



โครงสร้างชุมชนสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในลำธารชั่วคราว
สถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราช อำเภอน้ำหนาว จังหวัดนครราชสีมา
Community structures of benthic macroinvertebrates in
intermittent stream, Sakaerat environmental research station,
Wang Nam Khiao District, Nakhon Ratchasima Province

ปฐพีพัทธ์ เทวาวัด¹ และ นฤมล แสงประดับ^{1*}

¹ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยขอนแก่น อำเภอเมือง จังหวัดขอนแก่น 40002

Corresponding Author, E-mail: narumon@kku.ac.th

บทคัดย่อ

การศึกษาโครงสร้างชุมชนของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินบริเวณสถานีอ่างจางวาง สถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราช จังหวัดนครราชสีมา ตั้งแต่เดือนธันวาคม พ.ศ. 2557 ถึงเดือน ธันวาคม พ.ศ. 2558 โดยเก็บตัวอย่างน้ำและตัวอย่างสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินและเก็บระยะตัวเต็มวัยแมลงน้ำเดือนละครั้ง เพื่อสังเกตการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพและเคมีของลำธารรวมทั้งโครงสร้างชุมชนสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินตลอดระยะเวลา 13 เดือน พบว่าบริเวณที่ศึกษาเป็นลำธารที่มีน้ำไหลไม่ตลอดปีและมีปริมาณออกซิเจนละลายต่ำ จากลักษณะทางกายภาพสามารถแบ่งลำธารออกเป็น 4 ระยะ ได้แก่ ระยะน้ำขัง ระยะน้ำแห้ง ระยะเต็มน้ำ และระยะน้ำไหล ผลการสำรวจพบสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินทั้งหมด 2 ไฟลัม 11 อันดับ 39 วงศ์ และ 60 สกุล รวมทั้งสิ้นจำนวน 7,592 ตัว โครงสร้างสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินมีความแตกต่างกันตามระยะของลำธารคือ ระยะเต็มน้ำมีความหลากหลายและความสม่ำเสมอของสัตว์มากกว่าระยะน้ำไหล ระยะน้ำแห้งและระยะน้ำขัง ตามลำดับ เมื่อน้ำเริ่มไหลตัวอ่อนริ้นดำเป็นผู้บุกเบิกตามด้วยตัวอ่อนของแมลงชีปะขาว แมลงสโตนฟลายและแมลงหนอนปลอกน้ำ เมื่อน้ำหยุดไหลสัตว์ที่มีความทนต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม เช่น หอยฝาเดียว ตัวอ่อนแมลงสองปีก ตัวมวนและตัวอ่อนแมลงปอมีจำนวนมากขึ้น ซากอินทรีย์จากระบบนิเวศบกเป็นแหล่งให้พลังงานหลัก ผลการศึกษาสันนิษฐานว่าสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินบางส่วนอาจซ่อนตัวอยู่ตามซอกหินในระยะที่น้ำไม่ไหลแล้วปล่อยตัวลอยมากับกระแสน้ำเพื่อเข้าครอบครองพื้นที่อาศัยในระยะน้ำไหลและการบินมาวางไข่ของตัวเต็มวัยแมลงน้ำ ดังนั้นลำธารที่มีน้ำไหลไม่ตลอดปีหรือลำธารชั่วคราวนี้อาจมีบทบาทสำคัญคือเป็นแหล่งหลบภัยและแหล่งรักษาพันธุกรรมของสัตว์ในลำธารนี้

Abstract

Community structures of benthic macroinvertebrates were investigated in Thum Jon Aung, Sakaerat environmental research station, Wang Nam Khiao District, Nakhon Ratchasima Province during December 2014 to December 2015. Water samples, benthic macroinvertebrates and adult stage of aquatic insects were collected monthly in order to observe changing of physicochemical characters of stream and benthic macroinvertebrates community within 13 months. It was found that Thum Jon Aung is an intermittent stream where dissolved oxygen was very low. It could be divided based on physical characteristics into 4 phases included filling, dry, re-filling and flow phases. A total of 7,592 individuals in 2 phyla, 11 orders, 39 families and 60 genera were identified. Diversity and evenness of benthic macroinvertebrates in the re-filling phase were higher than those of flow, dry and filling phases, respectively. Blackfly larvae were pioneer species at initial of flow phase and were succeeded by mayfly, stonefly and caddisfly larvae. Tolerant taxa such as gastropods, dipteran larvae, water beetles, water bugs and dragonfly nymphs were increase after the water ceased flow. Allochthonous were main energy source. We suspected that some benthic macroinvertebrates may refuge in crevice during the non-flow period and drift to downstream during the flow period. Drift of immature stages and aerial dispersal of adults were the main mechanism for colonization. Therefore, intermittent stream may play an important role as a refuge and genetic resources of aquatic organisms.

คำสำคัญ: สัตว์หน้าดิน ลำธารชั่วคราว ประเทศไทย

Keywords: Benthos, Intermittent stream, Thailand

บทนำ

สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินหมายถึงสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่สามารถมองเห็นได้ด้วยตาเปล่า มีขนาดที่ไม่สามารถลอดผ่านรูตะแกรงขนาด 200-500 ไมโครเมตร อาศัยอยู่ในน้ำจืด โดยอยู่ใต้หิน เกาะหิน กิ่งไม้ อยู่ตามใบไม้ หรือแทรกตัวอยู่ระหว่างตะกอน เช่น กรวด หทราย หรือโคลน (Rosenberg and Resh, 1993) สัตว์เหล่านี้เป็นผู้ส่งถ่ายพลังงานจากภายนอกและภายในระบบนิเวศแหล่งน้ำ ส่งต่อไปยังผู้บริโภคลำดับขั้นสูงขึ้น และมีบทบาทสำคัญในห่วงโซ่อาหารคือเป็นอาหารของสัตว์น้ำต่างๆ เช่น ปลา กบ Cummins

et al. (2008) แบ่งสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินตามกลไกการได้อาหาร (Functional Feeding Group) เป็น 5 กลุ่มได้แก่ กลุ่มกัดกิน (shredders) กินอนุภาคอินทรีย์ที่มีขนาดใหญ่กว่า 1 มิลลิเมตร (Coarse Particulate Organic Matter, CPOM) เช่นใบไม้ กลุ่มขูดกิน (scrapers) ขูดกินสาหร่ายไดอะตอมและฟิล์มชีวภาพตามพื้นผิวแหล่งอาศัย (periphyton, เพอริไฟตอน) กลุ่มผู้ล่า (predators) ล่าเหยื่อเป็นอาหาร กลุ่มกินอาหารโดยการกรอง (collector filterers) กรองกินอนุภาคอินทรีย์ที่มีขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร (Fine Particulate

Organic Matter, FPOM) และกลุ่มกินอาหารโดยการเก็บสะสม (collector gatherers) เก็บกินอนุภาคอินทรีย์ที่มีขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร การศึกษาความหลากหลายของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในลำธารชั่วคราวต่างประเทศ ได้แก่ Pires et al. (2000), Barbosa et al. (2012), Řezníčková et al. (2013) และ Mackie et al. (2013) เป็นต้น การศึกษาความหลากหลายของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในประเทศไทยส่วนมากเป็นการศึกษาในลำธารที่มีน้ำไหลตลอดทั้งปีเช่น Boonsoong and Sangpradub (2008), Getwongsa and Sangpradub (2008), Boonyanusith et al. (2012), Thanee and Phalaraksh (2012), พิไลพร และแตงอ่อน (2549) และพิมพ์นิชาห์และนิสาร์ตัน (2557) เป็นต้น การศึกษาครั้งนี้มีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางกายภาพและเคมีรวมทั้งด้านชีวภาพโดยเฉพาะโครงสร้างชุมชนสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในลำธารที่มีน้ำไหลเพียงบางช่วงของปีซึ่งยังไม่มีรายงานในประเทศไทย

วิธีการดำเนินการวิจัย

1. สถานที่วิจัย

ลำธารถ้ำจางอว (รูปที่ 1) เป็นลำธารในสถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราช ตั้งอยู่ที่อำเภอวังน้ำเขียว จังหวัดนครราชสีมา ละติจูด $14^{\circ} 30' 17.87''$ N ลองจิจูด

$101^{\circ} 55' 06.94''$ E ความสูงเฉลี่ย 431 เมตรจากระดับน้ำทะเล เป็นแหล่งน้ำประเภทที่ 1 ตามประกาศคณะกรรมการสิ่งแวดล้อมแห่งชาติ ฉบับที่ 8 พ.ศ. 2538 และเป็นลำธารต้นน้ำสายหนึ่งของแม่น้ำมูลมีน้ำไหลเพียงบางช่วงของปี โดยไหลไปรวมกับลำธารต้นน้ำอื่นๆ ที่เขื่อนลำนางรอง อำเภอปักธงชัย จังหวัดนครราชสีมา ลำธารไหลผ่านป่าดิบเขา มีพืชปกคลุมลำธารตลอดทั้งปี มีแสงแดดส่องถึงประมาณร้อยละ 40 ในแต่ละเดือนมีการสะสมซากอินทรีย์จากต้นไม้มิรมลอาหารแตกต่างกันไป ในการศึกษาครั้งนี้ใช้พื้นที่บริเวณถ้ำจางอวซึ่งมีลักษณะเป็นแอ่งน้ำขังในหน้าแล้ง และเริ่มมีน้ำไหลและ/หรือน้ำตกในฤดูฝนพื้นที่อาศัยของลำธารส่วนใหญ่ประกอบด้วย ลานหินหินขนาดใหญ่ (>256 มิลลิเมตร) หินขนาดกลาง (128-256 มิลลิเมตร) หินขนาดเล็ก (16-128 มิลลิเมตร) กรวด (2-16 มิลลิเมตร) ทราย (0.063-2 มิลลิเมตร) อัตราส่วน 60:15:10:5:5:5 ตามลำดับ และข้อมูลปริมาณน้ำฝนรายเดือนได้รับการอนุเคราะห์จากสถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราช

2. ปัจจัยทางกายภาพและเคมีบางประการของแหล่งน้ำ

วัดค่าปัจจัยทางกายภาพและเคมีจำนวน 8 พารามิเตอร์ของน้ำในแอ่งก่อนการเก็บตัวอย่างสัตว์พารามิเตอร์ละ 3 ชั่วโมง เพื่อเป็นข้อมูลสภาพทั่วไปของแหล่งน้ำ ดังตารางที่ 1



รูปที่ 1 สถานีถ้ำจางวาง ในสถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราช อำเภอน้ำหนาว จังหวัดนครราชสีมา A) ระยะเป็นแอ่งน้ำขัง (มกราคม พ.ศ. 2558) และ B) ระยะที่มีน้ำไหล (ตุลาคม พ.ศ. 2558)

ตารางที่ 1 ปัจจัยทางกายภาพและเคมีของน้ำและวิธี/เครื่องมือตรวจวิเคราะห์

ปัจจัยคุณภาพน้ำ	หน่วยที่ใช้วัด	วิธี/เครื่องมือตรวจวิเคราะห์
1. ความลึก	cm	สายวัด
2. อุณหภูมิอากาศบริเวณที่เก็บตัวอย่าง	°C	เทอร์โมมิเตอร์แบบแอลกอฮอล์
3. อุณหภูมิน้ำ	°C	YSI 550A Dissolved Oxygen Instrument, USA.
4. ปริมาณออกซิเจนละลายน้ำ (DO)	mg/L	
5. การนำไฟฟ้าของน้ำ (EC)	µS/cm	Hanna HI98129 Low-Range pH/Conductivity/TDS Tester,
6. ปริมาณของแข็งละลายน้ำรวม (TDS)	mg/L	Mauritius
7. ความเป็นกรด-ด่าง (pH)	-	Pocket pH Tester INDEX model ID 1000, USA.
8. ความต้องการออกซิเจนทางชีวภาพ (BOD, บีโอดี)	mg/L	5-Day BOD test

3. การเก็บตัวอย่างสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดิน

เก็บตัวอย่างสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินทั้งในแอ่งและบนลานหินที่มีน้ำไหล ทั้งหมด 13 ครั้งระหว่างเดือน ธันวาคม พ.ศ. 2557 ถึง เดือนธันวาคม พ.ศ. 2558 โดยเก็บเดือนละครั้ง ด้วยสวิงรูปตัว D (D-framed dip net) ขนาดตาข่าย 450 ไมโครเมตร จำนวน 20 สวิง ให้ครอบคลุมทุกแหล่งอาศัยย่อย และในระยะน้ำแห้งบริเวณที่น้ำแห้งได้ชุดเก็บตะกอนที่ระดับความลึก 0-10 เซนติเมตร ถ่ายตะกอนและตัวอย่างสัตว์ลงในถุงพลาสติก และรักษาสภาพทันทีด้วย 70 % เอทานอล คัดแยก (sorting) ตัวอย่างสัตว์ออกจากตะกอน และจัดจำแนกจนถึงลำดับอนุกรมวิธานต่ำสุดเท่าที่จะทำได้ภายใต้กล้อง

จุลทรรศน์สเตอริโอ (Nikon SMZ445, China) โดยใช้เอกสารหลักดังต่อไปนี้ Morse et al. (1994), Sangpradub and Boonsoong (2006) และ Merritt et al. (2008) รวมทั้งเอกสารตีพิมพ์อื่นๆที่เกี่ยวข้อง นอกจากนี้จัดจำแนกตัวอย่างสิ่งมีชีวิตที่พบตามกลไกการได้อาหาร (Functional Feeding Group) และลักษณะนิสัยในแหล่งอาศัย (habit) โดยอ้างอิงตาม Cummins et al. (2008) ร่วมกับผลการสังเกตในภาคสนาม นอกจากนี้ได้เก็บตัวอย่างตัวเต็มวัยแมลงน้ำด้วยกับดักแสงไฟอัลตราไวโอเล็ตโดยเปิดไฟตั้งแต่เวลา 18.00-21.00 น. ทุกเดือนเพื่อไว้เปรียบเทียบกับระยะตัวอ่อนที่พบ

4. การวิเคราะห์ข้อมูล

วิเคราะห์ผลในภาพรวมและเปรียบเทียบการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นโดยนำเสนอค่าพารามิเตอร์ทั้ง 8 ค่าในรูปแบบของค่าเฉลี่ย±ส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน (Mean±SD) รายงานจำนวนตัวของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดิน และจำนวนตัวที่แบ่งตามกลไกการได้อาหาร และลักษณะนิสัยในแหล่งอาศัยในรูปร้อยละ คำนวณดัชนีความหลากหลาย (D) โดยใช้สูตร $1/\sum_{i=1}^s p_i^2$ และความสม่ำเสมอ (E_D) โดยใช้สูตร D/D_{max} (Krebs, 1999) เมื่อ p_i คือ สัดส่วนของจำนวนสัตว์แต่ละชนิดกับจำนวนสัตว์ทั้งหมดที่พบ และ D_{max} คือ จำนวนชนิดทั้งหมด

ผลการวิจัย

1. ลักษณะทางกายภาพและเคมีบางประการของแหล่งน้ำ

จากสถิติน้ำฝนที่สถานีอุตุนิยมวิทยาที่ 3 สถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราชซึ่งอยู่ใกล้เคียงบริเวณที่ศึกษา พบว่าปริมาณฝนรายเดือนในช่วงระยะเวลาที่ศึกษาระหว่างเดือนธันวาคม พ.ศ. 2557 ถึงเดือนธันวาคม พ.ศ. 2558 มีค่าเฉลี่ยน้อยกว่า 10 มิลลิเมตร (อยู่ในช่วง 0-5.7 มิลลิเมตร) ซึ่งอยู่ในเกณฑ์ปริมาณฝนเล็กน้อย ปริมาณฝนรวมรายเดือนอยู่ระหว่าง 0-261.6 มิลลิเมตร ในปีพ.ศ. 2558 ฝนตกตั้งแต่เดือนมกราคมถึงพฤศจิกายน ส่วนมากมีปริมาณฝนเฉลี่ยต่ำ มีเพียงเดือนมิถุนายน กรกฎาคม สิงหาคม กันยายนและตุลาคมซึ่งอยู่ในฤดูฝนที่ฝนตกมากมีปริมาณฝนเฉลี่ยและปริมาณฝนรวมระหว่าง 3.2-8.7 และ 95.9-261.6 มิลลิเมตร ตามลำดับ โดยเดือนกันยายนมีปริมาณฝนมากที่สุด (ตารางที่ 3) ลำธารมีน้ำไหลไม่ตลอดทั้งปี จากลักษณะทางกายภาพของลำธารได้แก่ ปริมาณฝน ช่วงการไหล และการหยุดไหลของน้ำ การลดหรือเพิ่มของน้ำภายในแอ่ง สามารถแบ่งลำธารได้เป็น 4 ระยะ คือ 1) ระยะน้ำ

ซัง (filling phase) ตั้งแต่เดือนธันวาคม พ.ศ. 2557 ถึงเดือนมกราคม พ.ศ. 2558 เริ่มจากเมื่อน้ำหยุดไหลทำให้สถานที่ศึกษามีลักษณะเป็นแอ่งน้ำซังที่มีน้ำซังเต็มถึงเกือบเต็มแอ่ง น้ำมีสีขุ่น (รูปที่ 1A) 2) ระยะน้ำแห้ง (dry phase) ตั้งแต่เดือนกุมภาพันธ์ พ.ศ. 2558 ถึงเดือนพฤษภาคม พ.ศ. 2558 เริ่มเมื่อปริมาณน้ำในแอ่งค่อยๆ ลดลงจนพื้นที่ก้นแอ่งส่วนใหญ่แห้ง น้ำมีสีน้ำตาลเข้ม 3) ระยะเติมน้ำ (refill phase) ตั้งแต่เดือนมิถุนายน พ.ศ. 2558 ถึงเดือนสิงหาคม พ.ศ. 2558 เริ่มเมื่อฝนที่ตกมากขึ้นทำให้ระดับน้ำเพิ่มขึ้นจนไม่เห็นพื้นที่ก้นแอ่ง ปริมาณน้ำในแอ่งสูงขึ้นกว่าระยะน้ำแห้ง น้ำมีสีน้ำตาลอ่อน 4) ระยะน้ำไหล (flow phase) ตั้งแต่เดือนกันยายน พ.ศ. 2558 ถึงเดือนธันวาคม พ.ศ. 2558 เริ่มเมื่อน้ำในแอ่งเพิ่มสูงขึ้นจนล้นเกิดเป็นช่องทางน้ำไหลผ่านลานหิน น้ำใส ในแอ่งมีใบไม้สะสมเป็นจำนวนมาก บางส่วนไหลไปกับน้ำและกองสะสมบนลานหิน (รูปที่ 1B) ช่วงนี้พบว่าใบไม้มีการสลายได้เร็ว น้ำไหลแต่ไม่สามารถวัดด้วยเครื่องวัดความเร็วกระแสได้เนื่องจากน้ำที่ไหลผ่านลานหินมีความลึกประมาณ 3 เซนติเมตรสูงไม่เพียงพอที่จะไหลผ่านใบพัดของเครื่องวัด และการวัดโดยใช้การลอยใบไม้ให้เคลื่อนที่ไปตามน้ำในระยะทางที่กำหนดไม่ได้ผลเพราะน้ำตื้นมากทำให้ใบไม้มักไหลไปติดค้างลานหินที่มีผิวขรุขระ บริเวณลานหินพบซากใบไม้สะสมน้อยกว่าในแอ่งน้ำ

ในระยะน้ำแห้ง ค่าการนำไฟฟ้าของน้ำ ปริมาณของแข็งละลายน้ำรวม และอุณหภูมิอากาศมีค่าสูงสุด ระยะเติมน้ำ อุณหภูมิ น้ำ ความเป็นกรด-ด่าง และ ค่าบีโอดี มีค่าสูงสุด ส่วนระยะน้ำไหล พบว่าน้ำมีความลึกและปริมาณออกซิเจนละลายน้ำสูงที่สุด ดังตารางที่ 2

2. โครงสร้างชุมชนสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดิน

สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินที่พบมี 2 กลุ่ม คือ สัตว์ขาข้อ (ไฟลัม Arthropoda) และหอย (ไฟลัม Mollusca) จำนวนรวม 7,592 ตัวอยู่ใน 11 อันดับ 39 วงศ์ 60 สกุล สัตว์ขาข้อส่วนใหญ่เป็นแมลงน้ำซึ่งมีความหลากหลายและจำนวนตัวมากกว่ากลุ่มหอย ค่าดัชนีความหลากหลายและค่าความสม่ำเสมอของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในระยะเต็มน้ำมีค่าสูงสุด (9.47, 0.207) รองลงมาคือระยะน้ำไหล (6.62, 0.125) ระยะน้ำแห้ง (4.76, 0.11) และระยะน้ำขัง (1.45, 0.037) ตามลำดับ

สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินที่พบในทุก ระยะ (common taxa) ได้แก่ ตัวอ่อนวันน้ำจืด (หนอนแดงอันดับ Diptera วงศ์ Chironomidae) และแมลงอื่นๆ อีก 10 สกุล คือ ตัวง (อันดับ Coleoptera) สกุล *Helochaeres*, *Hydreana*, *Hyphydrus* และ *Scirtes* ตัวอ่อนแมลงปอ (อันดับ Odonata) สกุล *Indolestes* และ มวน (อันดับ Hemiptera) สกุล *Anisops*, *Enithares*, *Hydrometra*, *Merragata* และ *Naucoris*

ระยะน้ำขัง นอกเหนือจากสัตว์ที่พบทุกช่วงระยะดังกล่าวข้างต้นแล้ว ยังพบหอยฝาเดียว *Indoplanorbis* จำนวนตัวมากคิดเป็นร้อยละ 83 ของจำนวนสัตว์ที่พบทั้งหมด ที่เหลือได้แก่ มวน ร้อยละ 7 มวนที่พบส่วนมากเป็นกลุ่มที่เคลื่อนที่บนผิวน้ำ (skaters) เช่น วงศ์ Veliidae ถ้าสัตว์ขนาดเล็กเป็นอาหาร (predators) หอยฝาเดียวเป็นพวกปีนป่าย (climbers) อยู่บนพื้นหินและต้นพืช ได้อาหารด้วยการขูดกิน (scrapers) สาหร่าย ไดอะตอมและฟิล์มชีวภาพที่ขึ้นบนพื้นอาศัย (periphyton) ช่วงปลายของระยะนี้เริ่มมีลูกน้ำยุง (อันดับ Diptera วงศ์ Culicidae) หลายสกุลซึ่งดำรงชีวิตแบบลอยลอย (plankton) และกรอง

กินอนุภาคอินทรีย์ที่มีขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร (collector filterers) (รูปที่ 2A และรูปที่ 3)

ระยะน้ำแห้ง นอกเหนือจากสัตว์กลุ่มที่พบทุกช่วงระยะแล้ว ยังพบลูกน้ำยุงหลายสกุล เช่น *Aedes*, *Anopheles*, *Culex*, *Lutzia* และ *Uranotaenia* จำนวนมาก แมลงสองปีก (อันดับ Diptera) พบมากที่สุดจำนวนตัวรวมคิดเป็นร้อยละ 61 แบ่งเป็นตัวอ่อนวันน้ำจืดร้อยละ 29 และลูกน้ำยุงกับแมลงสองปีกอื่นๆ ร้อยละ 32 หอยฝาเดียวลดจำนวนลงเหลือร้อยละ 12 และตัวงซึ่งเป็นกลุ่มที่พบทั่วไปร้อยละ 12 ตามลำดับ ดังรูปที่ 2B ตัวอ่อนวันน้ำจืดและแมลงสองปีกอื่นๆ ส่วนมากเกาะบนพื้นอาศัย (clingers) เก็บกินอนุภาคอินทรีย์ที่มีขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร (collector gatherers) ตัวงส่วนมากเป็นพวกปีนป่าย ตัวอ่อนตัวงสกุล *Scirtes* กรองกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร ส่วนตัวงสกุลอื่นๆ เป็นผู้ล่า ระยะนี้พบสัตว์กลุ่มกินอนุภาคขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร (คือกลุ่มกรองกินและกลุ่มเก็บกิน) และกลุ่มผู้ล่าในสัดส่วนที่สูง (รูปที่ 3) สำหรับตะกอนที่ขุดจากบริเวณน้ำแห้งที่ระดับความลึก 0-10 เซนติเมตรนั้นตรวจไม่พบไข่หรือสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดิน

ระยะเต็มน้ำ ประกอบด้วยสัตว์กลุ่มที่พบทุกระยะ ตัวงพบจำนวนตัวคิดเป็นร้อยละ 35 ส่วนมากอยู่ในสกุล *Laccophilus* (วงศ์ Dytiscidae) แมลงสองปีกและมวนคิดเป็นร้อยละ 46 และ 9 ตามลำดับ แมลงสองปีกที่พบมากในระยะนี้คือตัวอ่อนวันน้ำจืด สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่พบระยะนี้คล้ายคลึงกับที่พบในระยะน้ำแห้ง (รูปที่ 2 C และรูปที่ 3)

ระยะน้ำไหล ประกอบด้วยสัตว์กลุ่มที่พบทุกระยะ มวนคิดเป็นร้อยละ 16 โดยเฉพาะวงศ์ Gerridae เช่น สกุล *Limnogonus*, *Limnometra*, *Microcoris*, *Rhagadotarsus*, *Tenagogonus* และ สัตว์ที่พบ

เฉพาะในช่วงน้ำไหลเท่านั้น ได้แก่ ตัวอ่อนริ้นดำ *Simulium* (อันดับ Diptera) ร้อยละ 10 ตัวอ่อนแมลงชีปะขาว (อันดับ Ephemeroptera) ร้อยละ 18 และ ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ (อันดับ Trichoptera) ร้อยละ 6 (ดังรูปที่ 2D) ตัวอ่อนแมลงชีปะขาว เช่น *Platybaetis* sp. (วงศ์ Baetidae), *Thalerosphyrus sinuosus* (วงศ์ Heptageniidae) ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ ได้แก่ สกุล *Cheumatopsyche* และ *Hydropsyche* (วงศ์ Hydropsychidae), *Chimarra* (วงศ์ Philopotamidae) และ *Lepidostoma* (วงศ์ Lepidostomatidae) เป็นต้น แมลงในน้ำไหลเหล่านี้ อาศัยเกาะอยู่บนพื้นหิน ตัวอ่อนริ้นดำ ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ 3 สกุลแรกกรองกินอนุภาคขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร ตัวอ่อนแมลงชีปะขาวเก็บกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ *Lepidostoma* กินอนุภาคอินทรีย์ที่มีขนาดใหญ่กว่า 1 มิลลิเมตร เช่น ซากใบไม้ (shredders) สัตว์ส่วนของสัตว์กรองกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตรซึ่งส่วนมากเป็นตัวอ่อนริ้นดำมีมากที่สุดในเดือนตุลาคมก่อนลดลงในเดือนพฤศจิกายนและ ธันวาคม พ.ศ. 2558 (รูปที่ 3)

จากผลการศึกษาทั้งหมดข้างต้นสามารถสรุปลักษณะทางกายภาพและเคมี และกลุ่มสัตว์เด่นที่พบในแต่ละระยะที่สถานีถ้ำจางอาจได้ดังตารางที่ 3

ตัวเต็มวัยของแมลงน้ำที่ได้จากกักตักแสงไฟอัลตราไวโอเล็ตมี 5 อันดับคือ ตัวมวน แมลงสองปีก แมลงชีปะขาว และแมลงหนอนปลอกน้ำ ในที่นี้ขอกล่าวเฉพาะแมลงชีปะขาวและแมลงหนอนปลอกน้ำ เนื่องจากมีความสัมพันธ์มากกับแมลงที่สำรวจพบเฉพาะในระยะที่มีน้ำไหล จากการสำรวจครั้งนี้ แมลงชีปะขาวสกุล *Cloen*, *Caenis* และ *Povilla heardi* พบเฉพาะตัวเต็มวัย ส่วน *Thalerosphyrus sinuosus*

พบเฉพาะตัวอ่อน แมลงหนอนปลอกน้ำ สกุล *Cheumatopsyche* และ *Chimarra chiangmaensis* พบทั้งระยะตัวอ่อนและตัวเต็มวัย *Hydropsyche* และ *Lepidostoma* พบเฉพาะตัวอ่อน *Dipseudopsis robustior andamanensis*, *Ecnomus alkamane* และ *Potamyia phaidra* พบเฉพาะตัวเต็มวัย ระยะตัวเต็มวัยหลายชนิดพบได้หลายเดือนเกือบตลอดปี การกระจายตัวรายเดือนของตัวเต็มวัยและขนาดความกว้างส่วนหัวตัวอ่อนของแมลงน้ำเหล่านี้แสดงในตารางที่ 4

วิจารณ์ผลการวิจัย

สถานีถ้ำจางอาจมีลักษณะของลำธารที่มีบริเวณแอ่งลึกมาก สามารถรองรับน้ำฝนที่ไหลลงมาได้ทันทีและเก็บกักน้ำได้นานหลายเดือนเกือบตลอดปี จากลักษณะทางกายภาพของลำธารในรอบปี แบ่งลำธารได้ 4 ระยะ ได้แก่ ระยะน้ำขัง ระยะน้ำแห้ง ระยะเต็มน้ำ และระยะน้ำไหลสวดคล้องกับปริมาณฝนตามฤดูกาล ช่วงเวลาการไหลและการหยุดไหลของน้ำ คล้ายคลึงกับผลการศึกษาแอ่งน้ำชั่วคราวในประเทศฝรั่งเศส (Culioli et al., 2006) และลำธารชั่วคราวประเทศแคนาดา (Williams and Hynes, 1977; Williams and Feltmate, 1992) ซึ่งในแต่ละที่จะมีระยะน้ำขัง ระยะน้ำแห้งและระยะน้ำไหลเช่นเดียวกัน

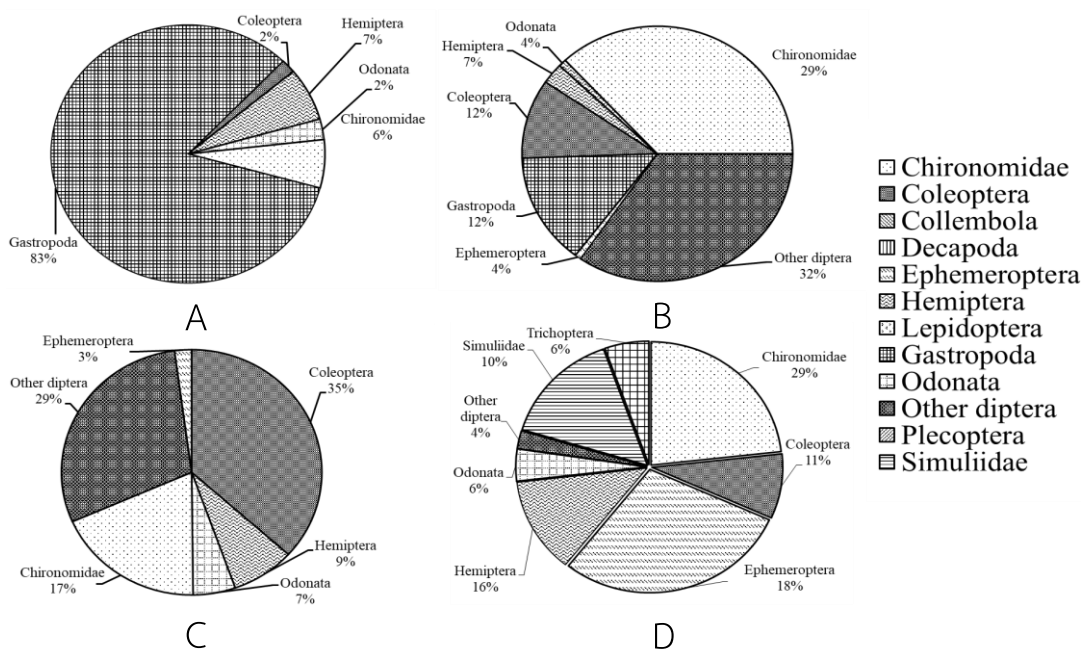
ลักษณะทางกายภาพและเคมีของแหล่งน้ำที่สถานีถ้ำจางอาจในแต่ละระยะแตกต่างกันมากและภายในแอ่งมีปริมาณออกซิเจนละลายน้ำต่ำตลอดทั้งปี สำหรับสัตว์ในระยะน้ำขังส่วนมากเป็นสัตว์กลุ่มชุดกินเพอร์ซิพตอน ส่วนระยะอื่นๆ พบสัตว์กลุ่มกรองกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร และสัตว์กลุ่มเก็บกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร ซึ่งสัตว์ทั้งสองกลุ่มนี้รวมกันมีสัดส่วนมากกว่าสัตว์กลุ่มอื่นๆ กลุ่มสัตว์ที่แบ่งตามกลไกการได้อาหารสะท้อนถึงแหล่งที่มาของอาหารของสัตว์กลุ่มนั้นๆ (Cummins et

al., 2008) ดังนั้นกล่าวได้ว่าอาหารส่วนมากของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินที่สถานีถ้ำจางอาจเป็นอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร ซึ่งส่วนใหญ่มีต้นกำเนิดมาจากใบไม้ของต้นไม้ริมฝั่งลำธารที่ร่วงหล่นลงมาสะสมในลำธารและแอ่งน้ำ ในการศึกษาครั้งนี้พบสัตว์กลุ่มกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดใหญ่กว่า 1 มิลลิเมตร ได้แก่ ปู ตัวอ่อนและตัวเต็มวัยตัวงน้ำวงศ์ Hydrophilidae ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ *Lepidostoma* และตัวอ่อนมอธน้ำ *Potamomusa* จำนวนตัวมากที่สุดในเดือนพฤศจิกายน สอดคล้องกับระยะเวลาที่ศึกษาที่มีใบไม้จากต้นไม้ริมฝั่งลำธารร่วงหล่นลงมาสะสมในลำธารเป็นอาหารและแหล่งอาศัยของสัตว์หลายกลุ่มดังกล่าว เมื่อพิจารณาโครงสร้างชุมชนและกลไกการได้อาหารของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในระยะต่างๆ แล้ว จึงกล่าวได้ว่าสถานีถ้ำจางมีแหล่งให้พลังงานหรือแหล่งอาหารมาจาก 2 แหล่ง (Cummins et al., 2008) คือ 1) มาจากภายนอกระบบนิเวศลำธาร (allochthonous source) เป็นแหล่งหลักคือในระยะน้ำไหล ระยะน้ำแห้งและระยะเติมน้ำ โดยเริ่มจากใบไม้ กิ่งไม้และส่วนต่างๆ ของพืช ริมฝั่งที่ตกร่วงลงมาสะสมในน้ำ เป็นอนุภาคหรือซากอินทรีย์ที่มีขนาดใหญ่กว่า 1 มิลลิเมตร และถูกกระแสน้ำพัดพาทำให้แตกหักร่วมกับการถูกย่อยสลายด้วยจุลินทรีย์ในน้ำเป็นอาหารของสัตว์กลุ่มกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดใหญ่ทำให้อนุภาคอินทรีย์เหล่านี้มีขนาดเล็กลงกลายเป็นอาหารของสัตว์กลุ่มกรองกินและสัตว์กลุ่มเก็บกินซึ่งสัตว์ทั้งสองกลุ่มนี้ต่างกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร ในการศึกษาครั้งนี้พบสัตว์กลุ่มที่กินอนุภาคอินทรีย์ขนาดใหญ่จำนวนมากที่สุดในเดือนพฤศจิกายน พ.ศ. 2558 ระยะเวลาเดียวกับช่วง

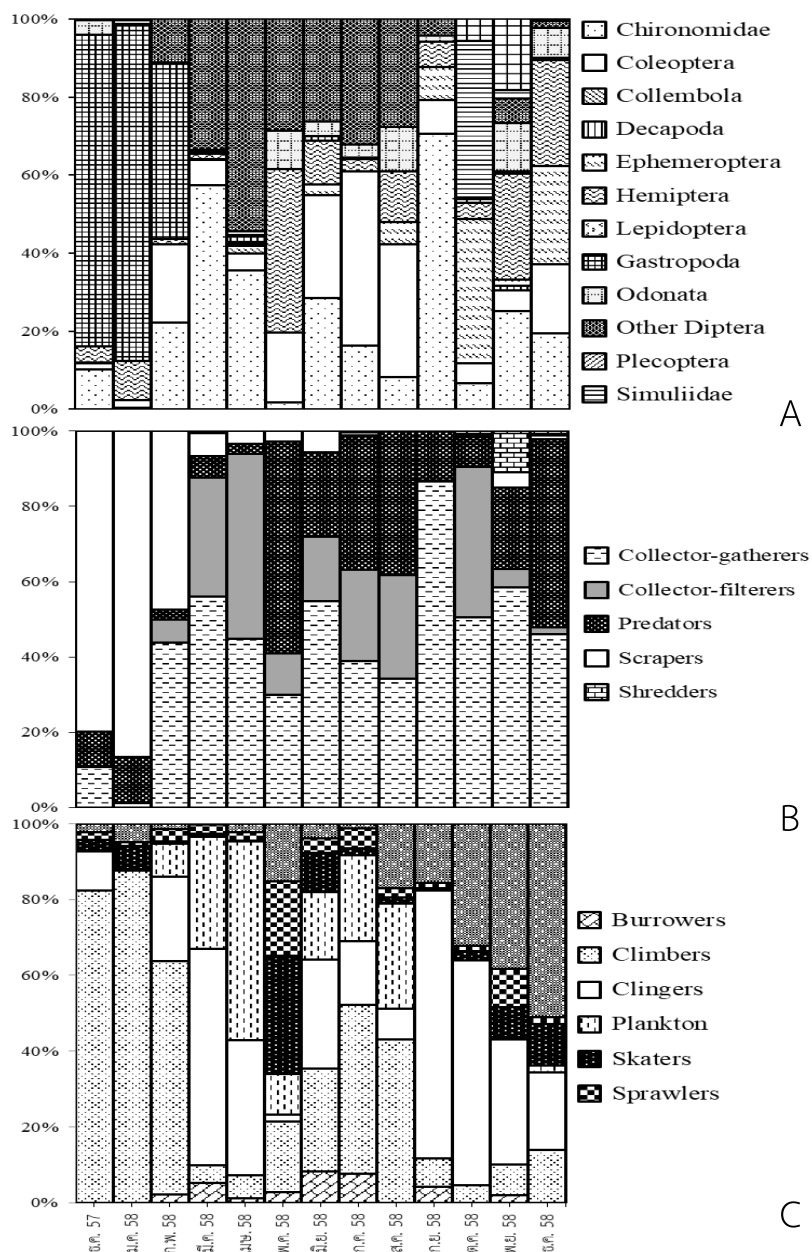
การสะสมซากอินทรีย์ดังกล่าว และพบสัตว์ที่กินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตรทั้งสองกลุ่มได้ตลอดปี และ 2) มาจากภายในระบบนิเวศลำธาร (autochthonous source) ซึ่งมีขึ้นในช่วงเวลาสั้นๆ โดยเริ่มจากการเจริญของเพอร์ฟิตอน ซึ่งได้แก่สาหร่าย ไดอะตอม และฟิล์มชีวภาพที่เกิดขึ้นบนลานหินและพื้นอาศัยอื่นๆ การร่วงหล่นของใบไม้และส่วนต่างๆ ของพืชทำให้แสงแดดสามารถส่องลงมาถึงลำธารได้มากขึ้นส่งผลให้ผู้ผลิต (เพอร์ฟิตอน) เจริญดี ในการศึกษาครั้งนี้พบสัตว์กลุ่มขูดกินเพอร์ฟิตอน เช่น หอยฝาเดียวเป็นสัตว์กลุ่มเด่นในช่วงเวลาระยะน้ำขัง สอดคล้องกับ Bernal et al. (2012) ที่ได้ทบทวนงานวิจัยเกี่ยวข้องกับพลวัตรของธาตุอาหารและลักษณะด้านอุทกวิทยาในลำธารแถบเมดิเตอร์เรเนียน และสรุปว่าในระยะเวลามีน้ำไหลตลอด ลำธารแหล่งธาตุอาหารส่วนมากมาจากภายนอกระบบนิเวศลำธาร แต่ในระยะที่มีน้ำไหลเพียงบางส่วนของลำธารธาตุอาหารส่วนใหญ่มาจากภายในระบบนิเวศลำธาร สัตว์กินอนุภาคอินทรีย์และสัตว์ขูดกินเพอร์ฟิตอนต่างเป็นอาหารของผู้ล่า ซึ่งผู้ล่านี้ถูกพบได้ตลอดปีเช่นกัน สุมาลี (2545) พบว่ากระบวนการสลายซากใบไม้ (ไผ่ ตะเคียน และยางนา) ในห้วยห้วยาเครือและห้วยพรมแล้ง อุทยานแห่งชาติน้ำหนาว มีกระแสน้ำและสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินเป็นปัจจัยหลักและกระบวนการสลายนี้เสร็จสิ้นภายในระยะเวลา 126 วัน ทำให้อนุภาคอินทรีย์ขนาดใหญ่มีขนาดเล็กลงกลายเป็นอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตรในน้ำ เป็นแหล่งอาหารของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินที่สถานีถ้ำจางดังได้กล่าวแล้วข้างต้น

ตารางที่ 2 ค่า Mean±SD ของพารามิเตอร์บางประการของน้ำในสถานีถ้ำจางอาน สถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแก-ราช ระยะน้ำขัง ระยะน้ำแห้ง ระยะเติมน้ำและระยะน้ำไหล

พารามิเตอร์	ค่าเฉลี่ย±ส่วนเบี่ยงเบนมาตรฐาน			
	ระยะน้ำขัง	ระยะน้ำแห้ง	ระยะเติมน้ำ	ระยะน้ำไหล
ความลึก (cm)	62±16.97	27±8.04	60±23.64	127.75±28.19
อุณหภูมิอากาศ (°C)	20.8±1.69	31.75±0.96	27.46±1.37	25.18±0.77
อุณหภูมิน้ำ (°C)	18.56±0.48	25.99±1.28	26.19±0.28	24.5±0.36
ปริมาณออกซิเจนละลายน้ำ (mg/L)	1.48±0.36	0.51±0.39	1.65±0.43	2.25±0.6
ความเป็นกรด-ด่าง	5.75±0.18	5.59±0.26	6.18±0.25	5.72±0.25
การนำไฟฟ้าของน้ำ (μS/cm)	94.33±32.94	210.08±63.67	116.33±37.59	35.83±5.58
ของแข็งละลายน้ำรวม (mg/L)	47.16±15.91	96.08±24.88	58.11±18.11	17.75±3.08
บีโอดี (mg/L)	0.83±0.3	0.45±0.17	0.88±0.53	0.66±0.39



รูปที่ 2 ร้อยละจำนวนตัวของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในสถานีถ้ำจางอาน A) ระยะน้ำขัง B) ระยะน้ำแห้ง C) ระยะเติมน้ำ และ D) ระยะน้ำไหล



รูปที่ 3

A) ร้อยละจำนวนตัวของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดิน B) ร้อยละจำนวนตัวจำแนกตามกลไกการได้อาหาร (Functional Feeding Group) C) ร้อยละจำนวนตัวของลักษณะนิสัยในแหล่งอาศัย (Habit) ที่พบรายเดือนตลอดการสำรวจ

ตารางที่ 3 ลักษณะทางกายภาพและเคมีของแหล่งน้ำและสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินที่พบเด่นระยะต่างๆ ในแอ่งน้ำบริเวณถ้ำจาง

เดือน	ธ.ค. 57	ม.ค. 58	ก.พ. 58	มี.ค. 58	เม.ษ. 58	พ.ค. 58	มิ.ย. 58	ก.ค. 58	ส.ค. 58	ก.ย. 58	ต.ค. 58	พ.ย. 58	ธ.ค. 58	
ฤดูกาล	ฤดูหนาว		ฤดูร้อน			ฤดูฝน					ฤดูหนาว			
ปริมาณฝนเฉลี่ย (ปริมาณฝนรวม) มิลลิเมตร		0.6 (19.1)	0.8 (23.2)	2.4 (75.8)	3.6 (107.8)	0.35 (10.7)	3.2 (95.9)	3.3 (101.4)	5.7 (178.1)	8.7 (261.6)	4.9 (152.1)	1.3 (39.1)	0	
การตกของฝน	ไม่มีฝน/ฝนตกน้อยมาก				ฝนตก								ไม่มีฝน	
การไหลของน้ำ	น้ำไม่ไหล									น้ำไหล				
ระยะของลำธาร	ระยะน้ำขัง		ระยะน้ำแห้ง			ระยะเต็มน้ำ			ระยะน้ำไหล					
ลักษณะสถานที่ ศึกษา	เริ่มเกิดแอ่งน้ำ		ระดับน้ำในแอ่งลดลง			ระดับน้ำ ในแอ่ง เพิ่มขึ้น อย่างรวดเร็ว		ระดับน้ำในแอ่ง เพิ่มขึ้นอย่าง ต่อเนื่อง		น้ำล้น แอ่ง และเริ่ม ไหล		น้ำไหล แรง	น้ำไหล คงที่	น้ำไหล เอื่อยๆ
พารามิเตอร์เด่น	ค่าการนำไฟฟ้าและค่าของแข็งละลายน้ำ มีค่าสูง									ปริมาณออกซิเจนละลายน้ำสูงขึ้น และความ ลึกของน้ำเพิ่มขึ้น				
สัตว์กลุ่มเด่นที่ พบ	หอยฝาเดียว		แมลงสองปีกโดยเฉพาะพวกยุง				สัตว์ 11 taxa ที่พบ ได้ในทุกระยะของลำ ธาร			ตัวอ่อน ริ้นน้ำ จืด		ตัวอ่อนริ้นดำ ตัว อ่อนแมลงชีปะขาว ตัวอ่อนหนอนปลอก น้ำและตัวอ่อน สโตนฟลาย		มวน จิ้งโจ้ น้ำ
กลุ่มสัตว์เด่น (ตามกลไกการได้ อาหาร)	กลุ่มชุดกิน		กลุ่มเก็บกิน กลุ่มกรองกินและกลุ่มผู้ล่า							กลุ่มกรองกินและกลุ่มเก็บกิน				
กลุ่มสัตว์เด่น (ตามลักษณะ นิสัย)	กลุ่มป็นปาย		กลุ่มล่องลอยในน้ำและกลุ่มเกาะบนพื้นอาศัย				กลุ่มล่องลอยในน้ำ และกลุ่มป็นปาย			กลุ่มเกาะบนพื้นอาศัยและกลุ่มว่ายน้ำ				

ตารางที่ 4

[illegible]

การศึกษาครั้งนี้พบว่าไม่มีสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดิน 11 taxa ที่พบได้ทั้ง 4 ระยะ ได้แก่ ตัวอ่อนรินน้ำจืด ตัวงูและมวนน้ำ ซึ่งสอดคล้องกับสัตว์ส่วนใหญ่ที่พบได้ทุกระยะในลำธารชั่วคราวในประเทศแคนาดา (Williams and Hynes, 1977) ประเทศโปรตุเกส (Pires et al., 2000) ประเทศบราซิล (Barbosa et al., 2012) และสาธารณรัฐเช็ก (Řezníčková et al., 2013) สัตว์ทั้ง 11 taxa เหล่านี้ต้องทนต่อช่วงระยะเวลาที่มีออกซิเจนละลายน้ำต่ำมากๆ ได้ การที่สัตว์เหล่านี้สามารถอยู่ได้ในน้ำที่มีปริมาณออกซิเจนละลายน้ำต่ำมากได้เนื่องจากมีโครงสร้างหรือวิธีพิเศษในการรับออกซิเจน เช่น ตัวอ่อนรินน้ำจืดมีฮีโมโกลบิน (hemoglobin) ช่วยลำเลียงออกซิเจน ตัวอ่อนตัวงูน้ำ (วงศ์ Dytiscidae และ Hydrophilidae) และมวนน้ำ (วงศ์ Notonectidae) ที่มีลักษณะนิสัยว่ายน้ำสร้างชั้นฟิล์มอากาศติดตัว มวนที่เดินบนผิวน้ำ (วงศ์ Gerridae, Mesoveliidae, Hydrometridae และ Veliidae) รับออกซิเจนจากอากาศ เป็นต้น (Ward, 1992; Chen et al., 2005; Huryn et al., 2008; Resh et al., 2008) ดังนั้นจึงยังคงมีชีวิตรอดอยู่ได้แม้ปริมาณออกซิเจนละลายน้ำต่ำมาก สัตว์ 11 taxa เหล่านี้นอกจากตัวอ่อนรินน้ำจืดและตัวอ่อนตัวงู *Scirtes* ที่กินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตร และตัวเต็มวัยกับตัวอ่อนของตัวงู *Helochares* กินอนุภาคอินทรีย์ขนาดใหญ่แล้ว สัตว์ที่เหลือคือตัวอ่อนแมลงปอ ตัวงูและมวนเป็นผู้ล่ากินสัตว์น้ำขนาดเล็ก

นอกจากสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดิน 11 taxa ที่พบได้ในทั้ง 4 ระยะดังกล่าวแล้วข้างต้น ยังพบว่าลำธารแต่ละระยะมีสัตว์เด่นแตกต่างกันไปดังนี้คือ

ระยะน้ำขัง เป็นช่วงเปลี่ยนผ่านต่อจากระยะน้ำไหลก่อนกลายเป็นระยะน้ำแห้ง เมื่อน้ำหยุดไหลทำ

ให้เกิดเป็นแอ่งน้ำขนาดใหญ่ ปริมาณออกซิเจนละลายน้ำลดลงเมื่อเทียบกับระยะน้ำไหล สิ่งที่ถูกชะล้างไปกับน้ำที่ไหลและใบไม้ที่ผลัดใบร่วงหล่นลงในลำธาร เมื่อผ่านกระบวนการย่อยสลายแล้วจะเพิ่มปริมาณธาตุอาหารให้แก่แหล่งน้ำ การร่วงหล่นของใบไม้ทำให้แสงแดดส่องลงมาถึงสถานีศึกษามากขึ้นทำให้ผู้ผลิตซึ่งได้แก่ สาหร่าย ไดอะตอมและแพลงก์ตอนพืชเจริญดี และภายในแอ่งน้ำมีหอยฝาเดียวเป็นสัตว์กลุ่มเด่น Stanley et al. (1994) พบว่าหอยฝาเดียว ตัวงูและมวนน้ำเป็นสัตว์กลุ่มเด่นภายในแอ่งของลำธารชั่วคราวในเขตทะเลทราย การที่หอยฝาเดียวเป็นสัตว์กลุ่มเด่นในระยะน้ำขังเนื่องจากระดับออกซิเจนละลายน้ำที่ลดลงเป็นอุปสรรคอย่างหนึ่งต่อการดำรงชีวิตของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินที่หายใจผ่านเหงือก (Chapman et al., 2004) สัตว์เหล่านี้ เช่น ตัวอ่อนรินดำ ตัวอ่อนแมลงชีปะขาว ตัวอ่อนแมลงสโตนฟลายและตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำที่สำรวจไม่พบในลำธารหลังจากน้ำหยุดไหลซึ่งอาจเกิดจากการไม่สามารถอยู่รอดได้ในที่มีปริมาณออกซิเจนละลายน้ำต่ำ (Resh et al., 2008) ส่วนดักแด้ของรินดำและแมลงหนอนปลอกน้ำที่เคยพบในช่วงปลายระยะน้ำไหลอาจเจริญเติบโตออกจากดักแด้กลายเป็นตัวเต็มวัยบินไปจากลำธารเพื่อหาที่วางไข่ ตัวอ่อนแมลงชีปะขาวที่ยังคงพบบ้างปริมาณไม่มากในระยะนี้คือสกุล *Cloeon* (วงศ์ Baetidae) หอยฝาเดียวมีแมนเทิล (mantle) ช่วยในการแลกเปลี่ยนแก๊สสามารถอาศัยอยู่ได้ในน้ำที่มีปริมาณออกซิเจนละลายน้ำต่ำจึงยังคงอยู่รอดได้และมีความชุกชุมเพิ่มขึ้นคล้ายคลึงกับผลการศึกษาในแม่น้ำที่แอฟริกาที่มีรายงานว่าสัตว์ที่แลกเปลี่ยนแก๊สผ่านเหงือกมีความชุกชุมต่ำลง แต่สัตว์ที่หายใจทางผิวหนังสัตว์ที่มีโครงสร้างช่วยในการหายใจและสัตว์ที่ใช้แมน

เทิลมีความซุกซมเพิ่มขึ้นในที่ม็อกซิเจนละลายน้ำลดต่ำลง (Chapman et al., 2004)

แม้เดือนมีนาคมและเมษายนมีฝนตกมากขึ้น แต่น้ำส่วนมากลงปออยู่ในชั้นน้ำใต้ดิน อุณหภูมิที่สูงขึ้นในฤดูร้อนเพิ่มการระเหยของน้ำส่งผลให้ระดับน้ำในแอ่งน้ำลดลง เนื่องจากแอ่งน้ำมีระดับความลึกไม่สม่ำเสมอ บางส่วนจึงยังคงมีน้ำขังแต่บางส่วนน้ำแห้งเหลือแต่ตะกอนซากอินทรีย์ที่กำลังถูกย่อยสลายและมีความชื้น เพราะได้รับน้ำจากน้ำใต้ดิน เกิดเป็น **ระยะน้ำแห้ง** ระยะนี้มีปริมาณออกซิเจนละลายน้ำต่ำมากที่สุด (0.51 มิลลิกรัม/ลิตร) ปริมาณของแข็งละลายน้ำรวมและการนำไฟฟ้าของน้ำมีค่าสูงกว่าระยะอื่น เนื่องจากการย่อยสลายซากอินทรีย์และระดับน้ำที่ลดลง ค่าการนำไฟฟ้าของน้ำแปรผกผันกับปริมาตรของน้ำ (Acuña et al., 2005) ระยะน้ำแห้งพบแมลงสองปีกเป็นสัตว์กลุ่มเด่นมีจำนวนตัวถึงร้อยละ 71 ส่วนหอยฝาเดียวมีจำนวนตัวลดลง ตัวอ่อนแมลงสองปีกที่พบมาก เช่น รันน้ำจืดมีฮีโมโกลบินช่วยลำเลียงออกซิเจน ลูกน้ำยังเป็นกลุ่มล่องลอยกรอกกินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตรที่แขวนลอยอยู่ในน้ำและมีท่อหายใจใช้ออกซิเจนจากอากาศ ผลการพบนี้สอดคล้องกับรายงานของ Pires et al. (2000) ที่พบว่าแมลงสองปีกและไส้เดือนน้ำจืดเป็นกลุ่มสัตว์ที่เข้าครอบครองพื้นที่อาศัยในระยะที่น้ำในลำธารแห้ง

ระยะเต็มน้ำ เป็นช่วงเปลี่ยนผ่านต่อจากระยะน้ำแห้งก่อนกลายเป็นระยะน้ำไหล ฝนที่ตกในเดือนมิถุนายนถึงสิงหาคมช่วยเพิ่มระดับน้ำในแอ่งและได้ชะล้างซากอินทรีย์และอนินทรีย์สารให้มาสะสมอยู่ในแอ่งน้ำ ทำให้ค่าบีโอดีสูงขึ้น ปริมาณออกซิเจนละลายน้ำสูงขึ้น ปริมาณของแข็งละลายน้ำรวมและการนำไฟฟ้าของน้ำมีค่ามากกว่าระยะน้ำแห้งเนื่องจากปริมาณน้ำที่เพิ่มขึ้น (Acuña et al., 2005) แต่ยังคงมี

ค่าสูงกว่าระยะน้ำขังและระยะน้ำไหล สัตว์ที่พบในระยะนี้ส่วนมากเป็นสัตว์ 11 taxa ที่พบได้ทุกระยะ ได้แก่ ตัวอ่อนแมลงปอ ตัวอ่อนรันน้ำจืด มวน และลูกน้ำยุง สัตว์ที่กินอนุภาคอินทรีย์ขนาดเล็กกว่า 1 มิลลิเมตรมีสัดส่วนมากที่สุด ชนิดของสัตว์ที่พบในระยะเต็มน้ำและระยะน้ำแห้งคล้ายคลึงกันเนื่องจากบางช่วงสภาพลำธารมีลักษณะเป็นแอ่งน้ำขังตื้นๆ เหมือนกัน แต่สัตว์กลุ่มล่องลอยมีจำนวนตัวลดลง

ระยะน้ำไหล ฝนที่ตกสะสมมากขึ้นในฤดูฝน โดยเฉพาะปริมาณฝนที่มากสุดในเดือนกันยายนทำให้ลักษณะทางกายภาพและเคมีของแหล่งน้ำเปลี่ยนแปลงมาก จากน้ำขังนิ่งอยู่ในแอ่งน้ำกลายเป็นน้ำไหลตลอดลำธาร ปริมาณออกซิเจนละลายน้ำสูงกว่าระยะอื่นๆ แต่ในแอ่งน้ำยังคงมีค่าต่ำกว่า 3 มิลลิกรัม/ลิตร ปริมาณของแข็งละลายน้ำรวมและการนำไฟฟ้าของน้ำมีค่าต่ำกว่าระยะอื่นๆ สัตว์ที่พบเด่นเฉพาะในช่วงนี้คือกลุ่มที่เกาะบนหิน และกลุ่มว่ายน้ำ ในขณะที่กลุ่มล่องลอยและพวกตัวอ่อนของด้วงน้ำมีสัดส่วนลดลงอย่างชัดเจน ทั้งนี้เนื่องจากพวกล่องลอย เช่น ลูกน้ำยุงไม่สามารถต้านความแรงของกระแสน้ำได้ สัตว์ที่เกาะบนพื้นอาศัยที่พบมากในระยะนี้คือ ตัวอ่อนรันดำ ตัวอ่อนแมลงชีปะขาว ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ และตัวอ่อนแมลงสโตนฟลาย ซึ่งแมลงเหล่านี้เป็นแมลงน้ำที่แท้จริง (true aquatic insects) (Merritt et al., 2008) ตัวอ่อนแมลงทั้ง 4 กลุ่มนี้นอกจากมีโครงสร้างร่างกายบางส่วนที่มีลักษณะเป็นตะขอหรือกรงเล็บช่วยให้ยึดเกาะกับพื้นอาศัยได้ดีแล้ว บางพวกยังมีพฤติกรรมช่วยให้อาศัยในน้ำที่ไหล เช่น ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ *Cheumatopsyche*, *Hydropsyche* และ *Chimarra* ปั่นใยสร้างที่อาศัยยึดติดกับลานหิน *Lepidostoma* สร้างปลอกหุ้มตัวและหลบซ่อนในซากใบไม้ ตัวอ่อนแมลงชีปะขาววงศ์ Heptageniidae มี

ลำตัวแบนแนบไปกับพื้นอาศัย ตัวอ่อนแมลงชีปะขาว วงศ์นี้และตัวอ่อนแมลงสโตนฟลายหลบซ่อนตัวใต้ก้อนหินและซากใบไม้ ทำให้ไม่ถูกพัดพาไปกับกระแสน้ำ (Huryn et al., 2008) สำหรับตัวอ่อนริ้นดำมีจำนวนตัวมากในช่วงต้นของระยะน้ำไหลที่กระแสน้ำไหลเร็วแต่จำนวนตัวลดลงมากเมื่อน้ำไหลคงที่ในเดือนพฤศจิกายน ตัวอ่อนริ้นดำมักถูกพบว่าเป็นสัตว์กลุ่มแรกที่พบในลำธารชั่วคราวภายหลังจากลำธารมีน้ำไหลอีกครั้งหนึ่งซึ่งสันนิษฐานว่าอาจพักจากไข่ที่ทนต่อความแห้งแล้ง (Mackie et al., 2013) อย่างไรก็ตามในการศึกษาครั้งนี้ไม่พบไข่แมลงจากตัวอย่างตะกอนพื้นลำธารในระยะน้ำแห้ง

ที่สถานีถ้ำจางเมื่อน้ำเริ่มไหล ตัวอ่อนริ้นดำเป็นกลุ่มแรกที่เข้ามาครอบครองพื้นที่อาศัย แมลงน้ำไหลอื่นๆ เช่นตัวอ่อนแมลงชีปะขาว ตัวอ่อนแมลงสโตนฟลายและตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำเป็นกลุ่มที่เข้ามาแทนที่ ต่อมาหอยฝาเดียว และแมลงสองปีก ตัวงน้ำ มวนน้ำ เป็นสัตว์กลุ่มเด่นเมื่อน้ำหยุดไหล ระดับน้ำเปลี่ยนแปลงจนกลายเป็นระยะน้ำขังและระยะน้ำแห้งตามลำดับดังได้อธิบายไปแล้วข้างต้น การเปลี่ยนแปลงนี้สอดคล้องกับรูปแบบการแทนที่ในลำธารชั่วคราวประเทศออสเตรเลียซึ่งในช่วงแรกจะพบสปีชีส์บุกเบิก ตามด้วยกลุ่มที่เข้ามาแทนที่ และต่อมาเป็นสัตว์กลุ่มทนต่อสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงอย่างมากและรวดเร็ว (Boulton and Lake, 1992) การศึกษาครั้งนี้พบระยะตัวเต็มวัยของแมลงชีปะขาว แมลงสโตนฟลาย และแมลงหนอนปลอกน้ำบางชนิดหลายเดือนเกือบตลอดปี ตัวเต็มวัยนี้จะบินมาจากแหล่งน้ำอื่นในบริเวณใกล้เคียงหรือไม่นั้น จากแผนที่ทางอากาศพบว่าไม่มีแหล่งน้ำใกล้เคียง ตัวเต็มวัยจึงน่าจะมาจากภายในลำธารถ้ำจางเอง ผลการศึกษานี้พบว่าระยะน้ำไหลตัวอ่อนมีขนาดความกว้างส่วนหัวคละกันในแต่ละเดือน

แต่ขนาดที่พบในครั้งแรกนี้ใหญ่กว่าตัวอ่อนระยะต้นเมื่อเทียบกับผลการศึกษาในอุทยานแห่งชาติน้ำหาว (ศุภลักษณ์, 2542.; วิไลลักษณ์, 2544; ประทุม, 2546, Pimthong, 2016) แสดงว่าตัวอ่อนที่พบเหล่านี้ไม่ได้เกิดจากการวางไข่ของตัวเต็มวัยในช่วงน้ำไหล และบางชนิดเข้าดักแด้ในช่วงปลายของระยะน้ำไหล นอกจากนี้ไม่พบตัวอ่อนแมลงน้ำจากตะกอนระดับความลึก 10 เซนติเมตรในบริเวณที่น้ำแห้ง ด้วยเหตุที่ตัวอ่อนแมลงชีปะขาว แมลงสโตนฟลายและแมลงหนอนปลอกน้ำเป็นสัตว์มีเหงือกดังนั้นจำเป็นต้องอาศัยอยู่ในน้ำหรือตะกอนที่ชื้นเท่านั้น ทำให้สันนิษฐานว่าตัวอ่อนแมลงเหล่านี้ต้องมีแหล่งหลบภัยอยู่ภายในลำธารช่วงที่น้ำในลำธารไม่ไหล จากลักษณะของลำธารถ้ำจางอาจที่บางส่วนมีลักษณะเป็นชอกหินแคบๆ และพบว่ามีน้ำผ่านออกมาในระยะน้ำไหล แต่ผู้วิจัยไม่สามารถเก็บตัวอย่างได้เนื่องจากชอกหินมีขนาดแคบมาก จึงอาจเป็นไปได้ว่าในระยะที่น้ำไม่ไหลตัวอ่อนแมลงน้ำไหลเหล่านี้ได้อาศัยอยู่ตามชอกหินของลำธารโดยอาศัยน้ำและความชื้นจากชั้นน้ำใต้ดิน ในลำธารที่อุทยานแห่งชาติน้ำหาว ตัวอ่อนตัวงน้ำวงศ์ Elmidae ตัวอ่อนแมลงชีปะขาว ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำและตัวอ่อนริ้นน้ำจืด เป็นสัตว์ที่อาศัยแบบชั่วคราวในชั้นตะกอน (temporary meiofauna) ที่ระดับความลึก 10 เซนติเมตร (Boonyanusith et al., 2012)

การเกิดเป็นระยะต่างๆ ของลำธารถ้ำจางอยู่ในช่วงเดือนที่แตกต่างกันในแต่ละปีทั้งนี้ขึ้นกับลักษณะของภูมิอากาศและปริมาณฝนของแต่ละปี ในปี พ.ศ. 2556 ระยะน้ำไหลเริ่มในเดือนตุลาคม พ.ศ. 2556 และไหลต่อเนื่องไปจนถึงเดือนกุมภาพันธ์ พ.ศ. 2557 และเป็นช่วงน้ำไม่ไหลตั้งแต่ต้นเดือนมีนาคม พ.ศ. 2557 เป็นต้นมา ส่วนการศึกษานี้ระยะน้ำไหลเริ่มในเดือนกันยายน พ.ศ. 2558 และสิ้นสุดการไหลใน

เดือนธันวาคม พ.ศ. 2558 การที่ลำธารชั่วคราวมีสภาพที่แตกต่างกันมากในรอบปีดังเช่นที่พบในการศึกษาค้างคาวนี้ สิ่งมีชีวิตที่อาศัยอยู่ได้ต้องมีการตอบสนองเพื่อมีชีวิตรอดให้ทันกับการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้น เมื่อน้ำไหลช้าและมีปริมาณน้อยส่งผลให้พื้นที่อาศัยลดน้อยลง และปริมาณออกซิเจนละลายน้ำลดต่ำลงจนไม่เหมาะสมต่อการดำรงชีวิตของสัตว์น้ำ (Stanley et al., 1994) ใน การศึกษาค้างคาวนี้สัตว์ที่ทนมากต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมคือตัวอ่อนริ้นน้ำจืดซึ่งจะเห็นได้จากจำนวนตัวที่เปลี่ยนแปลงอย่างรวดเร็วในช่วงรอยต่อของแต่ละระยะ ทั้งนี้เนื่องจากการมีฮีโมโกลบินช่วยลำเลียงออกซิเจนสู่เซลล์เม็ดเลือดแดงแล้ว ริ้นน้ำจืดยังมีวงชีวิตสั้นและสามารถวางไข่ได้บนพื้นที่หลากหลาย (Williams and Hynes, 1977) ใน ประเทศไทย Kuvangkadilok (1994) พบว่าริ้นน้ำจืด *Chironomus plumosus* เพศผู้มีวงชีวิตประมาณ 25 วันและเพศเมียประมาณ 27 วันในห้องปฏิบัติการ การปรากฏตัวของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินกลุ่มที่มีความชุกชุมมากและกลไกการได้อาหารของสัตว์เหล่านี้สะท้อนถึงอาหารที่มีอยู่ ส่วนลักษณะนิสัยและความทนต่อมลพิษบ่งบอกถึงสภาพทางฟิสิกส์และเคมีของแหล่งน้ำ (Barbour et al., 1999) ค่าดัชนีความหลากหลายและค่าความสม่ำเสมอของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินมีค่าสูงสุดในระยะต้นน้ำ รองลงมาคือระยะน้ำไหล ระยะน้ำแห้ง และระยะน้ำขัง ตามลำดับ ทั้งนี้เนื่องจากระยะต้นน้ำไม่มีสัตว์ใดเป็นกลุ่มเด่น ในขณะที่ระยะน้ำขังหอยฝาดเดียวเป็นกลุ่มเด่นมีสัดส่วนร้อยละ 83 หรือ 4 เท่าของสัตว์ที่เหลือรวมกัน ส่วนระยะน้ำไหลและระยะน้ำแห้งแม้จะมีสัตว์กลุ่มเด่นแต่ร้อยละของสัตว์แต่ละกลุ่มไม่แตกต่างกันมากเหมือนในระยะน้ำขัง สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินนอกจากเป็นอาหารของสัตว์น้ำ เช่นปลาแล้วยังเป็นอาหารของสัตว์ปีกด้วย ที่สถานีถ้ำ

จางอาจพบว่านกนางแอ่นบินมาหากินใกล้แอ่งน้ำบ่อยครั้งขึ้นในระยะน้ำแห้งเพื่อล่าเหยื่อซึ่งรวมถึงตัวอ่อนและตัวเต็มวัยของแมลงน้ำด้วย เมื่อเปรียบเทียบกับความหลากหลายของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในลำธารที่มีน้ำไหลตลอดปีของประเทศไทยพบว่ามี ความแตกต่างอย่างชัดเจนโดยในลำธารที่มีน้ำไหลตลอดปีมีความหลากหลายชนิดมากกว่าและส่วนใหญ่เป็นตัวอ่อนแมลงชีปะขาว ตัวอ่อนแมลงหนอนปลอกน้ำ ตัวอ่อนแมลงสองปีก ตัวงและมวน นอกจากนี้ความหลากหลายของสัตว์ไม่แตกต่างกันในแต่ละฤดูกาล แต่ความชุกชุมของสัตว์ที่พบต่างกัน (Boonsoong and Sangpradub, 2008; Getwongsa and Sangpradub, 2008; Thanee and Phalaraksh, 2012) จาก ผลการศึกษาค้างคาวนี้วิธีการเข้าครอบครองพื้นที่อาศัยของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในระยะน้ำไหลอาจมาจากการออกจากที่หลบซ่อนแล้วปล่อยตัว (drift) มาตามกระแสน้ำเข้าครอบครองพื้นที่อาศัยที่ว่าง หรือมาจากการบินมาวางไข่ของตัวเต็มวัย (aerial dispersal) ส่วนการเข้าครอบครองพื้นที่อาศัยในระยะน้ำขังนั้นกลุ่มหอยฝาดเดียวเกิดจากการเพิ่มจำนวนตัวของประชากรที่อาศัยอยู่ภายในแอ่งน้ำและของแมลงน้ำเกิดจากการบินมาวางไข่ของตัวเต็มวัย สอดคล้องกับผลการทดลองของ Godoy et al. (2016) ในลำธารชั่วคราวประเทศบราซิลที่สรุปว่าการกระจายตัวโดยการบินและการเคลื่อนที่เพื่อหาบริเวณสำหรับการวางไข่เป็นปัจจัยสำคัญในการกำหนดแบบแผนการครอบครองที่อาศัยของแมลงน้ำ

ลำธารชั่วคราวนอกเหนือจากเป็นแหล่งอาศัยของสัตว์น้ำ มีการถ่ายทอดพลังงานและเกิดวัฏจักรของสารเหมือนลำธารที่มีน้ำไหลตลอดทั้งปีแล้ว การพบสัตว์หลากหลายชนิดในแอ่งน้ำช่วงที่ไม่มีน้ำไหล และพบแมลงน้ำไหลในเฉพาะในช่วงน้ำไหลซึ่งสนับสนุนว่า

ระยะตัวอ่อนแมลงน้ำเหล่านี้อาจหลบซ่อนตัวอยู่ในซอกหินของลำธารนั้น ลำธารชั่วคราวจึงอาจมีบทบาทเป็นแหล่งหลบภัยและแหล่งรักษาพันธุกรรมของสัตว์น้ำ ในช่วงที่น้ำหยุดไหลหรือขาดหายไปจากลำธารบางส่วน ในอนาคตภูมิอากาศของโลกที่เปลี่ยนแปลงอาจมีผลทำให้ลำธารที่เคยมีน้ำไหลตลอดทั้งปีกลายเป็นลำธารชั่วคราวได้และจำนวนลำธารชั่วคราวอาจมีเพิ่มขึ้นเช่นกัน ดังนั้นการเข้าใจเรื่องลำธารชั่วคราวจึงมีประโยชน์ต่อการอนุรักษ์และการจัดการทรัพยากรธรรมชาติในอนาคต

สรุปผลการวิจัย

ลำธารที่ถ้ำจางวาง สถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราช แบ่งได้เป็น 4 ระยะคือ ระยะน้ำขัง ระยะน้ำแห้ง ระยะเต็มน้ำ และระยะน้ำไหล สังคมสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในช่วงเวลาน้ำไหลทั้ง 3 ระยะแรกถูกแทนที่ด้วยสัตว์น้ำไหลเมื่อเกิดน้ำไหล ในช่วงระยะเวลา 4 เดือน สัตว์ที่พบทุกระยะได้แก่ ตัวอ่อนแมลงสองปีก ตัวมวนและตัวอ่อนแมลงปอ ซากอินทรีย์จากระบบนิเวศบกเป็นแหล่งอาหารและแหล่งพลังงานหลักของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินในแหล่งน้ำนี้ การเข้าครอบครองพื้นที่อาศัยของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินอาจมาจากการปล่อยตัวล่องลอยมายังลำธารทำynnน้ำและการบินมาวางไข่ของตัวเต็มวัย แมลงน้ำ แมลงน้ำไหลมีการหลบซ่อนตัวในระยะที่ลำธารไม่มีน้ำไหล ดังนั้นลำธารชั่วคราวอาจมีบทบาทเป็นแหล่งหลบภัยและแหล่งรักษาพันธุกรรมของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังหน้าดินด้วย

กิตติกรรมประกาศ

ผู้วิจัยขอขอบพระคุณ ดร. ทักษิณ อาชาวาคม ผู้อำนวยการสถานีวิจัยสิ่งแวดล้อมสะแกราชในขณะนั้น ที่อนุญาตให้เข้าไปศึกษาในสถานีวิจัยฯ ผลงานวิจัยนี้

ได้รับการสนับสนุนเงินทุนจากศูนย์ความเป็นเลิศด้านความหลากหลายทางชีวภาพ (ศคช.) สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา (รหัสโครงการ BDC-157006)

เอกสารอ้างอิง

- ประทุม ฉายแสงแสง. 2546. ความหลากหลายชนิดของแมลงสโตน-ฟลาย (Plecoptera) ในลำธารห้วยหญ้าเครือและห้วยพรมแล้ง อุทยานแห่งชาติน้ำหนาว. วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาชีววิทยา มหาวิทยาลัย ขอนแก่น. ขอนแก่น: 133 หน้า.
- พิมพ์ฉีก พรหมธนรัตน์ และนิศารัตน์ ตั้งโพธิ์วงศ์. (2557). Preliminary taxonomic study on benthic macroinvertebrates in Tat Pho waterfall, Phu Lanka National Park, Nakhon Phanom Province. ใน: การประชุมวิชาการเกษตรแฟร์นนทรีอีสานครั้งที่ 2. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ วิทยาเขตเฉลิมพระเกียรติ, สกลนคร. 45-53.
- พิไลพร อยู่กรุง และแดงอ่อน พรหมมี. (2559). บทบาทการกินอาหารของกลุ่มสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังขนาดใหญ่หน้าดินเพื่อการติดตามตรวจสอบทางชีวภาพในลุ่มน้ำภาชี ใน: การประชุมวิชาการเสนอผลงานวิจัยระดับบัณฑิตศึกษาแห่งชาติ ครั้งที่ 38. มหาวิทยาลัยนเรศวร, พิษณุโลก. 203-218.
- วิไลลักษณ์ ไชยปะ. (2544). ความหลากหลายชนิดของแมลงหนอนปลอกน้ำวงศ์ Philopotamidae ในห้วยหญ้าเครือและห้วยพรมแล้ง อุทยานแห่งชาติน้ำหนาว. วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาชีววิทยา มหาวิทยาลัย ขอนแก่น. ขอนแก่น: 126 หน้า.
- ศุกลักษณ์ ระดมสุข. 2542. ความหลากหลายชนิดของแมลงหนอนปลอกน้ำวงศ์ Hydropsychidae (Trichoptera) บริเวณห้วยพรมแล้งและห้วยหญ้าเครือ อุทยานแห่งชาติน้ำหนาว. วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาชีววิทยา, มหาวิทยาลัย ขอนแก่น. ขอนแก่น: 225 หน้า.

- สุมาลี สีนอนนตร. (2545). การสลายเศษซากใบไม้ในลำธารต้นน้ำของประเทศไทย. วิทยานิพนธ์ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาชีววิทยา, มหาวิทยาลัยขอนแก่น. ขอนแก่น: 151 หน้า.
- Acuña, V., Muñoz, I., Giorgi, A., Omella, M., Sabater, F. and Sabater, S. (2005). Drought and post drought recovery cycles in an intermittent Mediterranean stream: structural and functional aspects. *Journal of North American Benthological Society* 24(4): 919-933.
- Barbosa, J.E.L., Medeiros, S.F., Brasil, J., Cordeiro, R.S., Crispim, M.C.B. and Silva, G.H.G. (2012). Changes in discharge and solute dynamics between hillslope and valley-bottom intermittent streams. *Hydrology and Earth System Sciences* 16: 1595-1605.
- Barbour, M.T., Gerritsen, T.J., Snyder, B.D. and Stribling, J.B. (1999). Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. Washington, D.C. EPA 841-B-99-002. U.S. Environ. Protection Agency, Office of Water, pp. 127-170.
- Bernal, S., von Schiller D., Sabater, F., Martí, E. 2012. Hydrological extremes modulate nutrient dynamics in Mediterranean climate streams across different spatial scales. *Hydrobiologia* 719(1): 31-42.
- Boonsoong, B.B. and Sangpradub, N. (2008). Diversity of stream benthic macroinvertebrates at the Loei river and adjacent catchments, Northeastern Thailand. *KKU Science Journal* 36(supplement): 107-121.
- Boonyanusith, C., Aryuthaka, C., Sangpradub, S. (2012). Meiofauna community in different substrate types of headwater streams of Nam Nao National Park, Thailand. *Entomological Research Bulletin* 28(1): 49-53.
- Boulton, A.J. and Lake, P.S. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology* 27: 123-138.
- Chapman, L.J., Schneider, K.R., Apodaca, C. and Chapman, C.A. (2004). Respiratory ecology of macroinvertebrates in a swamp-river system of east Africa. *Biotropica* 36(4): 572-585.
- Chen, P.P., Nieser, N. and Zettel, H. (2005). The aquatic and semiaquatic bugs (Heteroptera: Nepomorpha & Gerromorpha) of Malesia. Leiden. Kononklijke Brill NV, Leiden, and the National Museum of Natural History Naturalis, Leiden. pp. 24-31.
- Culioli, J.L., Foata, J., Mori, C., Orsini, A. and Marchand, B. (2006). Temporal succession of the macroinvertebrate fauna in a Coriscan temporary pond. *Life and Environment* 56(3): 215-221.
- Cummins, K.W., Merrit, R.W. and Berg, M.B. (2008). Ecology and distribution of aquatic insects. In Merrit, R.W., Cummins, K.W. and Berg, M.B. (eds) *An Introduction to the aquatic insects of north America*. Iowa: Kendall Hunt Publishing Company. pp. 105-122.
- Dudgeon, D. (1999). *Tropical Asian streams. Zoobenthos, Ecology and conservation*. Hong Kong: Hong Kong University Press. pp. 13-75.
- Getwongsa, P. and Sangpradub, N. (2008). Preliminary study on development of biotic index for rapid bioassessment in Mekong II basin (Thailand). *KKU Science Journal* 36(supplement): 122-136.
- Godoy, B.S., Queiroz, L.L., Lodi, S., de Jesus, J.D.N. and Oliveira, L.G. (2016). Successional

- colonization of temporary streams: An experimental approach using aquatic insects. *Acta Oecologica* 77: 43-49.
- Huryn, A.D., Wallace, J.B. and Anderson, N.H. (2008). Habitat, life history, secondary production, and behavioral adaptation of aquatic insects. In Merrit, R.W., Cummins, K.W. and Berg, M.B. (eds) *An Introduction to the aquatic insects of North America*. Iowa: Kendall Hunt Publishing Company. pp. 55-104.
- Krebs C. J. (1999). *Ecological Methodology*. California: Benjamin/Cummings. pp 410-454.
- Kuvangkadilok, C. (1994). Laboratory studies on the life cycle and breeding of the the midges *Chironomus plumatisegetus* (Diptera: Chironomidae). *Journal Science Society of Thailand* 20: 125-133.
- Mackie, J.K., Chester, E.T., Matthews, T.G. and Robson, B.J. (2013). Macroinvertebrate responses to environmental flows in headwater streams in Western Victoria, Australia. *Ecological Engineering* 53(1): 100-105.
- Merrit, R.W., Cummins, K.W. and Berg, M.B. (2008). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company. 1158 pp.
- Morse, J.C., Lianfang, Y. and Lixin, T. (1994). *Aquatic insects of China useful for monitoring water quality*. Nanjing: Hohai University Press. 570 pp.
- Pimthong, T. (2016). Diversity of Ephemeroptera and Plecoptera, life history of *Afronurus namnaoensis* Braasch and Boonsoong, 2010 (Ephemeroptera: Heptageniidae) in Yakruae and Phromlaeng streams, Nam Nao National Park (Phetchabun province). Thesis Master of Science, Faculty of Science, Khon Kaen University: 129 pp.
- Pires, A.M., Cowx, I.G. and Coelho, M.M. (2000). Benthic macroinvertebrate of intermittent streams in the middle reaches of the Guadiana basin (Portugal). *Hydrobiologia* 435(1): 167-175.
- Resh V.H., Buchwalter, G.A. and Eriksen, C.H. (2008). Aquatic insects respiration. In Merrit, R.W., Cummins, K.W. and Berg, M.B. (eds) *An Introduction to the aquatic insects of North America*. Iowa: Kendall Hunt Publishing Company. pp. 39-54.
- Řezníčková, P., Tajmrová, L., Pařil, P. and Zahrádková, S. (2013). Effects of drought on the composition and structure of benthic macroinvertebrate assemblages – a case study. *Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*. LXI(6): 1853-1865.
- Rosenberg, D.M and Resh, V.H. (1993). *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. New York: Chapman and Hall. pp. 1-9.
- Sangpradub, N. and Boonsoong, B. (2006). Identification of freshwater invertebrates of the Mekong River and its tributaries. Vientiane. Mekong River Commission 274 pp.
- Stanley, E.H., Buschman, D.L., Boulton, A.J., Grimm, N.B. and Fisher, S.G. (1994). Invertebrate resistance and resilience to intermittency in a desert stream. *American Midland Naturalist* 131(2): 288-300.
- Thanee, I. and Phalaraksh, C. (2012). Diversity of aquatic insects and their functional feeding group from anthropogenically disturbed streams in Mae Sot District, Tak Province, Thailand. *Chiang Mai Journal of Science* 39(3): 399-409.

- Ward, J.V. (1992). Aquatic Insect Ecology, Part 1: Biology and Habitat. New York: John Wiley & Sons. pp. 86-87.
- Williams, D.D. and Feltmate, B.W. (1992). Aquatic Insects. Oxon. CAB International: Wallingford. pp. 147-148.
- Williams, D.D. and Hynes, H.B. (1977). The ecology of temporary streams II. General remarks on temporary streams. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie 62(1): 53-61.

