รูปแบบความหลากหลายและความสัมพันธ์กับถิ่นที่อยู่อาศัย ของชุมชนหอยทากบกบริเวณป่าทองผาภูมิ

สมศักดิ์ ปัญหา*, ปิโยรส ทองเกิด, จิรศักดิ์ สุจริต และ ผ่องพรรณ ประสานกก

จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย กรุงเทพฯ

*somsakp@sc.chula.ac.th

Abstract: Patterns of Diversity and Habitat Relationships of Terrestrial Mollusc Communities in the Thong Pha Phum Forest Area (Somsak Panha, Piyoros Tongkerd, Jirasak Sucharit and Pongphan Prasankok Chulalongkorn University) Twenty-four indigenous terrestrial mollusc species were recorded from the Thong Pha Phum forest area along with three alien species, *Achatina fulica*, *Lamellaxis gracile* and *Succinea* sp. Only three species were endemic, the two carnivorous snails *Atopos* sp. and *Discartemon* sp., and a diplommatinid microsnail, *Diplommatina* sp. *Cryptozona siamensis* occured in large quantity in all numbers areas while a tree snail species, *Amphidromus glaucolarynx*, occured in almost all areas in small numbers. Land snails preferred limestone habitats of neutral pH to a little basic. However, there were some species found in all habitats, such as *C. siamensis* and *Atopos* sp. Richness ranged from two or three indigenous species in home gardens and swamp areas to twenty-four species in a floristically rich limestone forest. Shell-shape distributions were essentially bimodal, with communities dominated by snail species with discoidal shells.

Key words: Thong Pha Phum, terrestrial snails, habitat relationships, community structure

บทนำ

หอยทากเกิดขึ้นมาใช้ชีวิตเป็นสัตว์บกอย่างสมบูรณ์ตั้งแต่โบราณกาล ฟอสซิลกลุ่มแรกๆ ที่พบมีอายุราวตอนกลางของมหายุคพาลิโอโซอิค (Paleozoic) และพบว่ามีการเพิ่มจำนวนและแพร่กระจายออกเป็นกลุ่มต่างๆ มากมายในตอนปลายยุคครีเตเชียส (Cretaceous) (Solem and Yochelson, 1979; Tillier et al., 1996) การกำเนิดมาแต่โบราณ และลักษณะที่แสดงให้เห็นว่ามีวิวัฒนาการมาอย่างช้าๆ เมื่อจำแนกในทางอนุกรมวิธาน และค่อยๆ เพิ่มจำนวนขึ้นในระยะเวลาต่อมา จนพบอัตราการเกิด allopatric speciation อย่างช้าๆ (Solem, 1984, 1990) ทำให้หอยทากบกเป็นรูปแบบของสิ่งมีชีวิตที่มีความสำคัญในการศึกษาทางด้านชีวภูมิศาสตร์ (biogeography) ลักษณะบรรพบุรุษที่สำคัญของหอยทากบก คือ การมีเปลือกเวียน และมีอวัยวะภายใน รวมทั้งส่วนของสมองถูกเก็บไว้ภายในส่วนของเปลือก แต่ก็ยังมีหอยบางกลุ่มที่มีการลดรูปของเปลือกหรือไม่มีเปลือกเลย ได้แก่ หอยทากลดเปลือก (semi-slug) หอยไม่มีเปลือก (slug) ซึ่งหอยกลุ่มดังกล่าวนี้ล้วนมีวิวัฒนาการควบคู่ไปกับพวกหอยมีเปลือกที่เป็นกลุ่มเด่น

เปลือกหอยถือเป็นลักษณะหรือร่องรอยที่ใช้ในการศึกษาวิวัฒนาการและนิเวศวิทยาได้เป็นอย่างดี ทั้งรูปร่างและขนาด (Goodfriend, 1986; Emberton, 1994, 1995; Chiba, 1996 และ Cain, 1977, 1978, 1981) มีรายงานว่าลักษณะของเปลือกหอยไม่ได้เกิดขึ้นและเปลี่ยนแปลงอย่างไร้ระเบียบ แต่จะมีรูปแบบที่ชัดเจน ค่าความสูงของเปลือก (height, h) และค่าเส้นผ่านศูนย์กลาง (diameter, d) มีความสัมพันธ์เป็นรูปแบบที่ชัดเจนแบบ bimodal pattern (h>d หรือ h<d) ลักษณะดังกล่าวมีความสัมพันธ์ทางวิวัฒนาการและลักษณะหน้าที่เชิงนิเวศ (niche characteristics)

ด้วยความหลากหลายของระบบนิเวศในประเทศไทย ทำให้พบหอยทากบกของไทย มากถึง 18 วงศ์ (family) กว่า 800 สปีชีส์ วงศ์หลักๆ ได้แก่ Ariophantidae, Camaenidae, Diplommatinidae, Helicarionidae, Pupillidae, Streptaxidae (Panha, 1996) และ Cyclophoridae (Kongim et al., 2006) และ

มีกลุ่มหอยที่น่าสนใจ เช่น หอยทากจิ๋ว (microsnails) จัดเป็นหอยกลุ่มเด่นและจำเพาะของไทย (Panha and Burch, 2001) หอยทากสวยงาม (tree snails) ในวงศ์ Camaenidae จัดเป็นกลุ่มที่สวยงามและหลายสปีชีส์จัดอยู่ในภาวะใกล้สูญพันธุ์ (endangered taxa)

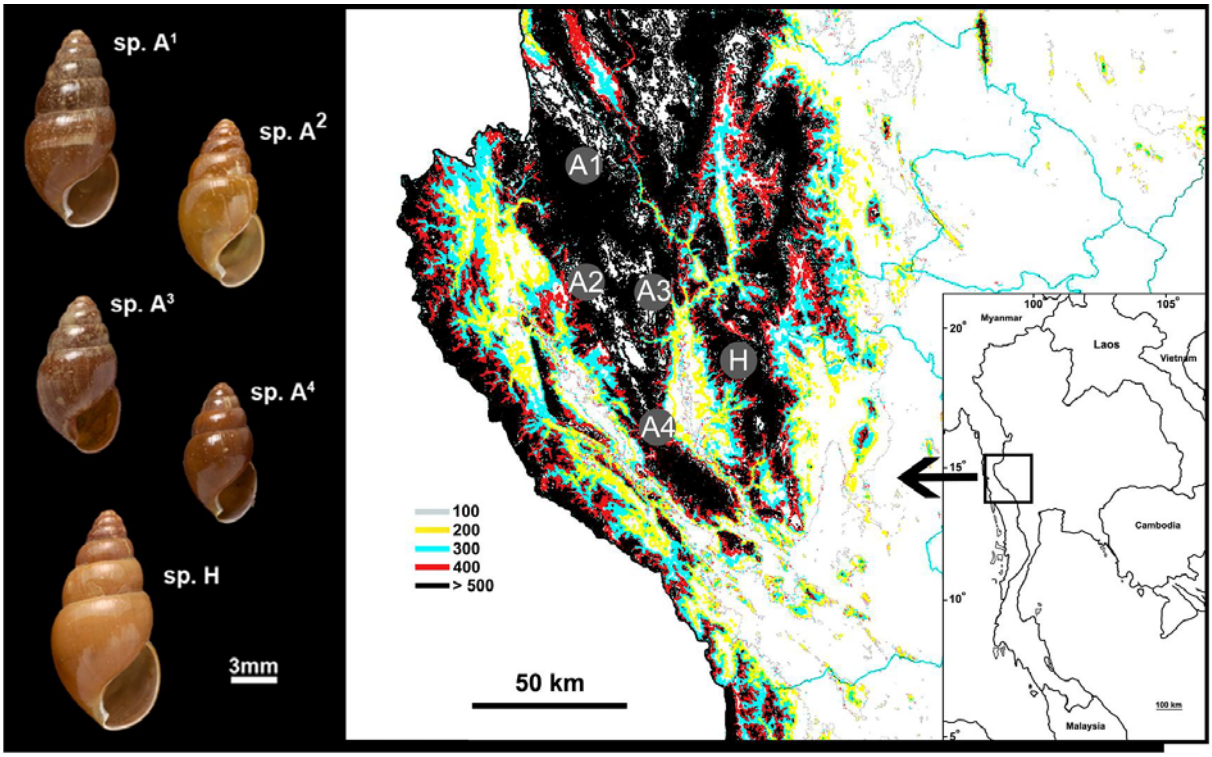
หอยทากบกจัดเป็นสัตว์โลกล้านปี และมีวิวัฒนาการมาอย่างหลากหลายในตอนปลายยุคครีเตเชียส เมื่อราวๆ 100 กว่าล้านปีที่ผ่านมา รวมทั้งมีการสืบทอดเผ่าพันธุ์มาอย่างต่อเนื่อง แม้ว่าโลกจะมีการเปลี่ยนแปลงครั้งแล้วครั้งเล่า จนทำให้สรรพชีวิตจำนวนมากพากันล้มหายตายจาก แต่หอยทากกลับมีพัฒนาการไปตามวิถีของโลกในแต่ละยุคสมัย ซึ่งนับเป็นเรื่องที่น่าเรียนรู้อย่างยิ่ง ด้วยกำเนิดที่ยาวนานและวิวัฒนาการที่ค่อยเป็นค่อยไปตามสภาพแวดล้อม และมีอัตราของ allopatric speciation ค่อนข้างสูง ซึ่งหมายถึงมีความจำเพาะถิ่นสูงมาก (highly endemism) ทำให้หอยทากบกกลายเป็นรูปแบบของสิ่งมีชีวิตที่ยอดเยี่ยมสำหรับการวิจัยในเชิงชีวภูมิศาสตร์ (biogeography) โดยเฉพาะกลายเป็นของคู่กันกับโลกล้านปีอย่างเขาหินปูน สมมติฐานที่ว่า *One Hill One Species* ก็ได้รับการพิสูจน์มาแล้วจากผลงานตีพิมพ์ที่ผ่านมา (Panha and Burch, 2004; Tongkerd et al., 2004; Sutcharit and Panha, 2006; Sutcharit et al., 2007) ลักษณะที่สำคัญของสิ่งมีชีวิตในกลุ่มนี้ คือ มีเปลือกที่บิดเป็นเกลียว และมีวิวัฒนาการที่หลากหลายตามลักษณะถิ่นที่อยู่อาศัยตั้งแต่เกลียวที่มีเป็นจำนวนมาก ทั้งแบบเวียนซ้ายและเวียนขวาในหอยหลายชนิด ไปจนถึงการลดรูปของเปลือกในหอยหางดีด และการหดหายไปของเปลือกในทากนักล่า สิ่งเหล่านี้ล้วนเป็นสิ่งที่เกิดขึ้นมาแล้ว และกำลังเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง

พื้นที่ป่าทองผาภูมิจัดเป็นพื้นที่ดินแดนโลกล้านปีที่เต็มไปด้วยเทือกเขาสลับซับซ้อน แนวเขาวางตัวในแนวทิศเหนือใต้ ซึ่งเป็นส่วนหนึ่งของเทือกเขาตะนาวศรี ประกอบด้วยเขาหินปูนเป็นลักษณะเด่น และมีภูมิอากาศแบบชื้นและแล้งสลับกัน มีช่วงที่มีความชื้นมากกว่าแล้ง บางครั้งมีการเรียกกันว่า “ฝนแปดแดดสี่” คือ มีฝนตกชุกทำให้เขาหินปูนมีการผุกร่อนในอัตราที่เร็วกว่าที่อื่นๆ จึงกลายเป็นพื้นที่เกิดวิวัฒนาการของหอยทากบก นอกจากนี้ยังมีรายงานเรื่องความหลากหลายของสิ่งมีชีวิต อาทิ ค้างคาวกิตติ ปูราชินี หอยทากจิ๋วพระธาตุ และหอยทากจิ๋วเอราวัณ (Panha, 1996; Panha and Burch, 2001) ซึ่งจัดเป็นชนิดที่จำเพาะถิ่น (endemic) ของภูมิภาคแห่งนี้ โดยลักษณะเหล่านี้มีความสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงทางธรณีวิทยาในอดีต

เป็นที่รู้กันดีว่าหอยทากบกมีความต้องการธาตุแคลเซียมค่อนข้างสูง เพื่อสร้างเปลือกและเปลือกไข่ของตัวอ่อน จากการวิจัยที่ผ่านมายืนยันได้ว่าพื้นที่ที่มีแคลเซียมสูงจะมีหอยทากมากกว่าพื้นที่ที่มีแคลเซียมต่ำ (Graveland et al., 1994) แม้ว่าจะมีการวิจัยในประเทศจนทราบแล้วว่าหอยทากในประเทศไทยมีเป็นจำนวนหลายร้อยสปีชีส์ แต่ก็ยังไม่มีการวิเคราะห์ว่าหอยทากที่พบในเขาหินปูน มีโครงสร้างทางอนุกรมวิธานและมีลักษณะทางนิเวศวิทยาอย่างไรบ้าง ปัจจุบันมีกิจกรรมของมนุษย์เข้ามาเกี่ยวข้องในพื้นที่ธรรมชาติเป็นจำนวนมาก เช่น ที่ป่าทองผาภูมิ ซึ่งเรื่องดังกล่าวนี้จำเป็นต้องมีการศึกษาอย่างละเอียด เพื่อให้ได้ข้อมูลประกอบการตัดสินใจในเชิงของการอนุรักษ์ต่อไป โดยเฉพาะการอนุรักษ์เขาหินปูน

มีหอยทากจำนวนไม่น้อยที่มีรายงานว่าพบเฉพาะในบริเวณเขาหินปูนเท่านั้น และพบอัตราของ allopatric speciation ค่อนข้างสูง อย่างไรก็ตามเรื่องเหล่านี้ล้วนเป็นข้อถกเถียงที่ยังไม่มีข้อสรุปที่ชัดเจน การวิจัยครั้งนี้จะมุ่งเน้นเพื่อเก็บข้อมูลความหลากชนิดของหอยทากบกในบริเวณเขาหินปูน บริเวณทำกิจกรรมการเกษตร บริเวณที่อยู่อาศัยของชาวบ้าน และบริเวณป่าทองผาภูมิ จังหวัดกาญจนบุรี

สำหรับหอยทากบกในเขตอำเภอทองผาภูมินั้น การวิจัยก่อนหน้าโดย Panha (1996) ได้รายงานหอยทากทั่วประเทศไทย พบหอยหลายชนิดที่รายงานในลักษณะตัวแทนของจังหวัดกาญจนบุรี ต่อมาได้ทยอยตีพิมพ์เผยแพร่ผลงานออกมา ซึ่งเป็นลักษณะการเสนอหอยทากชนิดใหม่หลายชนิด (Panha and Burch, 1997; Burch et al., 2003; Panha and Burch, 2005) มีหอยจำนวนไม่น้อยที่มีการเก็บตัวอย่าง แต่ยังไม่มีการตีพิมพ์เผยแพร่ โดยเฉพาะในเขตทองผาภูมิ เช่น หอยทาก *Glessula* ที่พบหลายรูปแบบสัณฐาน ตามความสูงของภูเขา และระยะห่างของภูเขา (ภาพที่ 1) นอกจากนั้นยังมีกลุ่มหอยนักล่าวงศ์ Streptaxidae และทากนักล่าสกุล *Atopos* วงศ์ Rathousiidae ซึ่งพบ



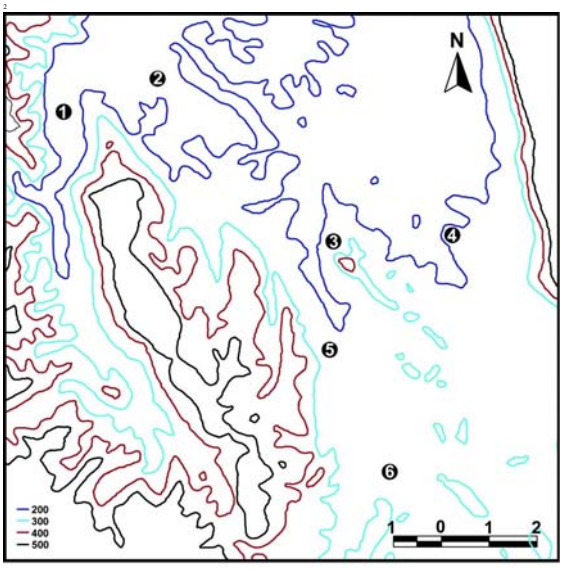
ภาพที่ 1. แสดงหอยทากสกุล *Glessula* (Subulinidae) ที่มีการเก็บตัวอย่างเมื่อปี พ.ศ. 2542 ในหลายบริเวณของเขาหินปูน เขตอำเภอทองผาภูมิ จากการจัดจำแนกในเบื้องต้นด้วยเปลือก สามารถจำแนกได้ถึง 5 รูปแบบสัณฐาน ได้แก่ A1, A2, A3, A4 และ H ซึ่งค่อนข้างแตกต่างจากรูปแบบอื่นๆ และอยู่ในพื้นที่ที่แยกจาก 4 รูปแบบแรก

กระจายทั่วไป แต่ยังไม่สามารถจำแนกชนิดได้ เนื่องจากยังขาดข้อมูลและเอกสารเก่าๆ จำนวนมาก ซึ่งคณะนักวิจัยมีความเชื่อว่าหอยกลุ่มดังกล่าวมีจำนวนหนึ่งที่น่าจะยังไม่เคยมีรายงานมาก่อน ซึ่งอาจเป็นชนิดใหม่ของโลกหรือเป็นรายงานการค้นพบครั้งแรกของไทย

จากหลักฐานการค้นพบดังกล่าว กลายเป็นคำถามที่น่าสนใจในเชิงของความหลากหลายทางชนิดและพันธุกรรมที่ต้องทำการวิจัยในขั้นสูงต่อไป สิ่งเหล่านี้เป็นเพียง 2-3 ตัวอย่าง ที่น่าสนใจที่จะทำการวิเคราะห์วิจัยต่อไป การวิจัยครั้งนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษารูปแบบความหลากหลายของชุมชนหอยทากบกโดยใช้การวิเคราะห์สปีชีส์ที่อยู่ร่วมกัน และความสัมพันธ์กับถิ่นที่อยู่อาศัยบริเวณป่าทองผาภูมิ

วิธีการ

ทำการเก็บตัวอย่างหอยทากในพื้นที่ 4 ลักษณะใหญ่ ในเขตตำบลห้วยเขย่ง อำเภอทองผาภูมิ จังหวัดกาญจนบุรี ระหว่างเดือนพฤษภาคม พ.ศ. 2545 ถึงเดือนเมษายน พ.ศ. 2547 คือ 1) พื้นที่เขาหินปูน 2) พื้นที่ราบที่เป็นที่อยู่อาศัย 3) พื้นที่ทำการเกษตร 4) พื้นที่พุต่างๆ (ภาพที่ 2) ทำการสุ่มเก็บตัวอย่าง 10 พื้นที่สุ่ม ขนาด 20 x 20 เมตร ในจำนวนทั้งหมด 2 พื้นที่เป็นบริเวณเขาหินปูน (limestone hill) 8 พื้นที่เป็น



ภาพที่ 2. แผนที่แสดงเขตป่าอำเภอทองผาภูมิที่ทำการเก็บตัวอย่างหอยทากบกในการวิจัยครั้งนี้ 1: โป่งพุร้อน; 2: บ้านปากคอก; 3: บ้านปากลำปิล็อก; 4: บ้านท่ามะเดื่อ; 5: บ้านห้วยเขย่ง; 6: บ้านไร่ป่า)

พื้นที่ไม่ใช่เขาหินปูน (non limestone substrate) ประกอบด้วย 3 ที่ราบพื้นที่เกษตร 3 พื้นที่บริเวณที่อยู่อาศัย 2 พื้นที่พุ ได้แก่ พุปูราชินี และโป่งพุร้อน

ทำการสำรวจหาเปลือกหอยและหอยที่มีชีวิตในพื้นที่กำหนด 20 x 20 เมตร โดยใช้คนเก็บตัวอย่าง 3 คนต่อชั่วโมง เก็บตัวอย่างดินชั้นบน (topsoil) และซากใบไม้ทับถม (litter) ประมาณ 5 ลิตร แล้วร่อนอย่างหยาบ จากนั้นนำดินปนซากที่ร่อนได้ลอยในถังน้ำ (floatation) ซึ่งวัตถุที่หนักจะจมลงก้นถัง เปลือกหอยที่มีฟองอากาศอยู่ที่ก้นหอยจะลอย เก็บเปลือกหอยใส่กระดาษซับให้แห้งแล้วเก็บไว้จำแนก และเพื่อให้เห็นลักษณะต่างๆ ชัดเจน อาจต้องมีการแช่น้ำหรือล้างทำความสะอาดด้วยความระมัดระวัง เนื่องจากบางเปลือกอาจแตกหักได้ง่าย สำหรับเปลือกหอยทากจิ๋วต้องทำการร่อนด้วยตะแกรงที่มีความถี่หลายๆ แบบ แล้วทำการวัดค่า pH ของดินตามวิธีของ Anderson and Ingram (1996) และวัดปริมาณแคลเซียมคาร์บอเนตที่เก็บมาจากทุกพื้นที่ ตามวิธีการของ Richards (1954)

นำตัวอย่างเปลือกหอยและหอยที่มีชีวิต มาจัดจำแนกให้ถึงระดับสปีชีส์ ยกเว้นหอยวัยอ่อนที่ไม่สามารถจำแนกได้ถึงระดับสปีชีส์ แต่อาจจำแนกได้ที่ระดับสกุล โดยใช้เอกสารดังนี้ Panha (1996), Panha and Burch (2005), Sutcharit and Panha (2006) หอยที่มีชีวิตจะถูกเก็บรักษาไว้ใน 70% เอทานอล โดยเก็บตัวอย่างทั้งหมดไว้ที่ พิพิธภัณฑ์หอยทาก พิพิธภัณฑสถานธรรมชาติวิทยา ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ผลการวิจัย

ผลการตรวจสอบค่าความเป็นกรดด่างของดิน (pH) บริเวณที่ทำการวิจัย พบค่าความเป็นด่างที่บริเวณเขาหินปูนสองแห่ง ที่ค่า 7.7 กับ 8.4 การสุ่มเก็บตัวอย่างใน 6 บริเวณ พบค่า pH เฉลี่ยที่ 7.95 (ช่วง 7.4-8.4) พื้นที่ที่ไม่ใช่เขาหินปูนมีค่าเป็นกรดอ่อนๆ อยู่ในช่วง pH 5.7-6.2 ค่าปริมาณคาร์บอเนตในตัวอย่างดิน (percentage of carbonate in soil) พบมีค่าสูงในดินที่อยู่บริเวณเขาหินปูนและบริเวณใกล้เคียง ที่ค่า 15.2% และ 14.5% ในบริเวณที่ 1 และ 2 ในแปลงเก็บตัวอย่างเขาหินปูน ในพื้นที่ที่เหลือมีความลดหลั่นลงมา แม้บางพื้นที่อาจจะอยู่ไม่ใกล้เขาหินปูน เช่น พุปูราชินี แต่มีแนวหินปูนเล็กๆ ที่ให้ค่าคาร์บอเนตสูงถึง 12.7% พื้นที่ราบใกล้พื้นที่เกษตรบริเวณโป่งพุร้อนมีค่าเฉลี่ยอยู่ที่ 4.9% (อยู่ในช่วง 3.6%-7.5%) พื้นที่บ้านพักอาศัยมีค่าเฉลี่ยอยู่ที่ 3.2% (อยู่ในช่วง 2.6%-3.6%)

ตัวอย่างหอยที่สุ่มเก็บได้ในแต่ละพื้นที่ มีความผันแปรตามลักษณะของถิ่นที่อยู่อาศัย และสปีชีส์ และมักเก็บได้ในลักษณะของเปลือกมากกว่าตัวที่มีชีวิต เช่น พบหอยเป็นจำนวนมากทั้งในเชิงของจำนวนสปีชีส์ และจำนวนตัวต่อสปีชีส์ ในพื้นที่เขาหินปูน และบางชนิด เช่น หอยทากสยาม *Cryptozona siamensis* พบเป็นจำนวนมากในเกือบทุกพื้นที่ เช่น ในพื้นที่เขาหินปูน พบหอยทากสยามในตารางสุ่ม 20 x 20 เมตร มากถึง 547 ตัว ในขณะที่โป่งพุร้อนพบมากถึง 187 ตัว เป็นต้น (ตารางที่ 1) สำหรับหอยชนิดนี้พบเป็นตัวมีชีวิตมากกว่าเปลือก เปลือกที่พบมักมีลักษณะถูกกัดกินโดยสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก (small mammals) หอยทากสยามเป็นอาหารให้กับสัตว์หลายชนิดทั้งสัตว์เลื้อยคลาน นก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขนาดเล็ก นอกจากนั้นยังพบหอยบางชนิดที่มีจำนวนน้อยและพบเฉพาะบางพื้นที่เท่านั้น เช่น หอยทากจิ๋วทรงกระสวย *Diplommatina* sp. พบบริเวณแนวหินปูนที่พุปูราชินี และคาดว่าจะเป็นชนิดใหม่ของโลก (new species)

เมื่อนำค่าจำนวนหอยทั้งหมดที่พบ โดยไม่แยกสปีชีส์ มาเขียนกราฟความสัมพันธ์กับลักษณะของถิ่นที่อยู่อาศัย ได้แก่ ค่าความเป็นกรดด่าง (pH) และค่าเปอร์เซ็นต์คาร์บอเนตในดิน (ภาพที่ 3 และภาพที่ 4) จะพบหอยเป็นจำนวนมากในพื้นที่ที่ค่า pH เป็น 7 และค่าที่เป็นด่างเล็กน้อย และพบปริมาณน้อยมากในพื้นดินที่มีค่าเป็นกรด เช่นเดียวกันพื้นที่ที่มีค่าเปอร์เซ็นต์คาร์บอเนตในดินสูงก็จะพบหอยในปริมาณที่สูง

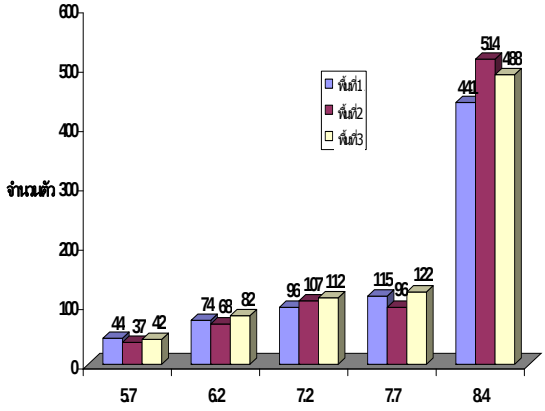
ค่า Relative abundance มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญที่ $P = 0.009$; Mann Whitney U test (ค่าเฉลี่ยจำนวนหอยในพื้นที่เขาหินปูนกับพื้นที่ที่ไม่ใช่เขาหินปูนต่อหนึ่งพื้นที่สุ่ม) มีค่าเท่ากับ 481 (±37) และ 41 (±3.6) ตามลำดับ นอกจากนั้นยังพบว่าจำนวนหอยที่เพิ่มขึ้นกับค่า pH ที่สูงขึ้นไปทางด่าง มีแนวโน้มสูงขึ้นเป็นสมการ exponential ($R^2 = 0.57$; $P < 0.005$) เช่นเดียวกับความสัมพันธ์กับค่าปริมาณคาร์บอเนตใน

ตารางที่ 1. จำนวนหอยทากบกที่เก็บได้จาก 5 พื้นที่ (15 ตารางสุ่ม) บริเวณป่าทองผาภูมิ

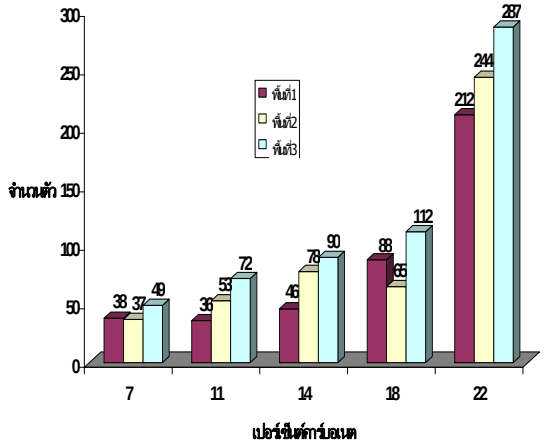
พื้นที่ตามตารางสุ่ม	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3	E1	E2	E3
Cyclophoridae															
Cyclophorus volvurus	14	8	17	12	14	11	7	11	15	19	17	16	45	74	56
Leptopoma sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	38	10
Cyclotus sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	7	3
Tortulosa sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
Alycaeus sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	12	24
Hydrocenidae															
Georissa sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	144	128	174
Diplommatinidae															
Diplommatina sp.	0	0	0	7	12	14	0	0	0	0	0	0	6	8	18
Pupiilidae															
Gyliotrachela sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	67	53
Ariophantidae															
Cryptozona siamensis	36	21	42	31	27	44	27	31	36	42	33	52	145	112	141
Sarika respenden	0	0	0	4	6	3	11	4	7	21	8	14	19	23	26
Camaenidae															
Amphidromus glaucolarynx	34	16	27	3	8	0	5	0	12	6	11	7	12	8	7
Chloritis siamensi	0	0	0	12	26	22	0	2	6	5	0	0	4	5	8
Trochomorpha sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
Helicarionidae															
Durgella sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	8	11	3	12	6
Helicarion sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	7
Achatinidae															
Achatina fulica	14	8	16	4	11	2	0	17	6	5	16	14	8	14	3
Streptaxidae															
Discartemon sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	7	11
Subulinidae															
Aegista sp.	0	0	0	14	21	17	3	16	11	6	9	17	22	8	19
Lamellaxis gracile	28	21	18	11	24	26	42	35	23	14	21	20	16	43	29
Glessula sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	18	9
Succineidae															
Succinea sp.	19	17	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Bulimulidae															
Buliminus siamensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	1	4
Vaginulidae															
Semperula sp.	6	11	5	1	0	2	2	0	0	0	1	4	4	3	1
Rathousiidae															
Atopos sp.	2	0	2	1	1	0	4	1	2	0	0	2	3	2	2

ดิน (R^2 = 0.65; P <0.005) แต่ค่าที่พบดังกล่าวส่วนใหญ่เป็นค่าจำนวนที่เก็บได้จากพื้นที่เขาหินปูนเกือบทั้งหมด

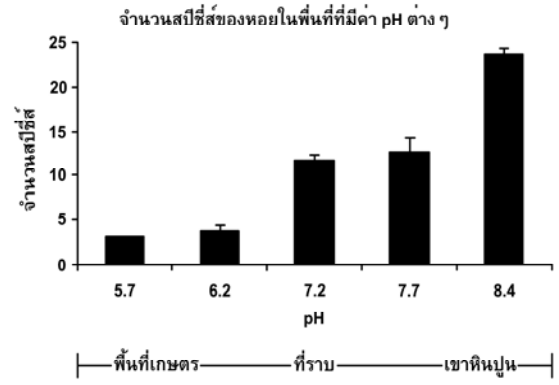
เมื่อนำค่าจำนวนสปีชีส์ของหอยที่สุ่มเก็บได้มาสร้างความสัมพันธ์ในกราฟ (ภาพที่ 5) พบว่าหอยทั้ง 24 สปีชีส์พบที่บริเวณเขาหินปูน และลดหลั่นลงตามลำดับในพื้นที่ที่ไม่ใช่เขาหินปูน และพบหอยเพียง 3-7 สปีชีส์ ในพื้นที่ทำการเกษตร โดยมีหอยที่เป็นชนิดพันธ์ต่างถิ่น เช่น หอยทากอาฟริกัน *Achatina fulica* หอยเล็บ *Succinea* sp. เป็นสปีชีส์ที่สำคัญทั้งในพื้นที่



ภาพที่ 3. แสดงจำนวนหอยที่พบทั้งหมดต่อพื้นที่ที่มีค่า pH ต่างๆ กัน



ภาพที่ 4. แสดงจำนวนหอยทั้งหมดที่พบต่อพื้นที่ที่มีเปอร์เซ็นต์คาร์บอเนตในดินที่มีค่าต่างๆ กัน



ภาพที่ 5. แสดงจำนวนสปีชีส์ของหอยที่พบในพื้นที่หลายประเภทที่มีค่า pH ต่างๆ กัน

อยู่อาศัย และพื้นที่เกษตรกรรม ส่วนหอยนกขมิ้นลาย *Amphidromus glaucolarynx* หอยขัดเปลือก *Sarika resplenden* หอยหางดีด *Durgella* sp. จัดเป็นกลุ่มสปีชีส์ที่พบได้ในหลายพื้นที่ แต่มีปริมาณไม่มากนัก (ภาพที่ 6) ในขณะที่หอยนักล่าตัวสีส้ม *Discartemon* sp. พบเฉพาะบริเวณเขาหินปูนเท่านั้น (ภาพที่ 7) ซึ่งตรงข้ามกับทากเปลือย (หอยไม่มีเปลือก) นักล่า *Atopos* sp. ที่พบในทุกพื้นที่ที่ทำการเก็บตัวอย่าง (ภาพที่ 8)

เมื่อวิเคราะห์จากลักษณะของเปลือกหอย พบว่าหอยในบริเวณป่าทองผาภูมิมีรูปแบบเปลือกเป็นสองสัณฐาน (bimodal) โดยพบว่ามีหอยเพียงไม่กี่สปีชีส์ที่มีลักษณะเปลือกเป็นแบบความสูงมากกว่าความกว้าง (h>d) ได้แก่ พวกที่มักอาศัยบนต้นไม้ เช่น หอยนกขมิ้นลาย *Amphidromus glaucolarynx* และหอยตัวเขียว *Leptopoma* sp. และยังมีหอยที่มีรูปทรงเปลือก เช่นนี้แต่อาศัยตามพื้นดิน เช่น หอยทากอาฟริกัน (ภาพที่ 9) และหอยข้าวสาร *Lamellaxis gracile* ซึ่งเปลือกหอยส่วนใหญ่ที่พบเป็นแบบ h<d เรียกว่า discoidal พบว่าเกือบทั้งหมดอาศัยบนพื้นดินหรือตามซากใบไม้ทับถม ยกเว้นหอยเปลือกไม้สยาม *Chloritis siamensis* เนื่องจากอาศัยอยู่ในเปลือกไม้ กินเห็ดราใต้เปลือกไม้เป็นอาหาร และอยู่บนต้นไม้ตลอดชีวิตเช่นเดียวกับหอยนกขมิ้น

วิจารณ์

ผลการวิจัยที่เกิดขึ้นทำให้ยืนยันเรื่องของเขาหินปูนกับหอยทากบก ว่าเป็นถิ่นที่อยู่อาศัยที่เหมาะสมและมีวิวัฒนาการคู่กันมา จากจำนวนหอยทากบกที่พบทั้งในเชิงของจำนวนสปีชีส์ (species composition) และจำนวนตัวของหอยที่พบในทุกพื้นที่ที่ทำการเก็บข้อมูล จะเห็นว่าในพื้นที่ที่เป็นเขาหินปูนจะพบหอยทากบกมีปริมาณมากกว่า 5-10 เท่าของพื้นที่ที่ไม่ใช่เขาหินปูน

การวิเคราะห์องค์ประกอบทางเคมีของพื้นดินที่อยู่อาศัยของหอย โดยเฉพาะค่าความเป็นกรดด่าง (pH) และค่าเปอร์เซ็นต์คาร์บอเนตของดิน พบว่ามีค่าสัมพันธ์ในเชิงบวก หินปูนที่ประกอบด้วยสารแคลเซียมคาร์บอเนต จึงเป็นบัฟเฟอร์ที่สำคัญที่จะปรับค่า pH ที่เป็นกรด เนื่องจากสภาพความเป็นกรดเป็นอันตรายอย่างมากสำหรับหอยทากบก ดังนั้นจึงมักพบว่าค่าแคลเซียมคาร์บอเนตสูงมักแปรตามค่า pH ที่สูงขึ้นด้วย และเป็นตัวแปรสำคัญที่แยกการแพร่กระจายและรูปแบบของประชากรและชุมชนของชนิดสิ่งมีชีวิต

ภาพที่ 6. หอยทากบกชนิดเด่น ที่พบในพื้นที่ต่างๆ ได้แก่
แถวที่ 1. หอยนกขมิ้นลาย (*Amphidromus glaucolarynx*), หอยทากสยาม (*Crytozona siamensis*), หอยหางดีด (*Durgella* sp.)
แถวที่ 2. หอยขัดเปลือก (*Sarika* sp.), หอยเล็บ (*Succinea* sp.), หอยทากอาฟริกัน (*Achatina fulica*)

โดยเฉพาะหอยทากบกที่ได้ทำการวิจัยในครั้งนี้ ซึ่งหอยทากบกจะใช้แคลเซียมคาร์บอเนตในการสร้างเปลือกหอยและเปลือกไข่ อย่างไรก็ตามความสัมพันธ์ในเชิงบวกดังกล่าว ก็ยังไม่เป็นที่ยืนยันอย่างชัดเจน แต่ก็มีผลงานที่น่าสนใจตีพิมพ์สนับสนุนแนวคิดดังกล่าว เช่น Graveland et al. (1994) หรือแม้แต่การค้นพบในหอยต้นไม้ ที่ไม่มีส่วนใดสัมผัสกับดินแต่อาหารที่กินจากส่วนต่างๆ ของพืชก็ได้แคลเซียมมาจากหินปูนโดยตรง (Crowther, 1987)

อย่างไรก็ตาม ข้อมูลของเปลือกหอยที่เก็บมาจากพื้นที่ต่างๆ อาจจะไม่ใช่ข้อมูลที่จะสามารถบ่งบอกเรื่องของความหนาแน่นของประชากร (population densities) แต่จะสามารถบอกอัตราการสลายของเปลือก โดยในพื้นที่ต่างๆ ในพื้นที่ที่เป็นกรดการสลายตัวของเปลือกอาจรวดเร็วมาก ในขณะที่พื้นที่ที่เป็นกลางหรือด่าง จะมีการสลายตัวของเปลือกช้า ทำให้การเก็บเปลือกหอยมาวิเคราะห์ข้อมูลต่างๆ อาจให้ผลที่ไม่ตรงกับความเป็นจริงได้ แต่จากการเก็บข้อมูลในระยะสองปี ไม่พบความแตกต่างของการสลายตัวของเปลือกหอยอย่างมีนัยสำคัญ (สมศักดิ์ ปัญหา, ข้อมูลที่ยังไม่มีการพิมพ์เผยแพร่) ที่เป็นเช่นนี้อาจจะเป็นไปได้ว่าการสลายตัวของเปลือกอาจเกิดจากการกระทำของฝนที่เป็น

ภาพที่ 7. หอยนักล่าพวก Streptaxid ที่พบเฉพาะเขาหินปูนเท่านั้น

ภาพที่ 8. ทากนักล่าพวก *Atopos* พบได้ทุกแห่งแม้แต่บริเวณที่อยู่อาศัย

ภาพที่ 9. หอยทากอาฟริกันที่พบเกาะอยู่ตามต้นไม้ทั่วไปใกล้กับที่อยู่อาศัยของชาวบ้าน

ปัจจัยสำคัญในเรื่องของสภาพความเป็นกรดด้วยเช่นกัน ซึ่งต้องทำการวิจัยในรายละเอียดต่อไป

การสำรวจสปีชีส์ของหอยทากบกในพื้นที่ป่าทองผาภูมิ พบว่ามีหอยบางสปีชีส์อาศัยอยู่เฉพาะบริเวณหินปูนเท่านั้น (obligate calcicoly) ได้แก่ หอยทากจิ๋วชนิดต่างๆ ไม่ว่าจะเป็น หอยทากจิ๋วรูปกระสวย *Diplommatina* sp. หอยทากจิ๋วกันแดง *Georissa* sp. และหอยนักล่าตัวสีส้ม *Discartemon* sp. หอยทั้งสามชนิดนี้จะไม่พบในพื้นที่ที่ไม่ใช่เขาหินปูนเลย หินปูนอาจเป็นปัจจัยสำคัญสำหรับหอยทากด้วยเหตุผลดังกล่าวข้างต้น แต่สำหรับหอยนักล่าตัวสีส้มแล้วการมีหอยชนิดอื่นอยู่มากๆ ในบริเวณเขาหินปูนอาจเป็นสิ่งที่ทำให้หอยนักล่าฯ ดำรงชีวิตอยู่เฉพาะบริเวณเขาหินปูน ดังเช่นแนวคิดสำหรับหอยนักล่าสกุล *Diaphera* ในแนวเขาหินปูนของซาบาห์บอร์เนียว โดย Schilthuizen and Vermeulen (2003)

การวิจัยในครั้งนี้จะเห็นว่า มีหอยจำนวนมากกว่าครึ่งหนึ่งไม่สามารถตรวจหาชื่อวิทยาศาสตร์ได้ถึงระดับสปีชีส์ สาเหตุมาจากหลายประการ ประการแรก คือ หอยทากบกในประเทศไทยที่รายงานจนถึงปัจจุบันพบมีจำนวนวงศ์มากกว่า 20 วงศ์ Panha (1996), สมศักดิ์ ปัญหา (ข้อมูลที่ยังไม่ตีพิมพ์เผยแพร่) ซึ่งถือว่าเป็นจำนวนที่มากเมื่อเทียบกับสัตว์กลุ่มอื่นๆ การหาเอกสารที่เกี่ยวข้องและการตรวจเทียบตัวอย่างต้นแบบ ไม่สามารถทำได้ง่ายนัก ทำให้ได้เพียงระดับสกุล อีกประการหนึ่ง คือ ดินแดนของจังหวัดกาญจนบุรีถือว่าเป็นพื้นที่ที่มีหลายส่วนที่ยังไม่เคยมีการสำรวจทางด้านความหลากหลายทางชีวภาพอย่างจริงจัง ดังนั้น จึงมีความเป็นไปได้ที่จะพบหอยทากบกชนิดใหม่อีกหลายชนิด เช่น *Diplommatina* sp., *Discartemon* sp., *Atopos* sp. และ *Glessula* sp. เป็นต้น หรือแม้แต่หอยนกขมิ้นลาย *Amphidromus galucolarynx* ที่แยกตัวออกมาจากบริเวณอื่นๆ ก็มีความเป็นไปได้ที่จะถูกจำแนกเป็นสปีชีส์ย่อยที่มีพันธุกรรมที่ต่างจากที่อื่นๆ

บทสรุป

หอยทากบก วิวัฒนาการร่วมกับเขาหินปูน

หอยทากบกจัดเป็นสัตว์โลกล้านปี เนื่องจากกำเนิดมาในช่วงตอนกลางของมหายุคพาลิโอโซอิค และมีวิวัฒนาการมาอย่างหลากหลายในตอนปลายยุคครีเตเชียส เมื่อราว 100 กว่าล้านปีที่ผ่านมา รวมทั้งมีการสืบทอดเผ่าพันธุ์มาอย่างต่อเนื่อง ท่ามกลางการเปลี่ยนแปลงของโลกที่ทำให้สรรพชีวิตจำนวนมากพากันล้มหายตายจากครั้งแล้วครั้งเล่า แต่หอยทากกลับมีพัฒนาการไปตามวิถีของโลกในแต่ละยุคสมัยอย่างน่าอัศจรรย์ โดยมีวิวัฒนาการที่ค่อยเป็นค่อยไปตามสภาพแวดล้อม และมีอัตราของ allopatric speciation ค่อนข้างสูง นั่นหมายถึงมีความจำเพาะถิ่นสูงมาก (highly endemism) ทำให้หอยทากบกกลายเป็นรูปแบบของสิ่งมีชีวิตที่ยอดเยี่ยมในเชิงของชีวภูมิศาสตร์ (biogeography) โดยเฉพาะกลายเป็นของคู่กันกับโลกล้านปีอย่างเขาหินปูน สมมติฐานที่ว่า “*One Hill One Species*” ก็ได้รับการพิสูจน์มาแล้วจากผลงานตีพิมพ์ที่ผ่านมา (Panha and Burch, 2004; Tongkerd et al., 2004; Sutcharit and Panha, 2006; Sutcharit et al., 2007) สิ่งมีชีวิตกลุ่มดังกล่าวมีลักษณะที่สำคัญ คือ มีเปลือกบิดเป็นเกลียว ซึ่งวิวัฒนาการของเกลียวเปลือกมีหลากหลายรูปแบบแตกต่างตามลักษณะถิ่นที่อยู่อาศัย ตั้งแต่เกลียวที่มีเป็นจำนวนมาก ทั้งแบบเวียนซ้ายและ

เวียนขวาในหอยหลายชนิด ไปจนถึงการลดรูปของเปลือกในหอยหางดีด และการหดหายไปของเปลือกในทากนักล่า เหล่านี้ล้วนเป็นสิ่งที่เกิดขึ้นมาแล้ว และกำลังเกิดขึ้นอย่างต่อเนื่อง

หอยทากทองผาภูมิ

อำเภอทองผาภูมิเป็นดินแดนโลกล้านปีที่เต็มไปด้วยเทือกเขาสลับซับซ้อน แนวเขาวางตัวในแนวทิศเหนือใต้ ซึ่งเป็นส่วนหนึ่งของเทือกเขาตะนาวศรี ประกอบด้วยเขาหินปูนเป็นลักษณะเด่น และมีภูมิอากาศแบบชื้นและแล้งสลับกัน มีฝนตกชุกเกือบตลอดทั้งปี เรียกกันว่า “ฝนแปดแดดสี่” ทำให้เขาหินปูนมีการผุกร่อนในอัตราที่เร็วกว่าที่อื่น จึงกลายเป็นพื้นที่เกิดวิวัฒนาการของหอยทากบกที่น่าสนใจ ซึ่งสอดคล้องกับผลการวิจัยครั้งนี้ที่พบข้อมูลน่าตื่นเต้นจำนวนมาก คณะผู้วิจัยได้พบหอยทากบกมากถึง 24 ชนิด ในพื้นที่เขาหินปูนที่ดินมีค่าเป็นด่างเล็กน้อย ในขณะที่พบหอยทากเพียง 3 ชนิด ในพื้นที่ที่ไม่ใช่เขาหินปูน และดินมีความเป็นกรด ในจำนวนนี้มีอยู่ 2 ชนิด เป็นชนิดพันธุ์ต่างถิ่นที่ทำลายพืชผลเกษตร และยังมีสิ่งที่น่าสนใจที่น่าสนใจ คือ การค้นพบหอยทากสวยงามที่เรียกว่าหอยนกขมิ้นลาย *Amphidromus glaucolarynx* ซึ่งเป็นหอยต้นไม้ที่พบค่อนข้างยากในพื้นที่ป่าธรรมชาติและเขาหินปูน แต่กลับพบอาศัยอยู่อย่างผสมกลมกลืนในพื้นที่ที่เป็นที่อยู่อาศัยของผู้คน นอกจากนั้นยังพบหอยอีกหลายชนิดที่ชุมชนน่าจะรู้จัก เช่น หอยเล็บสกุล *Succinea* ที่อาศัยอยู่ตามไม้ดอกไม้ประดับโดยเฉพาะกล้วยไม้ ซึ่งอาจเป็นชนิดพันธุ์ต่างถิ่นที่นำเข้ามาจากต่างประเทศ หอยทากสยาม *Cryptozona siamensis* เป็นหอยที่พบในทุกพื้นที่และกินอาหารได้หลากหลาย จัดเป็นศัตรูตัวสำคัญของเกษตรกรที่มักจะเข้าทำลายพืชผลส่วนทากนักล่า *Atopos* มีจำนวนไม่มากนักแต่ก็พบในเกือบทุกพื้นที่ เข้าใจว่าจะเคลื่อนที่ไปในพื้นที่กว้างเพื่อล่ากินหอยชนิดอื่น โดยเฉพาะหอยทากสยามและกินตัวอ่อนของแมลงบางชนิด ซึ่งอาจจะเป็นสัตว์ตัวห้ำที่สามารถใช้ควบคุมศัตรูพืชโดยชีววิธีได้

เมื่อเก็บตัวอย่างหอยตามพื้นที่ที่มีความเป็นกรดด่างต่างๆ กัน พบว่าหอยจำนวนมากอาศัยในบริเวณที่มีค่าเป็นกลางถึงด่างเล็กน้อย ในขณะที่พบหอยจำนวนน้อยอาศัยอยู่ในพื้นที่ที่มีความเป็นกรด นอกจากนั้นในพื้นที่ที่มีความชื้นสูงมักจะพบหอยหลากหลายชนิดพันธุ์ ส่วนในพื้นที่แห้งแล้งจะพบน้อยชนิดกว่า ในพื้นที่ราบมักพบหอยชนิดที่มีค่าความกว้างของเปลือกมากกว่าความสูงของเปลือก (h<d) ในขณะที่พื้นที่ลาดชันจะพบหอยที่มีความสูงของเปลือกมากกว่าความกว้างของเปลือก (h>d)

นอกจากนี้ลักษณะของเปลือกยังสามารถเล่าเรื่องราวของวิวัฒนาการในแนวเขาหินปูนได้อย่างดียิ่ง ซากฟอสซิลของหอยหอม *Cyclophorus* sp. ที่มีอายุราว 2 ล้านปีในบริเวณเขาหินปูนบอกให้รู้ว่าบริเวณนั้นมีแนวเขาหินปูนที่มีต้นไม้อยู่อย่างหลากหลาย เกิดเป็นซากทับถมให้หอยหอมได้บริโภค และจากการค้นพบหอยทากจิ๋ว *Diplommatina* sp. ซึ่งเป็นชนิดที่ยังไม่เคยมีรายงานมาก่อน และเป็นสกุลพวกที่กำเนิดมาราวๆ 20-30 ล้านปีที่ผ่านมา ทำให้พออนุมานได้ว่าเขาหินปูนแถบนี้มีรูปร่างสูงชัน และเต็มไปด้วยพืชพวกมอสมาช้านานแล้ว

กิตติกรรมประกาศ

ผลงานวิจัยนี้ได้รับทุนสนับสนุนจากโครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย ซึ่งร่วมจัดตั้งโดยสำนักงานกองทุนสนับสนุนการวิจัยและศูนย์พันธุวิศวกรรมและเทคโนโลยีชีวภาพแห่งชาติ และบริษัท ปตท. จำกัด (มหาชน) รหัสโครงการ BRT R_245013

เอกสารอ้างอิง

Anderson, J.M. and J.S.I. Ingram. 1996. Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook of Methods. CAB International, London.

Burch, J.B., S. Panha and P. Tongkerd. 2003. New taxa of Pupillidae (Pulmonata: Stylommatophora) from Thailand. *Walkerana* 13(29/30): 129-187.

Cain, A.J. 1977. Variation in the spire index of some coiled gastropod shells, and its evolutionary significance. *Phil. Trans. Royal Soc. London, Ser. B, Biol. Sci.* 277: 377-428.

Cain, A.J. 1978. The deployment of operculate land snails in relation to shape and size of shell. *Malacologia* 17: 207-221.

Cain, A.J. 1981. Variation in shell shape and size of helicid snails in relation to other pulmonates in faunas of the Palaearctic region. *Malacologia* 21: 149-176.

Chiba, S. 1996. Ecological and morphological diversification within single species and character displacement in *Mandarina*, endemic land snails of the Bonin Islands. *J. Evol. Biol.* 9: 277-291.

Crowther, J. 1987. Ecological observations in tropical karst terrain, West Malaysia. II Rainfall

interception, litterfall and nutrient cycling. *Journal of Biogeography* 14: 145-155.

Emberton, K.C. 1994. Partitioning a morphology among its controlling factors. *Biol. J. Linn. Soc.* 53: 353-369.

Emberton, K.C. 1995. Sympatric convergence and environmental correlation between two land snail species. *Evolution* 49: 469-475.

Goodfriend, G.A. 1986. Variation in land snail shell form and size and its causes: a review. *Syst. Zool.* 35: 204-223.

Graveland, J.R., J.H. van der Wal, van Balen and A.J. van Noordwijk. 1994. Poor reproduction in forest passerines from decline of snail abundance on acidified soils. *Nature* 368: 446-448.

Kongim, B., F. Naggs and S. Panha. 2006. Karyotype of operculate land snails of the genus *Cyclophorus* (Prosobranchia: Cyclophoridae) in Thailand. *Journal of Invertebrate Reproduction and Development* 49(1-2): 1-8.

Panha, S. 1996. A checklist and classification of the land pulmonate snail in Thailand. *Walkerana* 8(19): 31-40.

Panha, S. and J.B. Burch. 1997. A new cave dweller of the genus *Alycaeus* from Thailand. *Malacological Review* 30(2): 119-122.

Panha, S. and J.B. Burch. 2001. The pupillid genus *Aulacospira* in Thailand (Pulmonata: Stylommatophora). *Walkerana* 12(28): 65-76.

Panha, S. and J.B. Burch. 2004. New pupilloid from Thailand. *The Nat. Hist. J. Chulalongkorn Univ.* 2(1): 21-24.

Panha, S. and J.B. Burch. 2005. An introduction to the microsnails of Thailand. *Malacological Review* 37/38: 1-155.

Richards, L.A. 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkaline soils. US Department of Agriculture. 160 p.

Schilthuizen, M. and J.J. Vermeulen. 2003. The land snails of the Tabin limestone hill. *In* M. Maryati and M. Schilthuizen (eds.), Tabin Limestone Expedition 2000. Universiti Malaysia Sabah, Kotakinabalu.

Solem, A. 1984. A world model of land snail diversity and abundance. *In* A. Solem and A.C. van Bruggen (eds.), World-wide Snails, Biogeographical Studies on Non-marine Mollusca, pp. 6-22. Brill & Backhuys, Leiden.

Solem, A. 1990. Limitations of equilibrium theory in relation to land snails. *Acd. Naz. Lincei, Atti Conveg* 85: 97-116.

Solem, S. and E.L. Yochelson. 1979. North American Paleozoic land snails, with a summary of other Paleozoic nonmarine snails. *Geol. Survey Prof. Pap.* 1072: 1-42.

Sutcharit, C. and S. Panha. 2006. Taxonomic review of the tree snail *Amphidromus* Albers, 1850 (Pulmonata: Camaenidae) in Thailand and adjacent areas: subgenus *Amphidromus*. *Journal of Molluscan Studies* 72(1): 1-30.

Sutcharit, C., T. Asami and S. Panha. 2007. Evolution of whole-body enantiomorphy in the tree snails *Amphidromus*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 661-672.

Tillier, S., M. Masselot and A. Tillier. 1996. Phylogenetic relationships of the pulmonate gastropods from rRNA sequence, and tempo and age of the stylommatophoran radiation. *In* J. Taylor (ed.), Origin and Evolutionary Radiation of Mollusca, pp. 267-284. The Malacological Society of London.

Tongkerd, P., T. Lee, S. Panha, J.B. Burch and D.O' Foighil. 2004. Molecular phylogeny of certain Thai Gastrocoptine micro land snails (Stylommatophora: Pupillidae) inferred from mitochondrial and nuclear riobosomal DNA sequences. *Journal of Molluscan Studies* 70(4): 139-147.