(D)** central tooth with the first to the third lateral teeth, **(E)** lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and **(F)** outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'. 55
- 4.11 SEM images of the radula. **A-C.** *A. (A.) atricallosus perakensis* (2198), **(A)** central tooth with the first to the forth lateral teeth, **(B)** lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and **(C)** outermost marginal teeth. **D-F.** *A. (A.) atricallosus ssp.1* (2011), **(D)** central tooth with the first to the forth lateral teeth, **(E)** lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and **(F)** outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'. 56

Figure	Page	
4.12	The whole genital system of <i>A. (A.) atricallosus</i> ssp. A. Nominotypical subspecies (2019, 5 May 2000). B. <i>A. (A.) atricallosus leucoxanthus</i> (2162, 31 August 2002). C. <i>A. (A.) atricallosus perakensis</i> (2198, 19 February 2001). D. <i>A. (A.) atricallosus</i> ssp. (2011, 4 April 1999). ..	57
4.13	<i>Amphidromus (A.) atricallosus atricallosus</i> (2019). A. Interior structure of penis and vagina. B. Interior structure of epiphallus. C. Details of hermaphroditic duct and talon junction. D. Interior structure of penis and vagina of <i>A. (A.) atricallosus</i> ssp. (2011).	58
4.14	Comparative entire body of spermatophores including cross-section at the middle of sperm sac and posterior coiled expanded sections. A, B. The nominotypical subspecies. C, D. <i>A. (A.) atricallosus leucoxanthus</i> . E, F. <i>A. (A.) atricallosus</i> ssp.	59
4.15	A. Egg laying behaviour of <i>A. (A.) atricallosus atricallosus</i> from Ban Takun Suratthani observed in September, 2003. Snail using pomelo leaves (<i>Citrus maximus</i> (Burm.f.) Merr.) constructed egg nest. B. The intact clutch after egg laying. C. The egg clutch of <i>A. (A.) atricallosus leucoxanthus</i> from Makhm district, Chantaburi were observed in September, 2003. Rambutan leaves (<i>Nephelium lappaceum</i> L.) were used as the egg nest.	60
4.16	SEM images of the radula. A-C. <i>A. (A.) schomburgki schomburgki</i> (2001), (A) central tooth with the first to the forth lateral teeth, (B) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (C) outermost marginal teeth. D-F. <i>A. (A.) schomburgki</i> ssp. (2017), (D) central tooth with the first to the fifth lateral teeth, (E) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (F) outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by ‘C’.	61
4.17	<i>Amphidromus (A.) schomburgki schomburgki</i> (CUMZ 2001, 12-13 August 2000)–Anatomy. A. The whole	

- genital system. **B.** Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. **C.** Interior structure of epiphallus. **D.** Protruded penis specimen, which represented the everted internal wall of the atrium, the penial verge and penial pilaster on a prolonged proboscis-like, and truncated at the tip. **E.** Details of hermaphroditic duct and talon junction. **F.** The whole genital system of *A. (A.) schomburgki* ssp.1 (2017, 12 September 2002). 62
- 4.18 SEM images of the radula of *A. (A.) givenchy* (2158). **A.** Central tooth with the first to the fourth lateral teeth. **B.** Lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition. **C.** Outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'. 63
- 4.19 *Amphidromus (A.) givenchy* (2158, 23 August 2002)–Anatomy. **A.** The whole genital system. **B.** Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. **C.** Interior structure of epiphallus. **D.** Details of hermaphroditic duct and talon junction. 64
- 5.1 Distribution of *Amphidromus (Syndromus)* species. *A. (S.) areolatus* (■). *A. (S.) flavus* (◇). *A. (S.) semitessellatus* (▲). *A. (S.) xiengensis xiengensis* (●). *A. (S.) xiengensis* ssp. (◆). *A. (S.) fultoni* (○). *Amphidromus (Syndromus)* sp.1 (□). *A. (S.) glaucolarynx* (✕). 88
- 5.2 Numbering in banding pattern of *Amphidromus (Syndromus)*. Arrangement of the banding started from the suture to umbilicus; subsutural band (band 1), supra-peripheral bands (band 2 and band 3), sub-peripheral band (band 4) and columella band (band 5). 89
- 5.3 Shell characteristics of *Amphidromus (Syndromus)* species. **A, B.** *A. (S.) areolatus* from Phu Kiew, Chaiyaphum (2534). **C, D.** *A. (S.) flavus* from Luang Prabang, Lao (2472, 2533). **E-L.** *A. (S.) semitessellatus*, (**E**) from Kaeng Kracharn, Phetchaburi (2536), (**F-J**) from Khao Ang Rue Nai Wildlife Sanctuary, Chacheongsao (2376, 2446) and (**K, L**) from Khao Kiew, Chonburi (2542). **M-**

- Q.** *A. (S.) xiengensis xiengensis*, (**M, N, Q, R**) from Mae Yom, Phare (2448), (**O, S**) from Doi Phu Nang, Prayao (2363), (**P**) from Tam Chiengdao, Chiangmai (2465) and (**T**) from Huy Kon Kom, Chiengrai (2440). **U-Z.** *A. (S.) xiengensis* ssp., (**U-W**) from Makok waterfall, Chanthaburi (2455, 2435), (**X-Y**) from Plieu waterfall, Chanthaburi (2372), (**Z**) from Koh Kud, Trat (2427). 90
- 5.4 Shell characteristics of *Amphidromus (Syndromus)* species. **A-E.** *A. (S.) xiengensis anatoleus* (**A, B**) from Khao Soi Dao Wildlife Breeding Centre, Chanthaburi (2315), (**C, D**) from Koh E-lar, Chonburi (2473) and (**E**) from Wat Khao Sukim, Chanthaburi (2343). **F-L.** *A. (S.) fultoni*, (**F, J**) from Ban Takun, Suratthani (2474), (**G**) from Khao Kriap, Chumporn (2415), (**H**) from Wat Tham Lord, Nakhonsrithammarat (2334), (**I**) from Khirirat Nikhom, Suratthani (2421), (**K**) from Khao Poo-Khao Ya National Park, Patthalung (2425) and (**L**) from Sra Morakot, Krabi (2346). **M, N.** *Amphidromus (Syndromus)* sp. from Koh Kra, Nakhonsrithammarat (2543, 2478). **O-Y.** *A. (S.) glaucolarynx* (**O, P**) from Ban Krang Kaeng Kracharn National Park, Phetchaburi (2453), (**Q, R**) from Mae Sod, Tak (2319), (**S**) from Pong Phu Ron, Thong Phaphum, Kanchanaburi (2540), (**T**) from Tam Pra Krayang, Ranong (2260), (**U, V**) from Lin Tin, Thong Pha Phum, Kanchanaburi (2270), (**W**) from Chong Khao Kad, Sai Yok, Kanchanaburi (2267) and (**X-Y**) from Sai Yok Noi waterfall, Sai Yok, Kanchanaburi (2532). 91
- 5.5 SEM images of the radula. **A-C.** *A. (S.) flavus* (2472, April 2002), (**A**) central tooth with the first to the fourth lateral teeth, (**B**) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (**C**) outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'. 92
- 5.6 *Amphidromus (S.) flavus* (2472)—Anatomy. **A.** The whole genital system. **B.** Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. **C.** Details of hermaphroditic duct and

Figure	Page
talon junction.	93
5.7 SEM images of the radula. A-C. <i>A. (S.) semitessellatus</i> (2535, September 2003), (A) central tooth with the first to the forth lateral teeth, (B) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (C) outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'.	94
5.8 <i>Amphidromus (S.) semitessellatus</i> –Anatomy. A-C from Khao Ang Rue Nai wildlife sanctuary (2447) and D-F from Kaeng Kracharn (2535). A, D. The whole genital system. B, E. Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. C. The spermatophore. F. Details of hermaphroditic duct and talon junction.	95
5.9 SEM images of the radula. A-C. <i>A. (S.) xiengensis xiengensis</i> (2465, April, 2001), (A) central tooth with the first to the forth lateral teeth, (B) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (C) outermost marginal teeth. D-F. <i>A. (S.) xiengensis</i> ssp. (2435, 19 September, 2001), (D) central tooth with the first to the fifth lateral teeth, (E) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (F) outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'.	96
5.10 <i>Amphidromus (S.) xiengensis xiengensis</i> (2465)–Anatomy. A. The whole genital system. B. Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. C. Details of hermaphroditic duct and talon junction. D-F. <i>Amphidromus (S.) xiengensis</i> ssp. (2435)–Anatomy, (D) the whole genital system, (E) interior structure of penis, atrium and vagina chamber, and (F) details of hermaphroditic duct and talon junction.	97
5.11 SEM images of the radula. A-C. <i>A. (S.) fultoni</i> (2474, 15 May, 2000), (A) central tooth with the first to the forth	

Figure	Page
lateral teeth, (B) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (C) outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'.	98
5.12 A-C. <i>Amphidromus (S.) fultoni</i> (2474)—Anatomy, (A) the whole genital system, (B) interior structure of penis, atrium and vagina chamber, and (C) Details of hermaphroditic duct and talon junction.	99
5.13 SEM images of the radula. A-C. <i>Amphidromus (Syndromus)</i> sp. (2478, April, 2000), (A) central tooth with the first to the forth lateral teeth, (B) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (C) outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'.	100
5.14 <i>Amphidromus (Syndromus)</i> sp. (2478)—Anatomy. A. The whole genital system. B. Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. C. Details of hermaphroditic duct and talon junction.	101
5.15 SEM images of the radula. A-C. <i>A. (S.) glaucolarynx</i> (2453, September, 2003), (A) central tooth with the first to the forth lateral teeth, (B) lateral teeth with the tricuspid marginal teeth transition, and (C) outermost marginal teeth. Numbers indicated order of lateral and marginal teeth. Central tooth indicated by 'C'.	102
5.16 <i>Amphidromus (S.) glaucolarynx</i> (2453)—Anatomy. A. The whole genital system. B. Interior structure of penis, atrium and vagina chamber. C. Details of hermaphroditic duct and talon junction.	103
6.1 Collecting localities in Southeast Asia and Sri Lanka (lower left). Numbers correspond to locality numbers indicated in Table 1. 1) Sri Lanka; 2) Phrae; 3) Chiangmai; 4) Luang Prabang; 5) Loei; 6) Kalasin; 7) Savanakheth, Laos; 8) Ubonratchathani; 9) Chachoengsao; 10) Makok waterfall, Chanthaburi; 11) Trong Nong waterfall,	

	Chanthaburi; 12) Trat; 13) Thong Pha Phum, Kanchanaburi; 14) Sai Yok waterfall, Kanchanaburi; 15) Phetchaburi; 16) Elar island, Chonburi; 17) Ranong; 18) Ban Takun, Suratthani; 19) Pangnga; 20) Samui island, Suratthani; 21) Nakhonsrithammarat; 22) Phattalung; 23) Tioman island, Malaysia; 24) Natuna island, Indonesia; 25) Sarawak, Malaysia; 26) Sabah, Malaysia; 27) Singapore; 28) Sumatra, Indonesia; 29) Pangandaran, Indonesia, and 30) Bogor, Indonesia.	116
6.2	Maximum parsimony cladogram using heuristic option (transition:transversion = 2:1, strict consensus of 12 parsimonious tree, 2371 steps, 469 bp informative under the condition of parsimony, CI = 0.43 and RI = 0.71). Numbers in parentheses indicate collecting localities shown in Figure 6.1.	117
6.3	Neighbor-joining dendrogram derived from Kimura's two parameter model. Bar equals 0.1 units. Numbers above branches are bootstrap probabilities higher than 50% in 1,000 replications. Numbers in parentheses indicate collecting localities shown in Figure 6.1.	118
6.4	Maximum likelihood dendrogram with (ln likelihood = -11982). All branches were statistically significant ($P < 0.01$). Bar equals 0.1 unit. Numbers above branches are bootstrap probabilities higher than 50% in 100 replications. Numbers in parentheses indicate collecting localities shown in Figure 6.1.	119
6.5	A. The 50% majority-rule consensus tree derived from morphological characters using Branch-and-bound search option. The numbers above the branches are bootstrap probabilities higher than 50% in 1000 replications. B. One of the 42 equally parsimonious trees showed the characters transformations. The italic numbers above branches are the character changing along that branch.	120