

รอยสักบนพันกรามของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae จากสมัยไพลสโตซีนและปัจจุบัน
ของประเทศไทย



วิทยานิพนธ์นี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต

สาขาวิชาสัตววิทยา ภาควิชาชีววิทยา

คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ปีการศึกษา 2564

ลิขสิทธิ์ของจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

MOLAR WEAR FACETS OF MAMMALS IN SUBFAMILY CAPRINAE FROM PLEISTOCENE
AND PRESENT DAY OF THAILAND



A Thesis Submitted in Partial Fulfillment of the Requirements
for the Degree of Master of Science in Zoology

Department of Biology

FACULTY OF SCIENCE

Chulalongkorn University

Academic Year 2021

Copyright of Chulalongkorn University

หัวข้อวิทยานิพนธ์	รอยสีกบนพันกรามของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae จากสมัยไพลสโตซีนและปัจจุบันของประเทศไทย
โดย	น.ส.จักรีทิพย์ อิศรางกูร ณ อยุธยา
สาขาวิชา	สัตววิทยา
อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก	ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.ชนะกุล วรรณประเสริฐ
อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ร่วม	ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.กันตภณ สุระประสิทธิ์

คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย อนุมัติให้รับวิทยานิพนธ์ฉบับนี้เป็นส่วนหนึ่งของการศึกษาตามหลักสูตรปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต

----- คณะบดีคณะวิทยาศาสตร์
(ศาสตราจารย์ ดร.พลกฤษณ์ แสงวณิช)

คณะกรรมการสอบวิทยานิพนธ์

----- ประธานกรรมการ
(รองศาสตราจารย์ ดร.ชัชวาล ใจเชื้อกุล)

----- อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์หลัก
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.ชนะกุล วรรณประเสริฐ)

----- อาจารย์ที่ปรึกษาวิทยานิพนธ์ร่วม
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.กันตภณ สุระประสิทธิ์)

----- กรรมการ
(ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.พงษ์ชัย ดำรงโรจน์วัฒนา)

----- กรรมการภายนอกมหาวิทยาลัย
(ดร.เยาวลักษณ์ ชัยมณี)

จักรีทิพย์ อิศรางกูร ณ อยุธยา : รอยสึกบนฟันกรามของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae จากสมัยไพลสโตซีนและปัจจุบันของประเทศไทย. (MOLAR WEAR FACETS OF MAMMALS IN SUBFAMILY CAPRINAE FROM PLEISTOCENE AND PRESENT DAY OF THAILAND) อ.ที่ปรึกษาหลัก : ผศ. ดร.ธนะกุล วรธนประเสริฐ, อ.ที่ปรึกษาร่วม : ผศ. ดร.กันตภณ สุระประสิทธิ์

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae สามชนิด ได้แก่ เลียงผาใต้ (*Capricornis sumatraensis*) กวางผาจิน (*Naemorhedus griseus*) และกวางผาหิมาลัย (*Naemorhedus goral*) ปรากฏหลักฐานการกระจายตัวในประเทศไทยสมัยไพลสโตซีน อย่างไรก็ตาม ปัจจุบันกวางผาหิมาลัยได้สูญพันธุ์ไปจากประเทศไทยแล้ว เพื่อบ่งบอกนิเวศวิทยาที่เปลี่ยนแปลงไปในอดีตจนถึงปัจจุบันของสัตว์กลุ่มนี้ รอยสึกบนฟันกรามจึงถูกนำมาใช้เพื่อการศึกษาอาหาร รูปแบบการกินอาหาร และนิเวศวิทยาบรรพกาลของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ผู้วิจัยศึกษาตัวอย่างจาก 4 แหล่งจุดค้นซากดึกดำบรรพ์ในประเทศไทย ที่มีอายุระหว่างสมัยไพลสโตซีนตอนกลางถึงตอนปลาย ได้แก่ ถ้ำผาบ่อง, บ้านโคกสูง, ถ้ำวิมานนาคินทร์ และเพิงผาถ้ำลอด รวมไปถึงตัวอย่างปัจจุบันจากพิพิธภัณฑ์และเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าทั้งหมด 10 แห่ง โดยเก็บข้อมูลค่าดัชนีความสูงตัวฟัน (hypsodonty index: HI), รอยสึกระดับ mesowear I และ II, และรอยสึกระดับ microwear จากฟันกราม ผลการศึกษาพบว่า รอยสึกระดับ mesowear และค่า HI บ่งชี้ว่าเลียงผาและกวางผาทั้งในปัจจุบันและไพลสโตซีนกินใบไม้และหญ้า โดยเลียงผาใต้มีแนวโน้มการกินใบไม้มากกว่าชนิดอื่น ผลการศึกษารอยสึกระดับ microwear จากทั้งตัวอย่างปัจจุบันและไพลสโตซีนพบว่า เลียงผาใต้กินใบไม้อ่อนนุ่ม ขณะที่กวางผาจินและกวางผาหิมาลัยกินใบไม้และหญ้าที่มีความแข็ง เมื่อพิจารณาผลการศึกษาที่ได้ร่วมกับค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนจากงานวิจัยก่อนหน้านี้ อาจกล่าวได้ว่า เลียงผาใต้ในสมัยไพลสโตซีนกินใบไม้อ่อนนุ่มทั้งประเภท C₃, C₃/C₄, และ C₄ อยู่อาศัยได้ทั้งป่าดิบและทุ่งหญ้า กวางผาจินในสมัยไพลสโตซีนกินใบไม้และหญ้าประเภท C₄ ที่มีความแข็ง อาศัยในทุ่งหญ้าเปิด สำหรับกวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีนกินใบไม้และหญ้าประเภท C₄ หรือ C₃/C₄ และอาศัยในทุ่งหญ้าเปิด ผลการศึกษาสามารถสรุปแนวโน้มการเปลี่ยนแปลงนิเวศวิทยาของสายพันธุ์เลียงผาและกวางผาได้ว่า เลียงผาและกวางผาสมัยไพลสโตซีนอาศัยในทุ่งหญ้าเปิดมากกว่าประชากรในปัจจุบัน ซึ่งอาจเป็นผลจากการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมจากอดีตจนถึงปัจจุบัน และการรุกรานของมนุษย์ตั้งแต่สมัยไพลสโตซีนที่ส่งผลให้จำนวนประชากรลดลง

สาขาวิชา	สัตววิทยา	ลายมือชื่อนิสิต
ปีการศึกษา	2564	ลายมือชื่อ อ.ที่ปรึกษาหลัก
		ลายมือชื่อ อ.ที่ปรึกษาร่วม

6071915623 : MAJOR ZOOLOGY

KEYWORD: Serows, Gorals, Pleistocene, Mesowear, Microwear, Palaeoecology

Jakritip Isarankura Na Ayudhya : MOLAR WEAR FACETS OF MAMMALS IN SUBFAMILY CAPRINAE FROM PLEISTOCENE AND PRESENT DAY OF THAILAND. Advisor: Asst. Prof. Dr. THANAKUL WANNAPRASERT Co-advisor: Asst. Prof. Dr. Kantapon Suraprasit

Three species of subfamily Caprinae, Sumatran serows (*Capricornis sumatraensis*), Chinese gorals (*Naemorhedus griseus*), and Himalayan gorals (*Naemorhedus goral*), coexisted in Thailand during the Pleistocene. However, the extant *N. goral* is nowadays extirpated from Thailand. To investigate the palaeoecological context of these three caprines species, we conducted dental wear facet analyses on fossils collected. Fossils from four palaeontological sites: Pha Bong Cave, Ban Khok Sung, Tham Wiman Nakin, and Tham Lod Rockshelter, as well as on several extant specimens housed at natural history museums and wildlife sanctuaries. The hypsodonty index (HI), mesowear I and II, and microwear were carried out and applied to molars. Regarding mesowear and HI analyses, extant and Pleistocene caprines were mixed feeders, while *C. sumatraensis* showed more browsing habits than other species. The microwear results of extant and Pleistocene species revealed that *C. sumatraensis* was a soft-foilage browser and gorals *N. griseus* and *N. goral* were hard-object mixed feeders. In comparison with previously analyzed carbon isotope data, Pleistocene *C. sumatraensis* fed on C₃, C₃/C₄, and C₄ soft leaves and lived in a variety of habitats ranging from closed forests to open grasslands. The Pleistocene *N. griseus* consumed C₄ hard foliage and grasses and inhabited open grasslands. Similarly, the Pleistocene *N. goral* showed C₃ or C₃/C₄ mixed feeding habits and dwelled in open habitats. The Pleistocene caprine population tended to live in more open habitats than the extant one. Our results probably support the idea that the Holocene climate change and the negative effects of human activities have driven the habitat contraction for these caprine species, leading to the decrease of their extant populations.

Field of Study: Zoology

Student's Signature

Academic Year: 2021

Advisor's Signature

Co-advisor's Signature

กิตติกรรมประกาศ

ในการจัดทำวิทยานิพนธ์ฉบับนี้ ผู้วิจัยขอขอบคุณทุน 90 ปี จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย และทุนสนับสนุนนิติตระดับปริญญาเอกและโทไปทำวิจัยระยะสั้นต่างประเทศที่สนับสนุนเงินทุนสำหรับทำวิจัย และขอขอบคุณกรมอุทยานแห่งชาติ สัตว์ป่า และพันธุ์พืช ที่ให้ความอนุเคราะห์เข้าใช้ตัวอย่างเลี้ยงผา และกางผาจากเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่า

ขอขอบคุณ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.ธนะกุล วรรณประเสริฐ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.กันตภณ สุระประสิทธิ์ และ Dr. Gildas Merceron ที่ให้ความรู้ คำปรึกษาและช่วยเหลือตลอดระยะเวลาการทำงานวิจัยเป็นอย่างดี

ขอขอบคุณ รองศาสตราจารย์ ดร.ชัชวาล ใจชื้อกุล ประธานกรรมการสอบ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.พงษ์ชัย ดำรงโรจน์วัฒนา และ ดร.เยาวลักษณ์ ชัยมณี กรรมการภายนอกมหาวิทยาลัย ที่ให้คำแนะนำในการปรับปรุงวิทยานิพนธ์ฉบับนี้

ขอขอบคุณผู้ให้ความอนุเคราะห์ และประสานงานเพื่อเข้าศึกษาตัวอย่างปัจจุบัน ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.นพดล กิตนะ ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย คุณสมโภชน์ ดวงจันทร์ศิริ สถาบันวิจัยสัตว์ป่าเขานางรำ คุณอดิสรณ์ กองเพิ่มพูล สถานีเพาะเลี้ยงสัตว์ป่าอมก๋อย คุณวัชระ สงวนสมบัติ องค์กรพิพิธภัณฑ์วิทยาศาสตร์แห่งชาติ รองศาสตราจารย์ ดร.รองลาภ สุขมาสรวง ภาควิชาป่าไม้ คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.วุฒิ ทักษิณธรรม ภาควิชาสัตววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ และเจ้าหน้าที่ทุกท่านของแต่ละหน่วยงานที่อำนวยความสะดวกในการเข้าใช้ตัวอย่าง

ขอขอบคุณ ดร.เยาวลักษณ์ ชัยมณี และศาสตราจารย์ ดร.รัศมี ชูคงเดช ที่ให้ความอนุเคราะห์ตัวอย่างซากดึกดำบรรพ์เลี้ยงผาและกางผาสมัยไพลสโตซีนของประเทศไทย

ขอขอบคุณ ผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.กิติพร พลายงาม ภาควิชาคณิตศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย และนายกศศิษ ธิสอน นิติตปริญญาเอก ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย ที่ให้คำแนะนำทางสถิติและโปรแกรมสำหรับวิเคราะห์ทางสถิติในงานวิจัยนี้

สุดท้ายนี้ ขอขอบคุณนางสาวภราวดา พิรัชต์เดช นางสาวปณยวีร์ พงษ์สุวรรณ นายภูมิพัฒน์ ผาดโผน นายภากร นลินรัชต์กัญจน์ นักเรียนระดับปริญญาเอกและนักวิจัยหลังปริญญาเอกจาก CNRS ที่ให้ความช่วยเหลือทั้งวิชาการและกำลังใจตลอดระยะเวลาการทำงานเสมอมา

จักริทิพย์ อิศรางกูร ณ อยุธยา

สารบัญ

	หน้า
บทคัดย่อภาษาไทย.....ค	ค
บทคัดย่อภาษาอังกฤษ.....ง	ง
กิตติกรรมประกาศ.....จ	จ
สารบัญ.....จ	จ
สารบัญตาราง.....ช	ช
สารบัญรูปภาพ.....ฉ	ฉ
คำย่อที่ใช้ในการศึกษา.....ญ	ญ
บทที่ 1 บทนำ.....1	1
วัตถุประสงค์.....5	5
บทที่ 2 ทบทวนวรรณกรรม.....6	6
2.1 ข้อมูลพื้นฐานของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae.....6	6
เลียงผาใต้ <i>Capricornis sumatraensis</i> (Bechstein, 1799)8	8
กวางผาจีน <i>Naemorhedus griseus</i> Milne-Edwards, 1871.....9	9
กวางผาหิมาลัย <i>Naemorhedus goral</i> (Hardwicke, 1825)9	9
2.2 ลักษณะฟันพื้นฐานของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae11	11
2.3 แหล่งขุดค้นซากดึกดำบรรพ์.....12	12
ถ้ำผาบ่อง (400 - 200 ka)12	12
บ้านโคกสูง (217 ka หรือ 130 ka).....12	12
ถ้ำวิมานนาคินท์ (>169 ka)13	13
เพิงผาถ้ำลอด (32,380 - 12,100 BP).....15	15
2.4 ค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน (Hypsodonty index).....17	17

2.5 รอยสึกระดับ mesowear.....	17
2.6 รอยสึกระดับ microwear	18
2.7 รูปแบบการกินอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง.....	19
บทที่ 3 วิธีการศึกษา.....	20
3.1 ตัวอย่างฟันเพื่อการศึกษา	20
3.2 บันทึกภาพตัวอย่างและวัดขนาดฟัน	20
3.3 ศึกษาตัวแปรดัชนีความสูงของตัวฟัน	23
3.4 ศึกษาการรอยสึกด้วยวิธี mesowear I.....	24
3.5 ศึกษาการรอยสึกด้วยวิธี mesowear II.....	26
3.6 เตรียมตัวอย่างฟันก่อนการศึกษาการรอยสึกระดับ microwear	27
3.7 ศึกษาการรอยสึกระดับ microwear.....	27
ค่า Asfc.....	28
ค่า epLsar	28
ค่า HAsfc	28
ค่า Tfv.....	28
บทที่ 4 ผลการศึกษา.....	32
4.1 ผลการศึกษาดัชนีความสูงของตัวฟัน (Hypsodonty index).....	32
4.2 ผลการศึกษาการรอยสึกระดับ mesowear I และ II	32
4.3 ผลการศึกษาการรอยสึกระดับ microwear.....	36
บทที่ 5 อภิปรายผลการศึกษา.....	40
5.1 อาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae	40
5.2 นิเวศวิทยาบรรพกาลของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จนถึงปัจจุบัน.....	43
บทที่ 6 สรุปผลและข้อเสนอแนะ.....	48
ข้อเสนอแนะ	49

ภาคผนวก ก	50
ภาคผนวก ข	56
ภาคผนวก ค	60
ภาคผนวก ง	74
ภาคผนวก จ	77
บรรณานุกรม	81
ประวัติผู้เขียน	91



จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
CHULALONGKORN UNIVERSITY

สารบัญตาราง

ตารางที่ 1	รายละเอียดโดยสรุปของแหล่งชุดคั่นทางบรรพชีวินวิทยาและจำนวนซากดึกดำบรรพ์ในงานวิจัยนี้.....	21
ตารางที่ 2	แหล่งที่มาของตัวอย่างปัจจุบันในงานวิจัยนี้จากพิพิธภัณฑ์และเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่า.....	22
ตารางที่ 3	เกณฑ์ Hypsodonty index ที่ใช้บ่งบอกประเภทอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง อ้างอิงจาก Janis (1988) และ Damuth and Janis (2011).....	24
ตารางที่ 4	ค่า Mesowear score ที่ใช้เพื่อการวิเคราะห์ในวิธี mesowear II สำหรับงานวิจัยนี้.....	27
ตารางที่ 5	ค่า HI และร้อยละปุ่มฟันลักษณะต่าง ๆ จากตัวอย่างปัจจุบันและตัวอย่างสมัย ไพลสโตซีนของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae.....	33
ตารางที่ 6	ค่า HI และ MS จากตัวอย่างปัจจุบันและตัวอย่างสมัยไพลสโตซีนของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae	35
ตารางที่ 7	ค่าตัวแปรรอยสีกระดับ microwear ของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ตัวอย่างสมัยปัจจุบันและไพลสโตซีน และสัตว์กินพืชปัจจุบันเปรียบเทียบที่ทราบชนิดอาหารแล้ว.....	37
ตารางที่ 8	เปรียบเทียบค่าเฉลี่ยระหว่างกลุ่มสัตว์กินพืช ค่าตัวแปร microwear ตัวหนาและขีดเส้นใต้แสดงค่านัยสำคัญที่ $p < 0.05$ ด้วยวิธี Tukey's HSD และค่าตัวแปรที่ไม่ขีดเส้นใต้แสดงค่านัยสำคัญที่ $p < 0.05$ ด้วยวิธี Fisher's LSD.....	38
ตารางที่ 9	การแปลผลเกี่ยวกับอาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จากการศึกษาด้วยวิธี HI, mesowear และ microwear ร่วมกับค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน และหลักฐานอื่น ๆ.....	39

สารบัญรูปภาพ

ภาพที่ 1 ชนิดของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae สกุล *Capricornis*..... 7

ภาพที่ 2 ชนิดของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae สกุล *Naemorhedus*..... 8

ภาพที่ 3 แผนที่การกระจายตัวของเลี้ยงผาไต้ กวางผาจีน และกวางผาหิมาลัยปัจจุบันในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ภาคตะวันตกของเอเชียใต้ และ จีนตอนใต้ แสดงแหล่งขุดค้นที่กล่าวถึงในบทนำของงานวิจัยนี้ 10

ภาพที่ 4 ตัวอย่างลักษณะสัณฐานภายนอกของหัวกระดูกของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae 11

ภาพที่ 5 ลำดับชั้นตะกอนของแหล่งขุดค้นบ้านโคกสูง ภาพจาก Suraprasit et al. (2015)..... 13

ภาพที่ 6 แผนที่แหล่งขุดค้นถ้ำวิมานนาคินทร์ แสดงพื้นที่ศึกษาทั้ง 3 บริเวณ ได้แก่ main layer, upper layer, และ roof ดัดแปลงจาก Chaimanee (1998)..... 14

ภาพที่ 7 ลำดับชั้นตะกอนของแหล่งขุดค้นเพิงผาล้ำลอด..... 16

ภาพที่ 8 ตัวอย่างรอยสึกระดับ microwear ของสัตว์เคี้ยวเอื้องที่เกิดขึ้น เปรียบเทียบแต่ละประเภทของอาหารที่กิน 19

ภาพที่ 9 วิธีวัดขนาดฟันสำหรับสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae อ้างอิงเกณฑ์การวัดจาก Janis (1988) .23

ภาพที่ 10 เกณฑ์พิจารณาความสูงของปุ่มฟัน และรูปร่างของปุ่มฟัน ของรอยสึกระดับ mesowear ดัดแปลงจาก Merceron et al. (2007) 26

ภาพที่ 11 แผนภาพแสดงตัวแปรต่าง ๆ สำหรับการวิเคราะห์รอยสึก microwear ดัดแปลงจาก Scott et al. (2006) 30

ภาพที่ 12 ตัวอย่างรอยสึกระดับ microwear บนพื้นผิวสารเคลือบฟันของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae 31

ภาพที่ 13 แผนภูมิค่า HI และร้อยละของปุ่มฟันลักษณะต่าง ๆ ที่ศึกษา เปรียบเทียบกับข้อมูลสัตว์เคี้ยวเอื้องที่ทราบชนิดอาหารจากงานวิจัยของ Fortelius and Solounias (2000) 34

ภาพที่ 14 แผนภูมิค่า HI และ MS โดยเปรียบเทียบข้อมูลของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จากงานวิจัยนี้ กับข้อมูลของสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารแล้วจากงานวิจัยของ Kaiser et al. (2013)..35

คำย่อที่ใช้ในการศึกษา

คำเต็ม	คำย่อ	ความหมาย
Area-scale fractal complexity	Asfc, complexity	ค่าความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว
Before the present	BP	หน่วยระบุช่วงเวลาก่อนปัจจุบัน
Cusp shape	CS	รูปร่างของปุ่มฟัน
Exact proportion of length-scale anisotropy of relief	epLsar, anisotropy	ค่าความเป็นระเบียบของรอยลึกบนพื้นผิว
Heterogeneity of area-scale fractal complexity	HAsfc, heterogeneity	ค่าความไม่สม่ำเสมอของสภาพพื้นผิว
Hypsodonty index	HI	ค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน
kilo annum	ka	หน่วยระบุช่วงเวลาพันปี
Mesowear score	MS	ค่า Mesowear score
Occlusal relief	OR	ความสูงของปุ่มฟันที่หลงเหลือจากการบดเคี้ยว
Percentage of Blunt cusp shape	perB	ร้อยละปุ่มฟันทุ่
Percentage of high occlusal relief	perH	ร้อยละปุ่มฟันสูง
Percentage of round cusp shape	perR	ร้อยละปุ่มฟันมน
Percentage of sharp cusp shape	perS	ร้อยละปุ่มฟันแหลม
Textural fill volume	Tfv	ค่าเติมเต็มพื้นที่ผิวสมมติ

บทที่ 1

บทนำ

เลียงผา (serow) และกวางผา (goral) จัดเป็นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae วงศ์ Bovidae อันดับ Artiodactyla ในปัจจุบัน ประเทศไทยพบทั้งหมด 2 ชนิด ได้แก่ เลียงผาใต้ *Capricornis sumatraensis* และกวางผาจีน *Naemorhedus griseus* (Chaiyarat et al., 1999; Duckworth et al., 2008a; Duckworth et al., 2008b) พฤติกรรมของสัตว์ในวงศ์ย่อยนี้มักอยู่อาศัยตามถ้ำบนภูเขาสูง หน้าผา ป่าหรือทุ่งหญ้าบนพื้นที่สูง (Chaiyarat et al., 1999; Duckworth et al., 2008b) โดยเลียงผาใต้ปัจจุบันอาศัยที่ความสูง 200-3,000 เมตรจากระดับน้ำทะเล (Duckworth et al., 2008b) และกวางผาจีนปัจจุบันอาศัยที่ระดับความสูง 1,400-1,929 เมตรจากระดับน้ำทะเล (Chaiyarat et al., 1999) ปัจจุบันเลียงผาใต้และกวางผาจีนจัดอยู่ในสถานะเป็นสิ่งมีชีวิตที่เกือบอยู่ในข่ายใกล้การสูญพันธุ์ (vulnerable species - VU) และขึ้นบัญชีชนิดพันธุ์สัตว์ในอนุสัญญาไซเตสลำดับที่ 1 (Chaiyarat et al., 1999; Duckworth et al., 2008a; Duckworth et al., 2008b)

อย่างไรก็ตาม ในสมัยไพลสโตซีน (Pleistocene) ช่วงระยะเวลา 2.5 ล้านปี ถึง 11,700 ปี เคยปรากฏหลักฐานการค้นพบซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ในประเทศไทยทั้งหมด 3 ชนิด ได้แก่ เลียงผาใต้ กวางผาจีน และกวางผาหิมาลัย (*Naemorhedus goral*) ซึ่งปัจจุบัน กวางผาหิมาลัยพบการกระจายตัวแถบเทือกเขาหิมาลัยที่ระดับความสูง 900-4,000 เมตรจากระดับน้ำทะเล และไม่ปรากฏการกระจายตัวในประเทศไทย (Duckworth & MacKinnon, 2008; Bhattacharya et al., 2012) ตัวอย่างซากดึกดำบรรพ์เลียงผาและกวางผาไพลสโตซีนในประเทศไทยที่ศึกษาจากแหล่งซากดึกดำบรรพ์บางแหล่ง ทั้งหมด 4 แห่ง ได้แก่ 1) ถ้ำผาบ่อง จังหวัดแม่ฮ่องสอน 2) บ้านโคกสูง จังหวัดนครราชสีมา 3) ถ้ำวิมานนาคินทร์ จังหวัดชัยภูมิ และ 4) เฝิงผาถ้ำลอด จังหวัดแม่ฮ่องสอน โดยแหล่งขุดค้นทั้ง 4 แหล่งมีความสูงจากระดับน้ำทะเลอยู่ระหว่าง 150-640 เมตร (Chaimanee, 1998; Khaokhiew, 2004; Shoocongdej et al., 2007; Suraprasit et al., 2015; Bocherens et al., 2017) ซึ่งมีความสูงจากระดับน้ำทะเลต่ำกว่าแหล่งอาศัยของเลียงผาและกวางผาในปัจจุบันทั้งหมด หากพิจารณาการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมในอดีตสมัยไพลสโตซีนจนถึงปัจจุบันในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ พบว่าพื้นที่ส่วนใหญ่ของประเทศไทยมีสภาพแวดล้อมแบบทุ่งหญ้าสะวันนาในช่วงตอนกลางของสมัยไพลสโตซีน (middle Pleistocene) และกลายเป็นป่าฝนเขตร้อนในสมัยโฮโลซีน (Holocene) ซึ่งส่งผลกระทบต่อการดำรงชีวิตของสัตว์หลายชนิดที่อาศัยในทุ่งหญ้า

หรือพื้นที่แห้งแล้ง (Louys & Robert, 2020) และอาจกล่าวได้ว่าการสูญพันธุ์ของกวางพามาเลียใน ประเทศไทยอาจเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมในอดีตจนถึงปัจจุบัน

นิเวศวิทยาบรรพกาลของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม สามารถศึกษาได้หลายวิธี เช่น การวิเคราะห์ค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน (stable carbon isotopes), เรณูวิทยา (palynology), ดัชนีชี้วัดทางชีวภาพของตะกอนอินทรีย์ (sedimentary organic biomarkers), และรอยสึกบนฟัน (wear facets) หนึ่งในวิธีที่นิยมศึกษาคือการวัดสัดส่วนค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนในสารเคลือบฟันสัตว์ โดยศึกษาจากสัดส่วนไอโซโทป $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ที่สิ่งมีชีวิตได้รับจากการกินอาหารและนำไปสร้างเป็นส่วนประกอบของอวัยวะต่าง ๆ สัดส่วนค่าไอโซโทปที่ได้จะบ่งบอกประเภทพืช ซึ่งแบ่งได้เป็น 3 ประเภท ได้แก่ พืช C_3 , C_4 , และ CAM (Cerling & Harris, 1999; MacFadden et al., 1999; Stacklyn et al., 2017) โดยพืชแต่ละประเภทมีการกระจายตัวในสภาพแวดล้อมที่แตกต่างกัน กล่าวคือ พืช C_3 มีแนวโน้มการกระจายตัวในเขตอบอุ่นหรือเขตหนาวเย็น เช่น ต้นไม้และไม้ล้มลุก ส่วนใหญ่ ขณะที่พืช C_4 มีการปรับตัวให้เจริญเติบโตได้ดีกับสภาพแวดล้อมเขตร้อนมากกว่า เช่น พืชกลุ่มหญ้าและข้าวโพด สำหรับพืช CAM กระจายตัวในสภาพแวดล้อมแห้งแล้งและร้อนแบบทะเลทราย เช่น พืชจำพวกกระบองเพชร (Cerling & Harris, 1999; MacFadden et al., 1999; Stacklyn et al., 2017)

ก่อนหน้านี้มีการศึกษานิเวศวิทยาบรรพกาลของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ด้วยวิธีการวิเคราะห์ไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน (stable carbon isotope analysis) พบว่าเลี้ยงพาใต้ในสมัยไพลสโตซีนจากแหล่งขุดค้นถ้ำวิมานนาคินทร์ มีการกินพืช C_4 เป็นอาหารหลัก ซึ่งอาจกล่าวได้ว่าเลี้ยงพาใต้ในสมัยไพลสโตซีนเคยอาศัยอยู่ในทุ่งหญ้าเปิด (Pushkina et al., 2010; Bocherens et al., 2017) อย่างไรก็ตาม ซากดึกดำบรรพ์เลี้ยงพาใต้ในสมัยไพลสโตซีนจากแหล่งบ้านโคกสูง ค่าไอโซโทปบ่งชี้ว่ามีมีการกินพืช C_3 เป็นอาหาร ซึ่งสอดคล้องกับการอยู่อาศัยในป่าที่บึงเป็นหลัก (Suraprasit et al., 2018; Suraprasit et al., 2020) เช่นเดียวกับผลการศึกษาดูอย่างเลี้ยงพาใต้จากแหล่งขุดค้นน้ำลอด ประเทศลาว ปรากฏสัญญาณการกินพืช C_3 เป็นอาหาร (Bacon et al., 2018a) นอกจากนี้ซากดึกดำบรรพ์เลี้ยงพาใต้ในสมัยไพลสโตซีนจากแหล่งบ่อห้ ต้มบั้ง (Boh Dambang) ประเทศกัมพูชา (Bacon et al., 2018b) และจากงานวิจัยของ Suraprasit et al. (2020) พบว่าเลี้ยงพาใต้ในสมัยไพลสโตซีนจากเพิงผาถ้ำลอด มีการกินทั้งพืช C_3 และ C_4 หรืออาจกล่าวได้ว่ามีการอยู่อาศัยทั้งในพื้นที่ปิดและทุ่งหญ้าเปิด สำหรับกวางพามาเลียในสมัยไพลสโตซีนจากเพิงผาถ้ำลอด พบสัญญาณการกินพืช C_4 หรือกินทั้งพืช C_3 และ C_4 แสดงถึงแนวโน้มการอยู่อาศัยในพื้นที่เปิด (Suraprasit et al., 2020) และกวางพามาเลียสมัยไพลสโตซีนจากถ้ำผาบ่อง พบสัญญาณการกินพืช C_4 เป็นอาหารหลัก หรือมีแนวโน้มอาศัยอยู่ในทุ่งหญ้าเปิด (Suraprasit et al., 2020) ข้อมูล

อาหารที่กินของเลียงผาได้ในอดีตนั้น เมื่อเปรียบเทียบกับการกินอาหารของเลียงผาได้ปัจจุบัน พบว่ามีความหลากหลายมากกว่า โดยเมื่อศึกษาค่าไอโซโทปของประชากรเลียงผาได้ปัจจุบันจากประเทศลาว และทุ่งใหญ่นเรศวร (Pushkina et al., 2010) ประชากรอื่น ๆ จากประเทศไทย และเกาะสุมาตรา ประเทศอินโดนีเซีย (Suraprasit et al., 2020) พบว่าพวกมันมีการกินพืช C_3 เป็นอาหารหลัก หรืออาศัยอยู่ในป่าดิบ เมื่อพิจารณาจากค่าไอโซโทปของกวางผาปัจจุบัน พบว่ากวางผาปัจจุบันกินทั้งพืช C_3 และ C_4 และกวางผาหิมาลัยปัจจุบันกินพืช C_3 หรือกินทั้งพืช C_3 และ C_4 เป็นอาหารหลัก ซึ่งแสดงถึงการอยู่อาศัยของสกุลกวางผาในพื้นที่ปิดมากกว่ากวางผาในสมัยไพลสโตซีน (Suraprasit et al., 2020) เพื่อให้สามารถระบุประเภทอาหารของเลียงผาและกวางผาได้ชัดเจนยิ่งขึ้น วิธีศึกษาอื่น ๆ เช่น รอยสึกบนฟัน และความสูงของตัวฟันที่หลงเหลือจากการบดเคี้ยว ที่มีรายงานก่อนหน้านี้ว่าสามารถบ่งบอกประเภทอาหารได้ (Simpson, 1933; Janis, 1988) จึงควรนำมาศึกษาในเลียงผาและกวางผาเช่นเดียวกัน

รอยสึกบนฟัน เป็นการศึกษาการเปลี่ยนแปลงบนผิวฟัน ซึ่งสามารถเกิดขึ้นได้จากสองกระบวนการด้วยกัน คือรอยสึกที่เกิดจากฟันสัมผัสฟัน (attrition) และรอยสึกที่เกิดขึ้นจากฟันสัมผัสอาหาร (abrasion) โดยรอยสึกที่เกิดขึ้นจากอาหารทำให้รูปร่างสัญญาณทั้งระดับมหภาคและจุลภาคเปลี่ยนแปลงไป ทั้งนี้รอยสึกสามารถแบ่งออกเป็นหลายประเภท ได้แก่ 1) รอยสึกระดับ mesowear ซึ่งพิจารณาการเปลี่ยนแปลงของสัญญาณภายนอกฟันกราม สามารถบ่งบอกการกินอาหารในหลักเดือนจนถึงตลอดชีวิต (Fortelius & Solounias, 2000; Rivals et al., 2013) และ 2) รอยสึกระดับ microwear ที่พิจารณาการเปลี่ยนแปลงของรอยสึกที่เกิดขึ้นบนพื้นผิวของสารเคลือบฟัน บ่งบอกการกินอาหารตั้งแต่หลังเสียชีวิตจนถึงหลักเดือน (Teaford & Oyen, 1989; Hoffman et al., 2015) ดังนั้นการศึกษารอยสึกในระดับที่แตกต่างกันนี้ จึงสามารถใช้ในการบ่งบอกประเภทอาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในช่วงเวลาที่แตกต่างกันได้ โดยผลที่ได้จากรอยสึกบนฟันสามารถจำแนกรูปแบบการกินอาหารประเภทสัตว์กินใบไม้ (browser) สัตว์กินหญ้า (grazer) และสัตว์กินใบไม้และหญ้า (mixed feeder) อ้างอิงตามเงื่อนไขการจัดประเภทรูปแบบการกินอาหารของ (Hofmann, 1989) โดยประเภทของอาหารที่กินสามารถบ่งบอกนิเวศวิทยาของสัตว์ชนิดนั้นได้ ในอดีตได้มีการประยุกต์ใช้การศึกษารอยสึกบนฟันทั้ง 2 ระดับ ศึกษาเกี่ยวกับสัตว์กินพืชหลายชนิด เช่น กวาง (Yamada, 2013; Berlioz et al., 2017) ม้าตีกดำบรรพ์ (Barron-Ortiz et al., 2014; Semprebon et al., 2016) และสัตว์ในวงศ์ Bovidae (Blondel et al., 2010; Ramdarshan et al., 2017) อย่างไรก็ตามการศึกษารอยสึกบนฟันสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae นั้นยังไม่มีผู้ศึกษามากนัก จึงเป็นที่น่าสนใจที่นำวิธีการนี้มาใช้ในการบ่งบอกอาหารของสัตว์กลุ่มนี้

นอกจากนี้ ลักษณะทางสัณฐานภายนอกของฟันอีกหนึ่งลักษณะที่นำมาใช้วิเคราะห์เพิ่มเติมจากรอยสึกบนฟัน คือ ความสูงของตัวฟัน (tooth crown) ที่หลงเหลือจากการบดเคี้ยว พิจารณาจากความสูงของตัวฟันโดยไม่รวมรากฟัน วิธีการนี้นิยมใช้สำหรับบ่งบอกประเภทอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง โดยรายงานด้วยค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน หรือ Hypsodonty index (HI) ค่า HI สามารถบ่งบอกถึงการสึกของฟันในระยะเวลาตลอดชีวิต ซึ่งเกี่ยวข้องกับอาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง (Janis, 1988; Mendoza & Palmqvist, 2007; Damuth & Janis, 2011) สัตว์กินพืชที่มีรูปแบบการกินอาหารแบบสัตว์กินใบไม้ (browser) มักมีความสูงตัวฟันต่ำ หรือที่เรียกว่าประเภทฟันแบบ brachyodont ขณะที่สัตว์กินพืชที่มีรูปแบบการกินอาหารแบบสัตว์กินหญ้า (grazer) มักมีความสูงตัวฟันสูงหรือที่เรียกว่าประเภทฟันแบบ hypsodont และสัตว์กินใบไม้และหญ้า (mixed feeder) มักมีความสูงตัวฟันปานกลาง หรือที่เรียกว่าประเภทฟันแบบ mesodont (Janis, 1988) ตัวแปรนี้จึงนิยมใช้วิเคราะห์ผลร่วมกับรอยสึกระดับ mesowear เพื่อให้ระบุประเภทอาหารที่กินตลอดช่วงอายุขัยได้ชัดเจนขึ้น

เนื่องด้วยการศึกษาในเวศวิทยาบรรพกาลนั้น เคยมีการศึกษาก่อนหน้าด้วยวิธีการวิเคราะห์ไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน อย่างไรก็ตาม มีงานวิจัยจำนวนหนึ่งที่ใช้วิธีการศึกษาไอโซโทปเสถียรวิเคราะห์ผลร่วมกับรอยสึกบนฟัน เพื่อระบุประเภทรูปแบบการกินอาหารของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่สูญพันธุ์แล้ว และบ่งบอกข้อมูลเกี่ยวกับสภาพแวดล้อมในอดีตได้ครอบคลุมยิ่งขึ้น เห็นได้จากการศึกษาของ (Ramirez-Pedraza et al., 2018) ที่ศึกษารูปแบบการกินอาหารของหมี่ดึกดำบรรพ์โดยใช้วิธีรอยสึกระดับ microwear และไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนและธาตุไนโตรเจน หรือการใช้รอยสึกระดับ microwear ร่วมกับไอโซโทปเสถียรเพื่อระบุอาหารของมนุษย์โบราณสมัยโฮโลซีน (Hernando et al., 2021) นอกเหนือจากสัตว์กินเนื้อและสัตว์กินเนื้อและพืช การอภิปรายผลร่วมจากทั้งสองวิธีนี้ยังใช้ในสัตว์กินพืชเช่นกัน เช่น กวาง (Merceron et al., 2021) ม้าดึกดำบรรพ์ (Hoffman, 2006) หรือศึกษาในซากดึกดำบรรพ์สัตว์กีบหลายชนิดที่ขุดพบในแหล่งขุดค้นแห่งเดียวกัน (Uno et al., 2018) จากที่กล่าวข้างต้น ผู้วิจัยจึงนำรอยสึกบนฟันทั้งสองระดับ คือรอยสึกระดับ mesowear และ microwear ควบคู่กับการศึกษาตัวแปรค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน มาใช้ในการบ่งบอกประเภทอาหาร และรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae นอกจากนี้ผู้วิจัยสามารถนำข้อมูลที่ได้ วิเคราะห์ร่วมกับค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนจากงานวิจัยก่อนหน้า เพื่อบ่งบอกถึงนิเวศวิทยาบรรพกาลของเสียงผาและกวางผา และพิจารณาถึงการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นทางนิเวศวิทยาของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จากอดีตถึงปัจจุบันได้ ซึ่งข้อมูลที่ได้จากการศึกษาครั้งนี้ สามารถนำไปวางแผนเกี่ยวกับการจัดสรรทรัพยากรหรือถิ่นอาศัยของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ให้เหมาะสมยิ่งขึ้น

วัตถุประสงค์

1. ศึกษาวิจัยเกี่ยวกับพันธุกรรมเพื่อป้องกันและบ่งบอกประเภทอาหาร และรูปแบบการกินอาหารของ เลียงผาและกวางผา จากสมัยไพลสโตซีนถึงปัจจุบันของประเทศไทย
2. อนุমানนิเวศวิทยาบรรพกาลของเลียงผาและกวางผาในประเทศไทย จากสมัยไพลสโตซีน ถึงปัจจุบัน

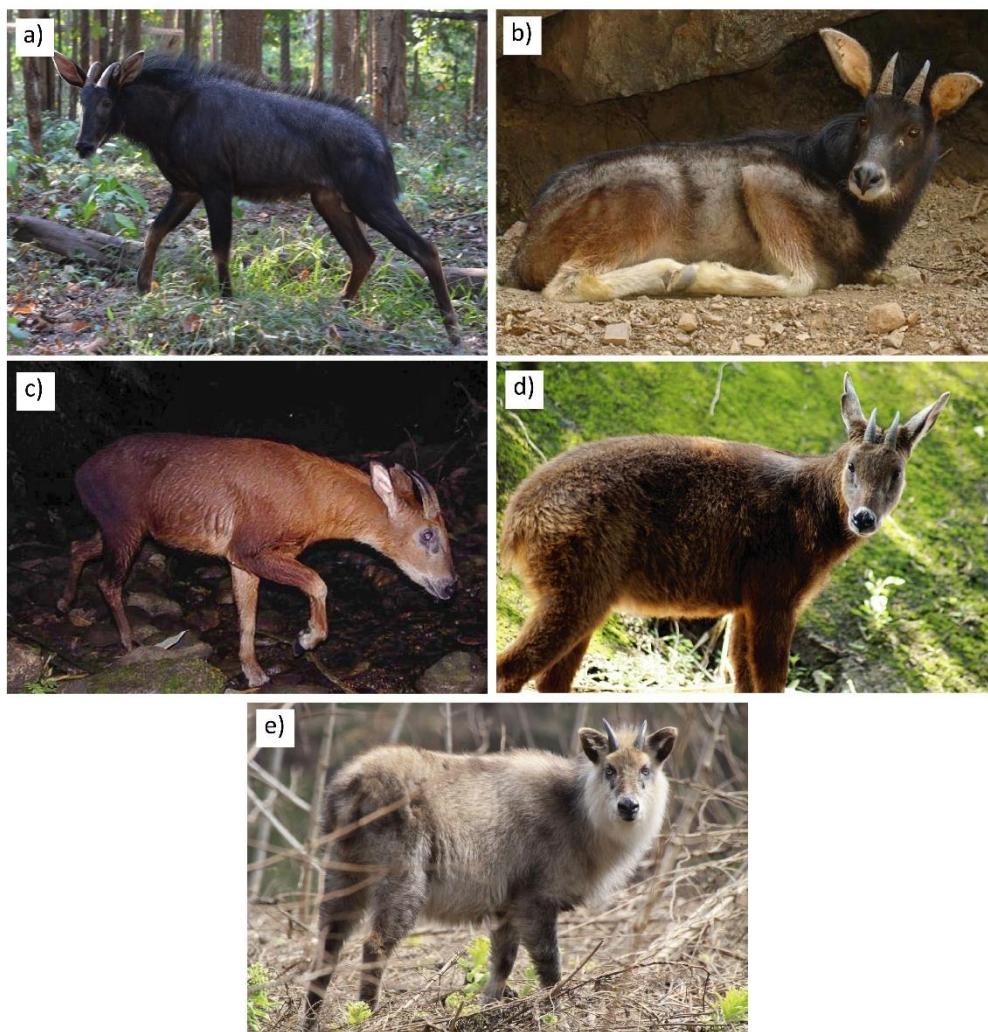


บทที่ 2

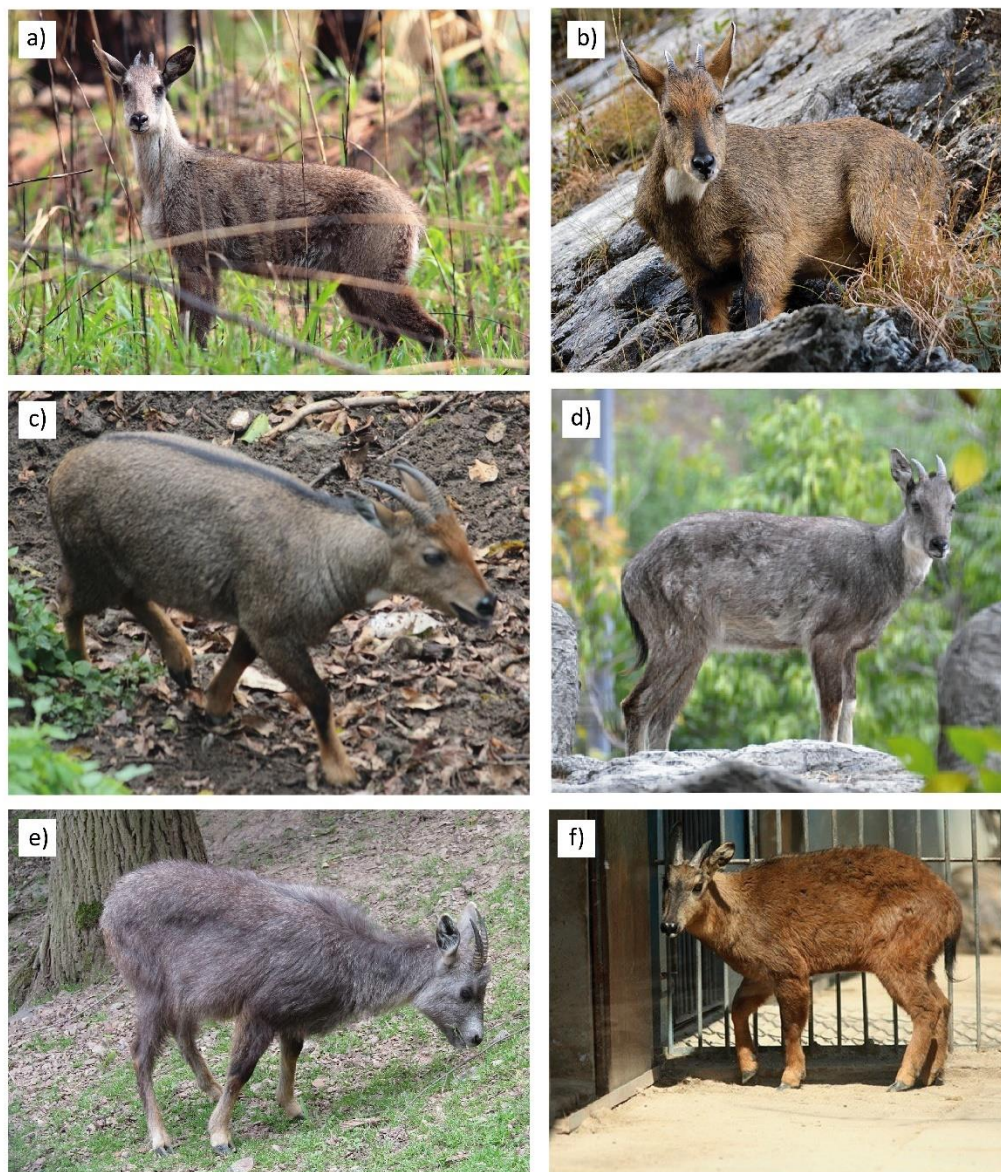
ทบทวนวรรณกรรม

2.1 ข้อมูลพื้นฐานของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae

สัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ประกอบไปด้วยสองสกุล คือ สกุลเลียงผา *Capricornis* และสกุล กวางผา *Naemorhedus* โดยสัตว์ในวงศ์ย่อยนี้มีลักษณะสัณฐานภายนอกคล้ายแพะ มีต่อมกลิ่นอยู่ ระหว่างตากับจมูก (preorbital gland) เขาเรียวแหลมสีดำโค้งงอไปด้านหลัง และปรากฏคลื่นบริเวณ โคนเขาในตัวเต็มวัย หูบางแคบชี้ตรง ขนตามลำตัวหยาบและไม่หนาแน่น หางสั้น และปรากฏรูเปิด ของต่อมกลิ่น (pedal gland) บริเวณด้านหน้าข้อเท้าทั้ง 4 ขา (Lekagul & Mcneely, 1988; Nakasathein, 2017) สัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ปัจจุบันอาศัยที่อยู่ตามพื้นที่สูง ภูเขาหินปูน หน้าผา หรือป่าบนภูเขา ที่มีความสูงจากระดับน้ำทะเลมากกว่า 200 เมตร โดยแต่ละชนิดอยู่อาศัยที่ระดับ ความสูงจากน้ำทะเลแตกต่างกัน (Lekagul & Mcneely, 1988; Duckworth & MacKinnon, 2008; Duckworth et al., 2008a; Duckworth et al., 2008b; Wilson & Mittermeier, 2011) สกุล เลียงผาปัจจุบันมีทั้งหมด 5 ชนิด ได้แก่ เลียงผาใต้ *C. sumatraensis*, เลียงผาหิมาลัย *C. thar*, เลียงผาแดงพม่า *C. rubidus*, เลียงผาไต้หวัน *C. swinhoei*, และเลียงผาญี่ปุ่น *C. crispus* (ภาพที่ 1) สกุลกวางผาสามารถแบ่งออกได้เป็น 6 ชนิด ได้แก่ กวางผาจีน *N. griseus*, กวางผาหิมาลัย *N. goral*, กวางผาหิมาลัยสีเทา *N. bedfordi*, กวางผาพม่า *N. evansi*, กวางผาหางยาว *N. caudatus*, และ กวางผาแดง *N. baileyi* (ภาพที่ 2) โดยอ้างอิงจากลักษณะทางสัณฐานวิทยาภายนอก หลักฐานอนุ ชีววิทยา และการกระจายตัว (Lekagul & Mcneely, 1988; Wilson & Mittermeier, 2011; Nakasathein, 2017; Mori et al., 2019) ซึ่งในงานวิจัยนี้ ผู้วิจัยจัดให้ตัวอย่างเลียงผาทั้งหมดที่พบ ในประเทศไทยเป็นเลียงผาใต้ และกวางผาจำแนกเป็นสองชนิด คือกวางผาจีนและกวางผาหิมาลัย ตามหลักฐานการจัดจำแนกทางอนุกรมวิธานล่าสุดในปัจจุบัน



ภาพที่ 1 ชนิดของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae สกุล Capricornis
 a) เลียงผาใต้ *C. sumatraensis*, b) เลียงผาหิมาลัย *C. thar*, c) เลียงผาพม่า *C. rubidus*,
 d) เลียงผาไต้หวัน *C. swinhoei*, และ e) เลียงผาญี่ปุ่น *C. crispus*



ภาพที่ 2 ชนิดของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae สกุล *Naemorhedus*

a) กวางผาจีน *N. griseus*, b) กวางผาหิมาลัย *N. goral*, c) กวางผาหิมาลัยสีเทา *N. bedfordi*,
d) กวางผาพม่า *N. evansi*, e) กวางผาหางยาว *N. caudatus*, และ f) กวางผาแดง *N. baileyi*

เลียงผาใต้ *Capricornis sumatraensis* (Bechstein, 1799)

เลียงผาใต้มีขนสีขาวตามแนวขอบปากของขากรรไกรล่าง แผงขนคอยาวสีเทาหม่น ขนลำตัวสีดำทึบและขนหน้าแข้งมีสีดำหรือสีแดงสนิมเหล็ก (ภาพที่ 1a) สูง 85-94 เซนติเมตร หนัก 85-120 กิโลกรัม (Nakhasathien, 2017; Wilson and Mittermeier, 2011) เลียงผาใต้มีการกระจายตัวใน

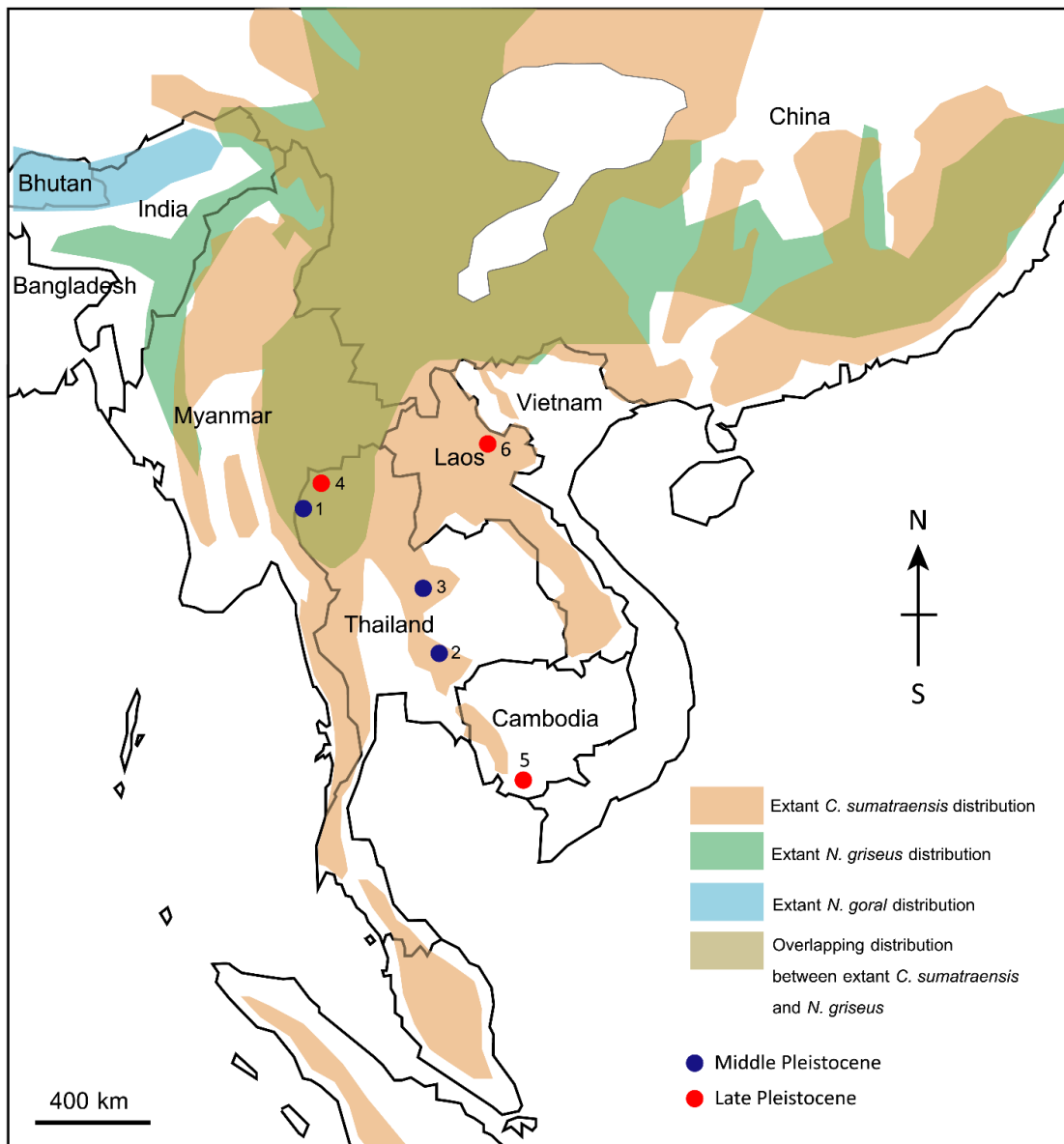
ประเทศไทย ประเทศเมียนมา ประเทศลาว ประเทศเวียดนาม ตอนใต้ของประเทศจีน เกาะสุมาตรา ประเทศอินโดนีเซีย และประเทศมาเลเซีย (ภาพที่ 3) (Chairat, 2007; Duckworth et al., 2008b; Junshum et al., 2011; Nakasathein, 2017) อาศัยอยู่ในป่าได้หลากหลายประเภท เช่น ป่าดิบเขา ป่าดิบแล้ง ป่าเต็งรัง ป่าเบญจพรรณ รวมไปถึงป่าไผ่ (Chairat, 2007) เลียงผาได้อาศัยอยู่ตามเพิงผา ถ้ำ หรือที่ราบสูงบนภูเขาที่ระดับความสูง 200-3,000 เมตร จากระดับน้ำทะเล (Duckworth et al., 2008b) ปัจจุบันจัดสถานะอนุรักษ์เป็นสิ่งมีชีวิตที่เกือบอยู่ในข่ายใกล้การสูญพันธุ์ (vulnerable species – VU) (Duckworth et al., 2008b; Wilson & Mittermeier, 2011)

กวางผาจิน *Naemorhedus griseus* Milne-Edwards, 1871

กวางผาจินมีขนาดเล็กกว่าเลียงผา ขนลำตัวมีสีน้ำตาลอมเทาหรือน้ำตาลอมแดง และขนท้องมักมีสีอ่อนกว่าขนด้านหลังของลำตัว ขนบริเวณแก้ม ใต้คาง แฝงคอ และหน้าอกมีสีขาว ขนหน้าแข้งมีสีขาว (ภาพที่ 2a) มีขนาดลำตัวสูง 50-70 เซนติเมตร หนัก 20-30 กิโลกรัม (Wilson & Mittermeier, 2011; Safoowong, 2015) กวางผาจินมีการกระจายตัวในภาคเหนือและภาคตะวันตกของประเทศไทย ประเทศเมียนมา ตอนเหนือของประเทศอินเดีย และตอนใต้ของประเทศจีน (ภาพที่ 3) (Duckworth et al., 2008a; Buranapim et al., 2014; Safoowong, 2015) โดยปกติมักพบกวางผาอาศัยอยู่ในป่าเต็งรัง ป่าเบญจพรรณ และป่าสน (Buranapim et al., 2014) กวางผาจินอาศัยที่ระดับความสูง 1,400-1,929 เมตร จากระดับน้ำทะเล และมีการรายงานการใช้พื้นที่อาศัยทับซ้อนกับเลียงผาได้ในบางพื้นที่ (Chaiyarat et al., 1999) ปัจจุบันจัดสถานะอนุรักษ์เป็นสิ่งมีชีวิตที่เกือบอยู่ในข่ายใกล้การสูญพันธุ์ (Duckworth et al., 2008a; Wilson & Mittermeier, 2011)

กวางผาหิมาลัย *Naemorhedus goral* (Hardwicke, 1825)

กวางผาหิมาลัยอาจปรากฏสีขนลำตัวสีน้ำตาลปลายดำ หรือขนสีน้ำตาลแกมเทา หรือขนสีเทาซีด มีแผ่นขนสีขาวบริเวณใต้คอ และขนขามีสีน้ำตาลอ่อน (ภาพที่ 2b) ลำตัวสูง 60-71 เซนติเมตร หนัก 35-42 กิโลกรัม (Wilson & Mittermeier, 2011) กวางผาหิมาลัยมีการกระจายตัวตามเทือกเขาหิมาลัย ประเทศภูฏาน ประเทศจีน และตอนเหนือของประเทศอินเดีย (ภาพที่ 3) (Bhattacharya et al., 2012) กวางผาหิมาลัยอาศัยอยู่ทั้งหน้าผาและทุ่งหญ้าบนภูเขาสูง พบได้ในป่าซับอัลไพน์และป่าผลัดใบเขตอบอุ่น ที่ระดับความสูง 900-4,000 เมตร จากระดับน้ำทะเล (Duckworth & MacKinnon, 2008; Bhattacharya et al., 2012) ปัจจุบันมีสถานะอนุรักษ์เป็นสิ่งมีชีวิตที่เกือบอยู่ในข่ายเสี่ยงต่อการสูญพันธุ์ (near threatened – NT) (Duckworth & MacKinnon, 2008; Wilson & Mittermeier, 2011)

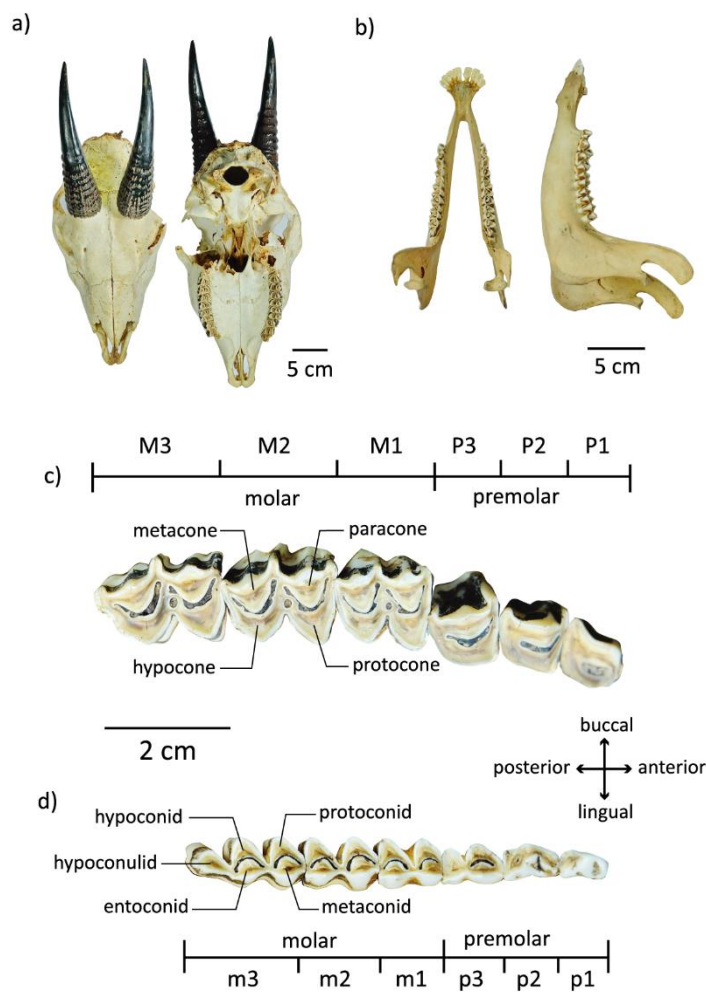


ภาพที่ 3 แผนที่การกระจายตัวของเลียงผาใต้ กวางผาจีน และกวางผาหิมาลัยปัจจุบันในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ภาคตะวันตกของเอเชียใต้ และ จีนตอนใต้ แสดงแหล่งขุดค้นที่กล่าวถึงในบทนำของงานวิจัยนี้

หมายเลขและแถบสี: 1 = ถ้ำผาบ่อง จังหวัดแม่ฮ่องสอน, 2 = บ้านโคกสูง จังหวัดนครราชสีมา, 3 = ถ้ำวิมานนาคินทร์ จังหวัดชัยภูมิ, 4 = เพิงผาถ้ำลอด จังหวัดแม่ฮ่องสอน, 5 = บอห์ ดัมบัง ประเทศกัมพูชา, และ 6 = น้ำลอด ประเทศลาว) แถบสีแสดงการกระจายตัวของเลียงผาและกวางผาปัจจุบัน ปรากฏพื้นที่อาศัยทับซ้อนของเลียงผาใต้และกวางผาจีน

2.2 ลักษณะฟันพื้นฐานของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae

สูตรฟันของเลียงผาและกวางผาเหมือนกับสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae อื่น ๆ คือ $\frac{0}{3} C \frac{0}{1} P \frac{3}{3}$
 $M \frac{3}{3}$ จำนวนฟันรวมทั้งหมด 32 ซี่ ไม่ปรากฏฟันตัดที่ขากรรไกรบน ตำแหน่งดังกล่าวปรากฏแผ่นเคราติน (keratinized pad) เพื่อใช้ในการกินอาหารแทน สำหรับฟันเขี้ยวไม่ปรากฏที่ขากรรไกรบน และฟันเขี้ยวที่ขากรรไกรล่างมีลักษณะแบน ประเภทฟันกรามมีลักษณะภายนอกแบบจันทรเสี้ยว (selenodont teeth) (Berkovitz & Shellis, 2018) ตำแหน่งปุ่มฟันกรามแสดงดังภาพที่ 3



ภาพที่ 4 ตัวอย่างลักษณะสัณฐานภายนอกของหัวกระดูกของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae โดย a) กะโหลกบนของเลียงผาได้ b) กรามล่างของเลียงผาได้ c) ปุ่มฟันกรามบนของเลียงผาได้ และ d) ปุ่มฟันกรามล่างของเลียงผาได้

2.3 แหล่งขุดค้นซากดึกดำบรรพ์

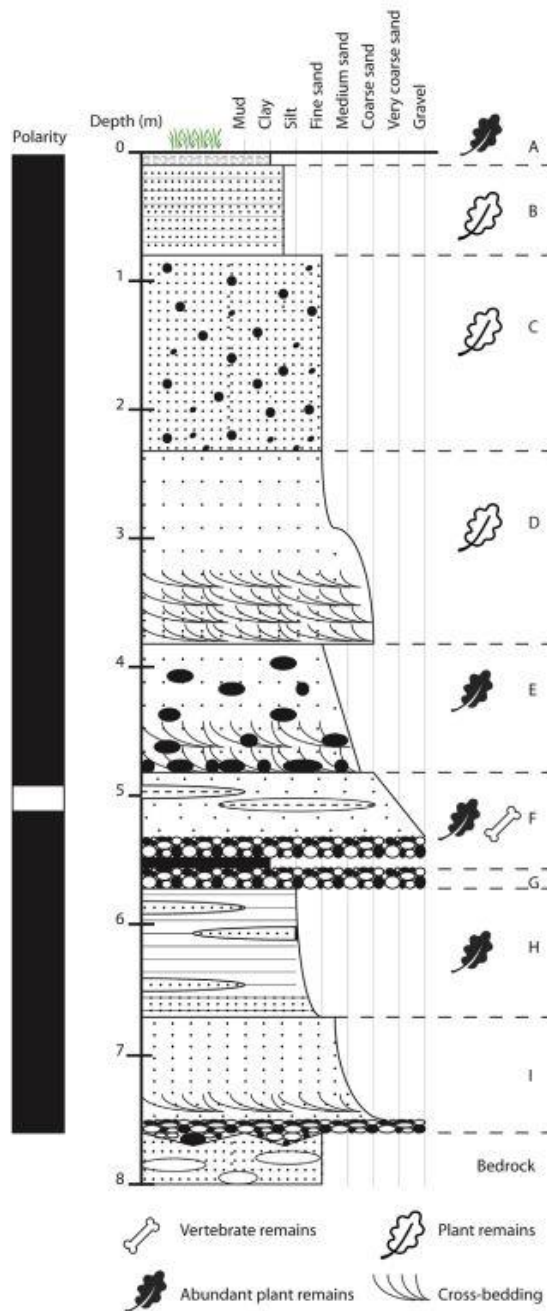
แหล่งขุดค้นทางบรรพชีวินวิทยาที่ค้นพบซากดึกดำบรรพ์เลี้ยงมาและกวางผาในงานวิจัยนี้ มีทั้งหมด 4 แหล่งขุดค้น โดยมีหน่วยอายุทางธรณีกาลช่วงเวลาพันปี (ka) หรือช่วงเวลาก่อนปัจจุบัน (BP) ได้แก่

ถ้ำผาบ่อง (400 - 200 ka)

แหล่งขุดค้นถ้ำผาบ่องตั้งอยู่ที่อำเภอเมือง จังหวัดแม่ฮ่องสอน อายุของแหล่งขุดค้นจัดอยู่ในสมัยไพลสโตซีนตอนกลาง (middle Pleistocene) โดยอ้างอิงอายุจากซากดึกดำบรรพ์ไพรเมตยักษ์สกุล *Gigantopithecus* พบร่วมกับซากดึกดำบรรพ์ไฮยีนา *Crocuta crocuta ultima* (Bocherens et al., 2017; Suraprasit et al., 2020) แหล่งขุดค้นถ้ำผาบ่องตั้งอยู่เหนือภูเขาหินปูนอายุเพอร์เมียนที่ระดับความสูง 280 เมตรจากระดับน้ำทะเลปัจจุบัน สภาพแวดล้อมในอดีตของถ้ำผาบ่องมีลักษณะเป็นพื้นที่ผสมระหว่างป่าทึบและทุ่งหญ้า โดยอ้างอิงจากซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในแหล่งพื้นที่ (Bocherens et al., 2017) ซากดึกดำบรรพ์สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae ที่ขุดค้นพบที่ถ้ำผาบ่อง พบเพียง 1 ชนิด คือ กวางผาหิมาลัย โดยก่อนหน้าถูกจัดเป็นสกุล *Capricornis* (Suraprasit et al., 2016; Wattanapituksakul et al., 2018)

บ้านโคกสูง (217 ka หรือ 130 ka)

บ่อทรายบ้านโคกสูงตั้งอยู่ที่อำเภอเมือง จังหวัดนครราชสีมา แหล่งขุดค้นมีอายุอยู่ในสมัยไพลสโตซีนตอนกลาง โดยอ้างอิงอายุจากวิธีกำหนดอายุสัมบูรณ์ด้วยการสั่นพ้องของสปินอิเล็กตรอนของยูเรเนียม (US-ESR dating) (Duval et al., 2019) และจากซากดึกดำบรรพ์ดัชนีสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมไฮยีนาลายจุด (Suraprasit et al., 2015) แหล่งขุดค้นโคกสูงตั้งอยู่เหนือระดับน้ำทะเลที่ 150 เมตร ภายในบ่อทรายมีการตกตะกอนร่วนซุยของตะกอนน้ำพาในยุคควอเทอร์นารี (Quaternary alluvial sediments) โดยซากดึกดำบรรพ์ถูกขุดค้นพบที่ชั้นตะกอนทรายสีเทาเข้ม ที่ระดับความลึก 5-8 เมตรจากผิวดิน (ภาพที่ 5) (Suraprasit et al., 2015) ซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์และพืชที่ขุดพบที่บ้านโคกสูง บ่งบอกสภาพแวดล้อมในอดีตเป็นป่าดิบแล้ง ปะปนกับป่าเบญจพรรณ มีการกระจายของทุ่งหญ้ากว้างกว่าปัจจุบัน และสภาพภูมิอากาศปรากฏหลักฐานฝนตกหนัก (Duangkrayom et al., 2014; Suraprasit et al., 2018) สำหรับสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae มีเพียงซากดึกดำบรรพ์เลี้ยงมาใต้ ที่ขุดค้นพบที่แหล่งซากดึกดำบรรพ์บ้านโคกสูงเพียง 4 ชิ้น (Suraprasit et al., 2016)

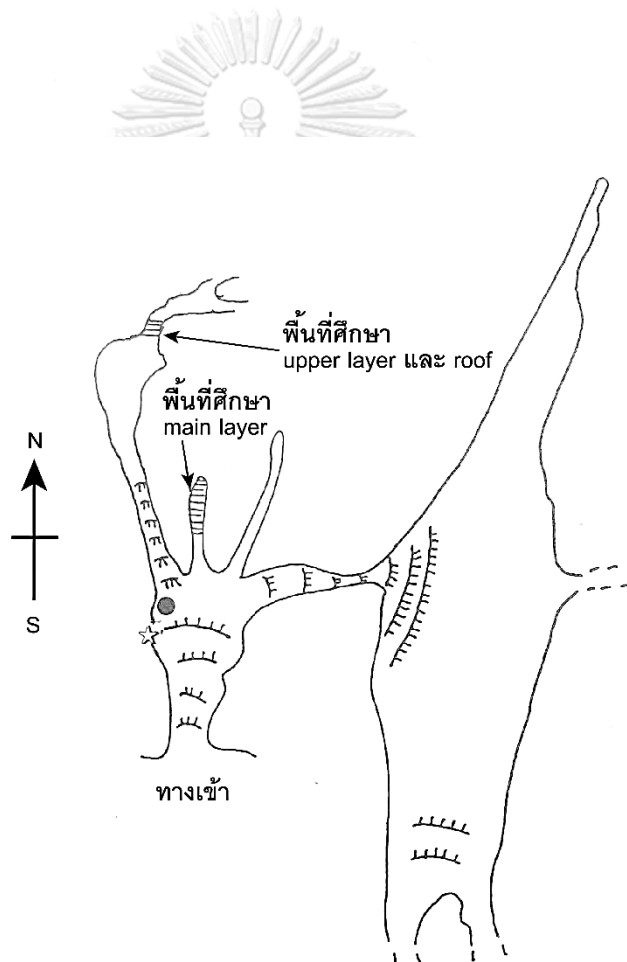


ภาพที่ 5 ลำดับชั้นตะกอนของแหล่งขุดค้นบ้านโคกสูง ภาพจาก Suraprasit et al. (2015)

ถ้ำวิมานนาคินทร์ (>169 ka)

ถ้ำวิมานนาคินทร์ตั้งอยู่ที่อำเภอคอนสาร จังหวัดชัยภูมิ อายุแหล่งขุดค้นจัดอยู่ในสมัยไพลสโตซีนตอนกลาง อ้างอิงอายุจากการกำหนดอายุสัมบูรณ์ด้วยวิธียูเรเนียม (U-series dating; Esposito et al., 1998, 2002) และซากดึกดำบรรพ์ดัชนีสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่พบในแหล่งขุดค้น (Tougaard, 1998, 2001; Suraprasit et al., 2021a) ถ้ำวิมานนาคินทร์สูงจากระดับน้ำทะเล 500 เมตร

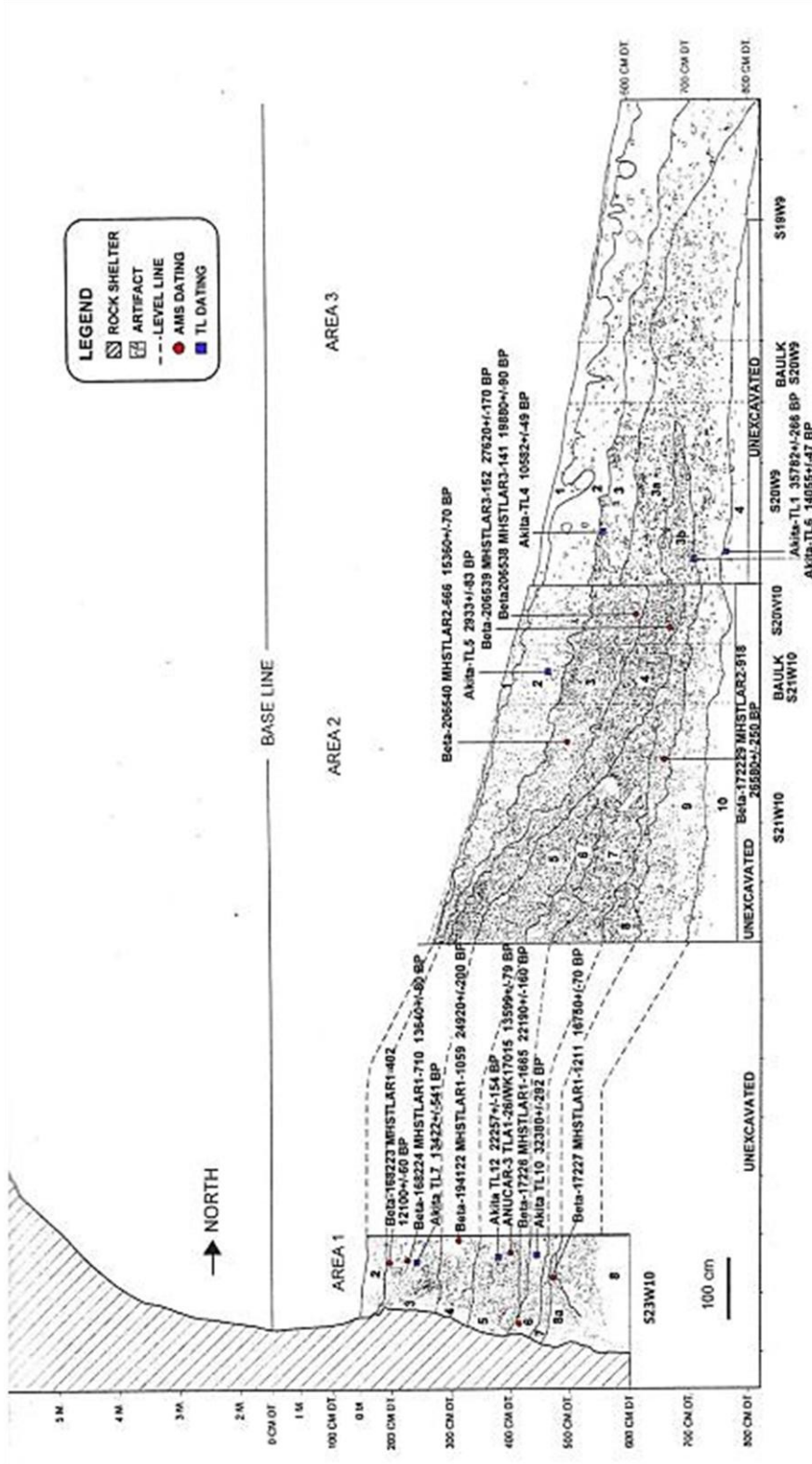
โครงสร้างถ้ำเป็นหินปูนอายุยุคเพอร์เมียน ภายในถ้ำปรากฏหินงอกที่ถูกปกคลุมด้วยตะกอนดินเหนียวสีแดง พื้นที่ศึกษาภายในถ้ำสามารถแบ่งได้เป็น 3 บริเวณ ได้แก่ main layer, upper layer, และ roof (ภาพที่ 6) โดย main layer เป็นชั้นที่ปรากฏซากดึกดำบรรพ์มากที่สุด (Chaimanee, 1998) สภาพแวดล้อมในอดีตของแหล่งขุดค้นโดยอ้างอิงจากสัตว์เลื้อยลูกด้วยนมขนาดเล็ก บ่งบอกลักษณะป่าดิบชื้นที่บทรกด้วยป่าไผ่ (Chaimanee, 1998) หรือจากการวิเคราะห์ค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนในสารเคลือบฟันสัตว์พบว่า สัตว์เลื้อยลูกด้วยนมขนาดใหญ่อาศัยอยู่พื้นที่ผสมระหว่างทุ่งหญ้าและป่าทึบ (Pushkina et al., 2010) สัตว์เลื้อยลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae ที่ขุดค้นพบในแหล่งนี้มีทั้งหมด 2 ชนิด ได้แก่ เลียงผาไต้หวัน และกวางผาหิมาลัย (Tougard, 1998, 2001; Suraprasit et al., 2021a)



ภาพที่ 6 แผนที่แหล่งขุดค้นถ้ำวิมานนาคินท์ แสดงพื้นที่ศึกษาทั้ง 3 บริเวณ ได้แก่ main layer, upper layer, และ roof ดัดแปลงจาก Chaimanee (1998)

เพิงผาถ้ำลอด (32,380 - 12,100 BP)

แหล่งขุดค้นเพิงผาถ้ำลอดตั้งอยู่อำเภอบางมะผ้า จังหวัดแม่ฮ่องสอน อายุแหล่งขุดค้นจัดอยู่ในสมัยไพลสโตซีนตอนปลาย (late Pleistocene) โดยอ้างอิงอายุจากการวิเคราะห์อายุด้วยธาตุกัมมันตรังสีคาร์บอน-14 ในซากดึกดำบรรพ์ดัชนีหอยน้ำจืดผาเดียว *Margaritanopsis laosensis* (Marwick & Gagan, 2011) ความสูงของแหล่งขุดค้นอยู่ที่ 640 เมตรจากระดับน้ำทะเล โครงสร้างถ้ำเป็นเพิงผาหินปูนยุคเพอร์เมียน สามารถแบ่งพื้นที่ขุดค้นออกเป็น 3 แห่ง ได้แก่ พื้นที่ขุดค้นที่ 1, 2, และ 3 (Khao khiew, 2004; Shoocongdej et al., 2007) ตัวอย่างซากดึกดำบรรพ์ในงานวิจัยนี้ทั้งหมดมาจากพื้นที่ขุดค้นที่ 1 โดยพื้นที่นี้สามารถแบ่งชั้นตะกอนออกเป็น 10 ชั้นย่อย (ภาพที่ 7) และปรากฏหลักฐานทางโบราณคดีของมนุษย์ร่วมด้วย (Khao khiew, 2004; Shoocongdej, 2006; Shoocongdej et al., 2007) สภาพแวดล้อมในอดีตของเพิงผาถ้ำลอดมีลักษณะหลากหลาย มีทั้งป่าเบญจพรรณ ป่าเต็งรัง ป่าดิบเขา และป่าไผ่ โดยอ้างอิงจากการศึกษาซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (Wattanapituksakul, 2006) และจากการศึกษาวิเคราะห์ไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนในสารเคลือบฟันสัตว์โดย Suraprasit et al. (2021b) พบว่าบริเวณเพิงผาถ้ำลอดในอดีตมีสภาพแวดล้อมแบบทุ่งหญ้าสะวันนา แหล่งขุดค้นนี้เป็นแหล่งเดียวในงานวิจัยที่ปรากฏซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ทั้ง 3 ชนิด ทั้งเลี้ยงผาใต้ กวางผาจีน และกวางผาหิมาลัย (Wattanapituksakul et al., 2018)



ภาพที่ 7 ลำดับชั้นตะกอนของแหล่งขุดค้นเพิงผาถ้ำลอด แบ่งพื้นที่ขุดค้นได้เป็น 3 แห่ง ได้แก่ แหล่งขุดค้นที่ 1, 2, และ 3 ภาพจาก Shoocongdej et al. (2007)

2.4 ค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน (Hypsodonty index)

ค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน หรือ Hypsodonty index (HI) จัดเป็นตัวแปรทางสัณฐานวิทยาประเภทหนึ่งที่สามารถใช้บ่งบอกประเภทอาหาร รูปแบบการกินอาหาร และสภาพแวดล้อมที่อยู่อาศัยของสัตว์เคี้ยวเอื้องได้ (Mendoza & Palmqvist, 2007; Damuth & Janis, 2011; Kaiser et al., 2013) วัดขนาดจากฟันกรามล่างซี่ที่ 3 (m3) เนื่องจากเป็นฟันซี่ที่มีความสูงของตัวฟันที่หลงเหลืออยู่สูงที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับฟันกรามซี่อื่น (Janis, 1988) ค่า HI คำนวณได้จากความสูงของฟันกรามล่างซี่ที่ 3 โดยไม่รวมรากฟัน หารด้วยความกว้างของฟันกรามล่างซี่ที่ 3 (Janis, 1988) สัตว์เคี้ยวเอื้องที่มีค่า HI สูง จะมีแนวโน้มการกินหญ้า หรือกินอาหารที่มีการปนเปื้อนของเศษฝุ่นและทรายจากสภาพแวดล้อม มากกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินใบไม้เป็นอาหารหลัก (Janis, 1988; Mendoza & Palmqvist, 2007) หรืออาจกล่าวโดยนัยได้ว่า สัตว์เคี้ยวเอื้องที่อยู่อาศัยในทุ่งหญ้าเปิดที่กินอาหารประเภทหญ้าเป็นหลัก มีโอกาสกินอาหารที่ปนเปื้อนฝุ่นและทรายในอาหารค่อนข้างมาก มักมีค่า HI สูงกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องที่อาศัยในป่าทึบที่กินอาหารประเภทใบไม้เป็นอาหารหลัก ซึ่งปริมาณฝุ่นและทรายปนเปื้อนในสภาพแวดล้อมน้อยกว่า (Janis, 1988; Mendoza & Palmqvist, 2007)

2.5 รอยสึกระดับ mesowear

รอยสึกระดับ mesowear ใช้ในการพิจารณาอาหารที่สัตว์เคี้ยวเอื้องกินในช่วงเวลาหลักเดือนจนถึงตลอดชีวิต (Fortelius & Solounias, 2000; Ackermans, 2020) รอยสึกระดับ mesowear จัดเป็นลักษณะทางสัณฐานวิทยาภายนอกของปุ่มฟัน สามารถสังเกตได้ด้วยตาเปล่า รอยสึกบนฟันในระดับนี้จะเกิดขึ้นได้จาก 2 กรณี ได้แก่ รอยสึกที่เกิดขึ้นจากฟันสัมผัสฟัน (attrition, tooth to tooth contact) หรือรอยสึกที่เกิดจากฟันสัมผัสกับอาหาร (abrasion, tooth to food contact) โดยรอยสึกที่เกิดขึ้นจากการกินอาหาร ส่งผลให้สัณฐานวิทยาภายนอกของฟันเปลี่ยนแปลงไป การศึกษารอยสึกระดับ mesowear พิจารณาการเปลี่ยนแปลงลักษณะของปุ่มฟัน ทั้งความสูงของปุ่มฟัน (occlusal relief, OR) และรูปร่างปุ่มฟัน (cusp shape, CS)

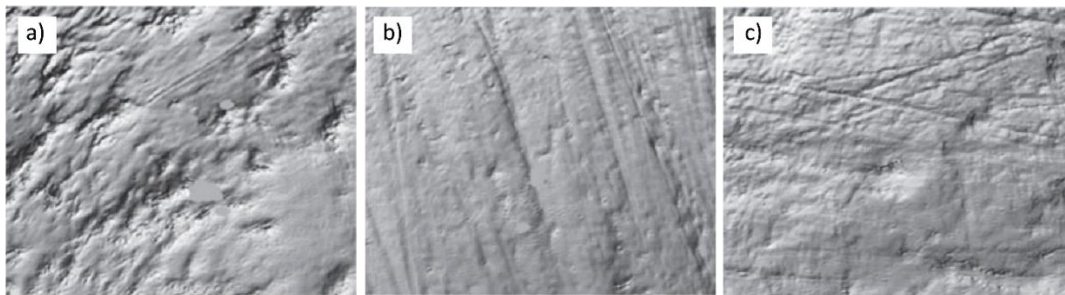
รอยสึกระดับ mesowear สามารถแบ่งได้อีกหลายประเภท เพื่อให้มีความแม่นยำมากขึ้น และเหมาะสมกับกลุ่มประเภทสัตว์ที่ศึกษามากที่สุด โดยในงานวิจัยนี้ได้ศึกษาทั้งหมด 2 วิธี ที่เหมาะสมกับการศึกษาสัตว์ในวงศ์ Bovidae ได้แก่ 1) รอยสึกระดับ mesowear I จัดเป็นวิธีแรกเริ่มในการศึกษา Fortelius and Solounias (2000) โดยพิจารณาจากความสูงปุ่มฟันและความแหลมของปุ่มฟัน และนำลักษณะที่ได้ คิดเป็นร้อยละของปุ่มฟันลักษณะดังกล่าวต่อปุ่มฟันทั้งหมด (รายละเอียดร้อยละของปุ่มฟัน แสดงในบทที่ 3) และ 2) รอยสึกระดับ mesowear II พัฒนาขึ้นจากวิธี mesowear I เพื่อให้มีความแม่นยำมากขึ้น กล่าวคือตัวแปรความสูงปุ่มฟันและรูปร่างปุ่มฟัน พิจารณาเป็นตัวแปรเดียวที่เรียกว่า Mesowear score (MS) โดยสัตว์เคี้ยวเอื้องแต่ละกลุ่มจะมีมาตรา

ตัวเลขที่แตกต่างกัน (Rivals & Semprebon, 2006; Mihlbachler et al., 2010; Kaiser et al., 2013) สำหรับงานวิจัยนี้ ยึดมาตรา MS จากงานวิจัย Kaiser et al. (2013) รายละเอียดของมาตรา แสดงในบทที่ 3

2.6 รอยสึกระดับ microwear

รอยสึกระดับ microwear จัดเป็นรอยสึกระดับจุลภาคที่ไม่สามารถมองเห็นด้วยตาเปล่า ปรากฏบนพื้นผิวของสารเคลือบฟัน บ่งบอกถึงการกินอาหารในช่วงเวลาหลังเสียชีวิตจนถึงหลักเดือน (Teaford & Oyen, 1989; Winkler & Kaiser, 2011; Teaford et al., 2017) โดยทั่วไปรอยสึก ระดับ microwear สามารถแบ่งได้เป็น 2 ประเภทหลัก คือรอยสึกแบบหลุม (pit) และรอยสึกแบบขีด (scratch) รอยสึกแบบหลุมมักเกิดขึ้นจากการกินอาหารจำพวกใบไม้ กิ่งไม้ หรือผลไม้ ขณะที่รอยสึกแบบขีดมักปรากฏขึ้นจากการกินอาหารจำพวกหญ้า (ภาพที่ 8) เนื่องด้วยลักษณะและ องค์ประกอบของเส้นใยในพืช ทำให้ปรากฏรอยสึกระดับจุลภาคแตกต่างกัน (Solounias & Semprebon, 2002; Merceron et al., 2014)

ในแรกเริ่ม รอยสึกระดับ microwear เก็บข้อมูลโดยการนับจำนวนและวัดขนาดรอยสึกแบบ หลุมและขีด และนำไปคำนวณเป็นร้อยละรอยสึกลักษณะต่าง ๆ อย่างไรก็ตาม วิธีการนี้อาจเกิดความ คลาดเคลื่อนได้สูง ทำให้วิธีการศึกษารอยสึกระดับ microwear มีการพัฒนาโดยใช้กล้องจุลทรรศน์ แบบคอนโฟคอล (confocal microscope) เพื่อใช้ในการศึกษาพื้นผิวของรอยสึก ด้วยวิธี scale sensitive fractal analysis (SSFA) (Ungar et al., 2003; Scott et al., 2006) และคำนวณเป็นตัว แปรเฉพาะทาง โดยวิธีการนี้สามารถลดความคลาดเคลื่อนจากการวัดได้ ตัวแปรหลักที่ใช้สำหรับวิจัย สัตว์เคี้ยวเอื้อง เช่น ค่าความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว (area-scale fractal complexity, Asfc), ค่า ความเป็นระเบียบของรอยสึกบนพื้นผิว (exact proportion of length-scale anisotropy of relief, epLsar), ค่าความไม่สม่ำเสมอของสภาพพื้นผิว (heterogeneity of area-scale fractal complexity, HAsfc), และ ค่าเติมเต็มพื้นที่ผิวสมมติ (textural fill volume, Tfv) รายละเอียดของ ตัวแปรและขั้นตอนการศึกษาแสดงในบทที่ 3 โดยตัวแปรเหล่านี้สามารถบ่งบอกถึงประเภทอาหาร รูปแบบการกินอาหาร นอกจากนี้ยังสามารถบ่งชี้ถึงการใช้พื้นที่อาศัยทับซ้อนในทางนิเวศวิทยา (niche partitioning) ในสิ่งมีชีวิตต่างชนิด และความแตกต่างของการกินอาหารระหว่างช่วงอายุและ เพศได้ (Merceron et al., 2010; Merceron et al., 2014)



ภาพที่ 8 ตัวอย่างรอยสึกระดับ microwear ของสัตว์เคี้ยวเอื้องที่เกิดขึ้น

เปรียบเทียบแต่ละประเภทของอาหารที่กิน

a) สัตว์กินใบไม้ b) สัตว์กินหญ้า และ c) สัตว์กินใบไม้และหญ้า ภาพจาก Scott (2012)

2.7 รูปแบบการกินอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง

รูปแบบการกินอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้องสามารถแบ่งได้เป็นหลายประเภท โดยพิจารณาจากสัดส่วนของใบไม้และหญ้าที่สัตว์เคี้ยวเอื้องกินตลอดปี สามารถแบ่งได้เป็น 3 ประเภท ได้แก่ สัตว์กินใบไม้ (browser) ที่มีสัดส่วนอาหารที่กินเป็นใบไม้ร้อยละมากกว่าหรือเท่ากับ 90 และหญ้าร้อยละน้อยกว่าหรือเท่ากับ 10 สัตว์กินหญ้า (grazer) มีสัดส่วนอาหารที่กินเป็นใบไม้ร้อยละน้อยกว่าหรือเท่ากับ 10 และหญ้าร้อยละมากกว่าหรือเท่ากับ 90 สำหรับสัตว์กินใบไม้และหญ้า (mixed feeder) กินใบไม้และหญ้าวอยู่ระหว่างร้อยละ 20-80 (Hofmann & Steward, 1972; Janis, 1988; Fortelius & Solounias, 2000)

อาหารที่แตกต่างกัน ส่งผลให้เกิดรอยสึกบนฟันแตกต่างกัน เนื่องด้วยลักษณะเส้นใยพืชที่แตกต่างกัน ในรอยสึกระดับ mesowear พบว่าหากสัตว์เคี้ยวเอื้องกินหญ้าเป็นอาหารหลัก มักมีแนวโน้มของปุ่มฟันที่ต่ำและทุ่ มากกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินใบไม้เป็นอาหารหลัก (Fortelius & Solounias, 2000) และสำหรับรอยสึกระดับ microwear สัตว์กินใบไม้มักปรากฏรอยสึกแบบหลุมมากกว่ารอยสึกแบบขีด ขณะที่สัตว์กินหญ้ามักปรากฏรอยสึกแบบขีดมากกว่ารอยสึกแบบหลุม (Solounias & Semprebon, 2002; Winkler & Kaiser, 2011; DeSantis, 2016) และส่งผลให้ตัวแปรที่เกี่ยวข้องกับรอยสึกระดับ microwear มีค่าแตกต่างกัน ซึ่งกล่าวโดยละเอียดในบทที่ 3

บทที่ 3 วิธีการศึกษา

3.1 ตัวอย่างฟันเพื่อการศึกษา

ตัวอย่างฟันกรามซากดึกดำบรรพ์เลี้ยงผาใต้จำนวน 19 ตัวอย่าง กวางผาจีนจำนวน 22 ตัวอย่าง และกวางผาหิมาลัยจำนวน 22 ตัวอย่าง รวมทั้งหมด 63 ชิ้น จากแหล่งขุดค้นทางบรรพชีวินทั้งหมด 4 แห่ง ได้แก่ ถ้ำผาบ่อง จังหวัดแม่ฮ่องสอน, โคนสูง จังหวัดนครราชสีมา, ถ้ำวิมานนาคินทร์ จังหวัดชัยภูมิ และเพิงผาถ้ำลอด จังหวัดแม่ฮ่องสอน โดยแหล่งขุดค้นถ้ำผาบ่องมีอายุทางบรรพชีวินวิทยามากที่สุด และเพิงผาถ้ำลอดมีอายุทางบรรพชีวินวิทยาน้อยที่สุด (ตารางที่ 1) ข้อมูลโดยละเอียดของแต่ละแหล่งขุดค้น แสดงดังบทที่ 2

ตัวอย่างฟันกรามปัจจุบันของเลี้ยงผาใต้จำนวน 22 ตัวอย่าง กวางผาจีนจำนวน 12 ตัวอย่าง และกวางผาหิมาลัยจำนวน 5 ตัวอย่าง รวมทั้งหมด 39 ชิ้น ได้รับความอนุเคราะห์ตัวอย่างและข้อมูลจากพิพิธภัณฑ์และเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าทั้งหมด 10 แห่ง ได้แก่ สถานีวิจัยสัตว์ป่าเขานางรำ เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าห้วยขาแข้ง จังหวัดอุทัยธานี (KNR), สถานีเพาะเลี้ยงสัตว์ป่าอมก๋อย เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าอมก๋อย จังหวัดเชียงใหม่ (OK), พิพิธภัณฑ์สถานธรรมชาติวิทยา จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย (CUMNH), พิพิธภัณฑ์สัตววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ (ZMKU), พิพิธภัณฑ์ป่าไม้ คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ (FMKU), พิพิธภัณฑ์ธรรมชาติวิทยา องค์การพิพิธภัณฑ์วิทยาศาสตร์แห่งชาติ (NSM), Natural History Museum London สหราชอาณาจักร (BM), Naturhistorisches Museum Basel ประเทศสวิตเซอร์แลนด์ (NMB), Muséum National d'Histoire Naturelle ประเทศฝรั่งเศส (MNHN), และ Zoologische Staatssammlung Munchen ประเทศเยอรมนี (ZSM) (ตารางที่ 2) หมายเลขทะเบียนตัวอย่างจากพิพิธภัณฑ์ (accession number) และรหัสตัวอย่างที่ใช้ในการศึกษาครั้งนี้ แสดงในภาคผนวก ก โดยตัวอย่างเลี้ยงผาและกวางผาที่มาจากสวนสัตว์จะไม่ถูกนำมาวิจัย และการศึกษาครั้งนี้ได้รับอนุมัติให้ใช้ตัวอย่างสัตว์ป่าจากกรมอุทยานสัตว์ป่าและพันธุ์พืช ตามเอกสารหมายเลข 0907.4/6178

3.2 บันทึกภาพตัวอย่างและวัดขนาดฟัน

ตัวอย่างเลี้ยงผาและกวางผาที่ใช้สำหรับศึกษา บันทึกภาพด้วยกล้อง Fujifilm X-A2 ความละเอียด 16 เมกะพิกเซล ขึ้นตอนวัดขนาดฟัน ผู้วิจัยวัดความกว้างฟัน โดยวัดจากปุ่มฟันโปรโตโคนิด (protoconid) ถึงปุ่มฟันเอนโตโคนิด (entoconid) ความยาวฟันโดยวัดจากส่วนที่ยาวที่สุดของตัวฟัน จากด้านหน้าฟันไปด้านหลังฟัน และความสูงของตัวฟันโดยไม่รวมรากฟัน (ภาพที่ 9) สำหรับขนาดของฟันกรامل่างซี่ที่สาม ขนาดฟันที่วัดได้ จะนำไปคำนวณค่าดัชนีความสูงของตัวฟันต่อไป

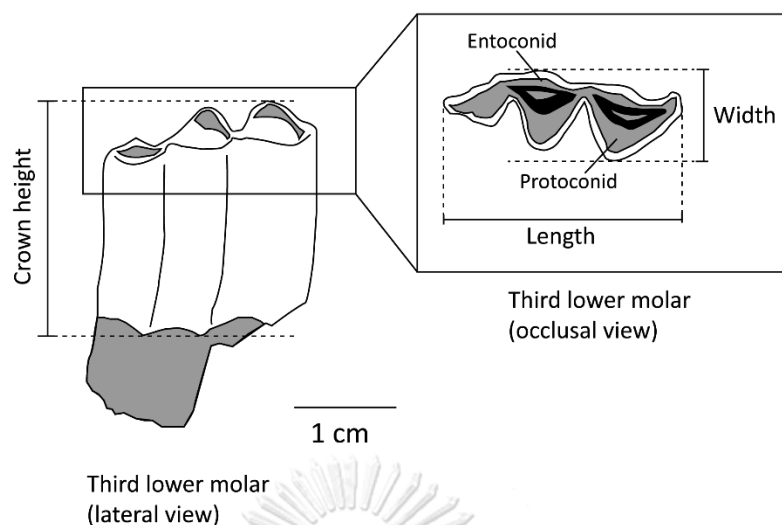
ตารางที่ 1 รายละเอียดโดยสรุปของแหล่งขุดค้นทางบรรพชีวินวิทยาและจำนวนซากดึกดำบรรพ์ในงานวิจัยนี้

แหล่งขุดค้น	อายุ (ka)	ความสูงจากระดับน้ำทะเล (เมตร)	จำนวนซากดึกดำบรรพ์ (ในงานวิจัยนี้)	แหล่งอ้างอิง
ถ้ำผาป้อง	400 – 200, middle Pleistocene	280	กวางผาหิมาลัย (n = 10)	Bocherens et al. (2017)
โคกสูง	217 or 130 middle Pleistocene	150	เสียงผาใต้ (n = 2)	Suraprasit et al. (2015, 2016); Duval et al. (2019)
ถ้ำวิมานนาคินทร์	>169 middle Pleistocene	500	เสียงผาใต้ (n = 10) กวางผาหิมาลัย (n = 4)	Esposito et al. (1998, 2002); Tougard (1998, 2001); Suraprasit et al. (2021a)
เพิงผาถ้ำลอด	32 – 12 late Pleistocene	640	เสียงผาใต้ (n = 7) กวางผาจีน (n = 22) กวางผาหิมาลัย (n = 8)	Shoocongdej et al. (2007); Marwick and Gagan (2011); Wattanapituksakul et al. (2018); Suraprasit et al. (2021b)

ตารางที่ 2 แหล่งที่มาของตัวอย่างปัจจุบันในงานวิจัยนี้จากพิพิธภัณฑ์และเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่า

แหล่งที่มา	ความสูงจากระดับน้ำทะเล (เมตร)	จำนวนซากดึกดำบรรพ์ (ในงานวิจัยนี้)
พิพิธภัณฑ์สถานธรรมชาติวิทยา จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย (CUMNH)	-	เลียงผาใต้ (n = 3)
สถานีวิจัยสัตว์ป่าเขานางรำ (KNR)	200-1000	เลียงผาใต้ (n = 5)
สถานีเพาะเลี้ยงสัตว์ป่าอมก๋อย (OK)	200-1929	กวางผาจีน (n = 3)
พิพิธภัณฑ์สัตววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ (ZMKU)	-	เลียงผาใต้ (n = 3)
พิพิธภัณฑ์ป่าไม้ คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ (FMKU)	-	เลียงผาใต้ (n = 2)
พิพิธภัณฑ์ธรรมชาติวิทยา องค์การพิพิธภัณฑ์วิทยาศาสตร์แห่งชาติ (NSM)	-	เลียงผาใต้ (n = 7)
Natural History Museum London สหราชอาณาจักร (BM)	-	กวางผาจีน (n = 7)
Naturhistorisches Museum Basel ประเทศสวิตเซอร์แลนด์ (NMB)	-	กวางผาหิมาลัย (n = 1)
Muséum National d'Histoire Naturelle ประเทศฝรั่งเศส (MNHN)	-	กวางผาจีน (n = 1)
Zoologische Staatssammlung Munchen ประเทศเยอรมนี (ZSM)	-	เลียงผาใต้ (n = 2) กวางผาจีน (n = 1) กวางผาหิมาลัย (n = 4)





ภาพที่ 9 วิธีวัดขนาดฟันสำหรับสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae อ้างอิงเกณฑ์การวัดจาก Janis (1988)

3.3 ศึกษาตัวแปรดัชนีความสูงของตัวฟัน

ตัวอย่างซากดึกดำบรรพ์เลี้ยงผาใต้ไพลสโตซีนจำนวน 6 ชั้น กวางผาจีนไพลสโตซีนจำนวน 7 ชั้น และกวางผาหิมาลัยไพลสโตซีนจำนวน 6 ชั้น สามารถนำมาศึกษาค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน (HI) ได้ สำหรับตัวอย่างเลี้ยงผาและกวางผาปัจจุบัน เนื่องจากข้อจำกัดของลักษณะฟันที่ฝังอยู่ในกราม ทำให้การวัดตัวฟันจึงไม่สามารถวัดค่าความสูงที่แท้จริงได้ จึงนำค่า HI จากซากดึกดำบรรพ์ชนิดนั้น ๆ เป็นค่าตัวแทนของแต่ละชนิดปัจจุบัน

ค่า HI พิจารณาจากความสูงของฟันกรามล่างซี่ที่ 3 ไม่รวมรากฟัน หารด้วยความกว้างของฟันกรามล่างซี่ที่ 3 (Janis, 1988) (ขนาดของฟันที่วัดได้จากตัวอย่างศึกษาในงานวิจัยนี้ แสดงในภาคผนวก ข) ค่า HI ที่ได้บ่งบอกถึงประเภทอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง โดยอิงตามเกณฑ์ของ Janis (1988) และ Damuth and Janis (2011) โดยไม่พิจารณาสัตว์กินพืชทั้งหมด 5 กลุ่ม คือ equids เนื่องจากมีความสูงของตัวฟันที่สูงกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องชนิดอื่นอย่างมาก, hyracoidea เนื่องจากมีอัตราการเผาผลาญอาหารที่ต่ำกว่าสัตว์กินพืชทั่วไป ซึ่งเกี่ยวข้องกับอัตราการสึกของฟัน, proboscideans เนื่องจากมีลักษณะฟันแบบพิเศษต่างจากสัตว์กินพืชชนิดอื่น, cephalophines และ neotragini เนื่องจากเป็นสัตว์เคี้ยวเอื้องขนาดเล็กที่มีความสูงตัวฟันไม่สัมพันธ์กับอัตราการสึกของฟันตลอดชีวิต (ตารางที่ 3) ค่า HI จะมีค่าสูงมากขึ้นในสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินหญ้าเป็นอาหารหลัก หรือกินอาหารที่มีส่วนประกอบปนเปื้อนฝุ่นหรือทรายจากสภาพแวดล้อม หรือหมายถึงสัตว์เคี้ยวเอื้องที่อาศัยในพื้นที่เปิด เช่น ทุ่งหญ้า จะมีค่า HI สูงกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินอาหารประเภทเดียวกันในพื้นที่ปิด เช่น ป่าทึบ (Janis, 1988; Mendoza & Palmqvist, 2007; Damuth & Janis, 2011; Kaiser et al.,

2013) ดังนั้นค่า HI จึงมักนำมาวิเคราะห์อาหาร ร่วมกับการศึกษารอยสีกะดပ် mesowear เพื่อวิเคราะห์ผลได้แม่นยำขึ้น

ตารางที่ 3 เกณฑ์ Hypsodonty index ที่ใช้บ่งบอกประเภทอาหารของสัตว์เคี้ยวเอื้อง อ้างอิงจาก Janis (1988) และ Damuth and Janis (2011)

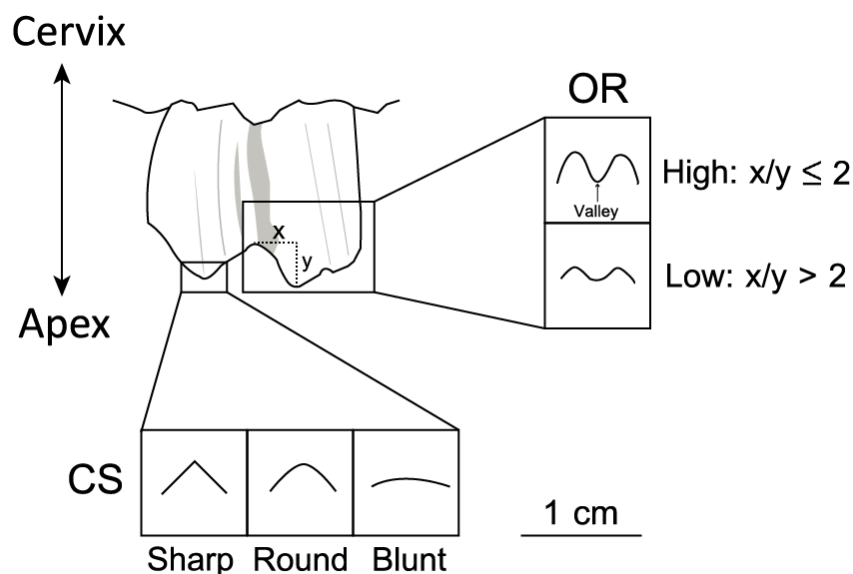
ประเภทอาหาร	HI±SE	พิสัย
สัตว์กินใบไม้ในพื้นที่ปิด (high level browsers)	1.28±0.18	0.8-2.2
สัตว์กินใบไม้แบบจำเพาะประเภท (selective browsers)	1.50±0.08	1.3-1.7
สัตว์กินใบไม้ทั่วไป (regular browsers)	1.65±0.09	1.2-2.3
สัตว์กินใบไม้และหญ้าในพื้นที่ปิด (mixed feeders in open habitats)	2.05±0.11	1.1-3.0
สัตว์กินหญ้าสด (fresh grass grazers)	3.20±0.26	1.9-4.1
สัตว์กินใบไม้และหญ้าในพื้นที่เปิด (mixed feeders in closed habitats)	3.89±0.12	2.5-5.3
สัตว์กินหญ้า (grazers)	4.78±0.21	3.8-6.1

คำย่อ: SE = ค่าความคลาดเคลื่อนมาตรฐานการวัด

3.4 ศึกษาออยสีกด้วยวิธี mesowear I

รอยสีกะดပ် mesowear I ศึกษาจากฟันกรามเฉียงผาใต้ปัจจุบันจำนวน 22 ซี่น กวางผาจีนปัจจุบัน 12 ซี่น และกวางผาหิมาลัยปัจจุบัน 5 ซี่น เลียงผาใต้ไพลสโตซีนจำนวน 19 ซี่น กวางผาจีนไพลสโตซีนจำนวน 22 ซี่น และกวางผาหิมาลัยไพลสโตซีนจำนวน 22 ซี่น

ฟันกรามเฉียงผาและกวางผาศึกษาลักษณะรอยสึกระดับ mesowear I ภายใต้กล้องจุลทรรศน์สเตอริโอ (stereomicroscope) กำลังขยาย 10 เท่า โดยพิจารณาลักษณะสัญญาณภายนอกของปุ่มฟัน ได้แก่ ความสูงของปุ่มฟันที่หลงเหลือจากการบดเคี้ยว (occlusal relief, OR) และรูปร่างของปุ่มฟัน (cusp shape, CS) ความสูงของปุ่มฟันจะสามารถแบ่งออกได้เป็น 2 ประเภท ได้แก่ปุ่มฟันสูง (high OR) และปุ่มฟันต่ำ (low OR) การพิจารณาความสูงของปุ่มฟัน โดยมีเกณฑ์วัดจากฐานร่องระหว่างปุ่มฟัน (valley) จนถึงปลายสูงสุดของปุ่มฟัน กรณีตัวฟันต่ำกว่าระดับร่องนี้ จัดเป็นปุ่มฟันต่ำ (ภาพที่ 10) (Merceron et al., 2007) ความสูงของปุ่มฟันวัดจากโปรแกรม ImageJ version 1.51k สำหรับรูปร่างปุ่มฟัน แบ่งได้เป็น 3 ประเภท ได้แก่ ปุ่มฟันแหลม (sharp CS) ปุ่มฟันมน (round CS) และปุ่มฟันทู่ (blunt CS) โดยพิจารณาจากความแหลมของปุ่มฟัน (Fortelius & Solounias, 2000) ลักษณะปุ่มฟันที่ได้จะนำไปคำนวณเป็นร้อยละของลักษณะปุ่มฟันนั้น ๆ ต่อจำนวนปุ่มฟันทั้งหมด ได้แก่ ร้อยละปุ่มฟันสูง (high OR percentage) ร้อยละปุ่มฟันต่ำ (low OR percentage) ร้อยละปุ่มฟันแหลม (sharp CS percentage) ร้อยละปุ่มฟันมน (round CS percentage) และร้อยละปุ่มฟันทู่ (blunt CS percentage) (Fortelius & Solounias, 2000) ผลการศึกษาที่ได้ นำไปวิเคราะห์ร่วมกับค่า HI จากหัวข้อที่ 3.3 และพิจารณาการเกาะกลุ่มของข้อมูล ด้วยวงรีความเชื่อมั่น (confidence ellipse) ที่ร้อยละ 95 ด้วยโปรแกรม R version 4.0.1 จากแผนภาพการกระจาย (scatter plot) กับสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารแล้วจากงานวิจัยก่อนหน้าของ Fortelius and Solounias (2000) จากสัตว์กินใบไม้ทั้งหมด 26 ชนิด จำนวน 1,440 ตัวอย่าง สัตว์กินหญ้าทั้งหมด 20 ชนิด จำนวน 2,564 ตัวอย่าง และสัตว์กินใบไม้และหญ้าทั้งหมด 29 ชนิด จำนวน 1,483 ตัวอย่าง (รายละเอียดของชนิดตัวอย่างที่นำมาเปรียบเทียบ แสดงในภาคผนวก ก) เพื่อระบุรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae



ภาพที่ 10 เกณฑ์พิจารณาความสูงของปุ่มฟัน และรูปร่างของปุ่มฟัน ของรอยสึกระดับ mesowear ดัดแปลงจาก Merceron et al. (2007)

3.5 ศึกษาออสซี่ด้วยวิธี mesowear II

จำนวนฟันกรามเฉียงผาและกว้างผาที่ใช้ศึกษาในวิธี mesowear II มีจำนวนตัวอย่างเท่ากับวิธี mesowear I โดยรอยสึกระดับ mesowear II พิจารณาลักษณะความสูงของปุ่มฟัน และรูปร่างปุ่มฟัน เช่นเดียวกับวิธี mesowear I โดยนำทั้ง 2 ลักษณะ พิจารณาเป็นตัวแปรเดียวที่เรียกว่า Mesowear score (MS) โดยมีมาตราที่ 0 ถึง 4 โดย 0 แสดงถึงปรากฏรอยสึกจากการกินอาหารน้อยที่สุด และ 4 แสดงถึงปรากฏรอยสึกจากการกินอาหารมากที่สุด (ตารางที่ 4) ดังนั้นสัตว์กินใบไม้เป็นอาหารหลัก มักมีค่า MS ที่ต่ำกว่าสัตว์กินหญ้าเป็นอาหารหลัก (Kaiser et al., 2009; Kaiser et al., 2013) ผลการศึกษาทดลองที่ได้ นำไปวิเคราะห์ร่วมกับค่าดัชนีความสูงของตัวฟันในหัวข้อ 3.3 และพิจารณาการเกาะกลุ่มของข้อมูลด้วยวงรีความเชื่อมั่นที่ร้อยละ 95 ด้วยโปรแกรม R version 4.0.1 จากแผนภาพการกระจายกับสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารแล้วจากผลการศึกษาของ Kaiser et al. (2013) ที่ศึกษาจากสัตว์กินใบไม้ทั้งหมด 26 ชนิด จำนวน 1,444 ตัวอย่าง สัตว์กินหญ้าทั้งหมด 20 ชนิด จำนวน 2,564 ตัวอย่าง และสัตว์กินใบไม้และหญ้าทั้งหมด 29 ชนิด จำนวน 1,483 ตัวอย่าง (รายละเอียดของชนิดตัวอย่างที่นำมาเปรียบเทียบ แสดงในภาคผนวก ก) เพื่อระบุรูปแบบการกินอาหารของเฉียงผาและกว้างผาในงานวิจัยนี้

ตารางที่ 4 ค่า Mesowear score ที่ใช้เพื่อการวิเคราะห์ในวิธี mesowear II สำหรับงานวิจัยนี้ โดย 0 แสดงถึงปรากฏลักษณะที่แสดงถึงรอยสึกจากการกินอาหารน้อยที่สุด และ 4 แสดงถึงปรากฏลักษณะที่แสดงถึงรอยสึกจากการกินอาหารมากที่สุด อ้างอิงเกณฑ์จาก Kaiser et al. (2013)

ความสูงปุ่มฟัน (OR)	รูปร่างปุ่ม ฟัน (CS)	Mesowear score (MS)	การวิเคราะห์ผล
สูง	แหลม	0	ปรากฏรอยสึกจากการกินอาหารน้อยที่สุด
สูง	มน	1	↓
ต่ำ	แหลม	2	
ต่ำ	มน	3	
ต่ำ	ทู่	4	
ต่ำ	ทู่	4	

3.6 เตรียมตัวอย่างฟันก่อนการศึกษารอยสึกระดับ microwear

ตัวอย่างปัจจุบันที่สามารถใช้เพื่อศึกษารอยสึกระดับ microwear ได้ ประกอบไปด้วย เลียงผาได้ปัจจุบันจำนวน 15 ตัวอย่าง กวางผาจีนปัจจุบันจำนวน 3 ตัวอย่าง กวางผาหิมาลัยปัจจุบันจำนวน 3 ตัวอย่าง เลียงผาได้ในสมัยไพลสโตซีนจำนวน 16 ตัวอย่าง กวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนจำนวน 22 ตัวอย่าง และกวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีนจำนวน 10 ตัวอย่าง ฟันกรามที่พิจารณาใช้สำหรับการศึกษารอยสึกระดับ microwear คือฟันกรามบนและล่างซี่ที่ 2 ปุ่มฟันที่ใช้สำหรับการศึกษาคือปุ่มฟันพาราโคน (paracone) ของฟันกรามบน หรือปุ่มฟันโปรโตโคนิด (protoconid) ของฟันกรามล่าง (ตำแหน่งปุ่มฟัน แสดงดังภาพที่ 2) เนื่องจากเป็นบริเวณที่มีการสบฟันของสัตว์เคี้ยวเอื้อง (Schmidt, 2010) ตัวอย่างฟันกรามของเลียงผาและกวางผาจะถูกทำความสะอาดด้วยอะซิโตนหรือ 90% เอทานอล แล้วทิ้งไว้ให้แห้ง แล้วจึงฉีดยาแบบพิมพีโพลีไวนิล ซิโลแซน (polyvinyl siloxane, Coltene Whaledent, ref 6015-ISO, Regular Body President, medium consistency) บนพื้นผิวสารเคลือบฟันหรือปุ่มฟันที่ต้องการศึกษา แบบพิมพีใช้ระยะเวลา 6-10 นาทีจึงแข็งตัว แล้วจึงนำไปใช้ศึกษารอยสึกระดับ microwear ต่อไป

3.7 ศึกษาารอยสึกระดับ microwear

แบบพิมพีฟันที่ได้จากขั้นตอน 3.6 นำไปตัดด้วยมีดผ่าตัดให้อยู่ในระนาบที่ต้องการ แล้วจึงส่องภายใต้กล้องจุลทรรศน์แบบคอนโฟคอล (Leica DCM8, numerical aperture = 0.90, working distance = 0.90) โดยใช้วิธี Scale Sensitive Fractal Analysis (SSFA) ซึ่งคำนวณจากโปรแกรม Sfrax version 1.0.11 และ Toothfrax version 1.0 beta 1.7 (Scott et al., 2006) ตัว

แปรรอยสีกระดับ microwear ที่ได้มีทั้งหมด 4 ตัวแปร ได้แก่ ค่าความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว (complexity, Asfc) ค่าความเป็นระเบียบของสภาพพื้นผิว (anisotropy, epLsar) ค่าความไม่สม่ำเสมอของสภาพพื้นผิว (heterogeneity, HASfc) และค่าการเติมเต็มพื้นที่ผิวสมมติ (textural fill volume, Tfv) (ภาพที่ 11) (Scott et al., 2006) โดยแต่ละตัวแปรสามารถบ่งบอกถึงประเภทอาหารได้ดังนี้

ค่า Asfc บ่งบอกความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว รอยสีบบแบบหลุม (pit) มักทำให้ค่า Asfc สูงมากกว่ารอยสีบบแบบขีด (scratch) เนื่องด้วยรอยสีบบแบบหลุมก่อให้เกิดสภาพพื้นผิวสารเคลือบฟันมีความขรุขระมากกว่ารอยสีบบแบบขีด ดังนั้นสัตว์เคี้ยวเอื้องที่มีการกินอาหารจำพวกใบไม้ กิ่งไม้ หรือผลไม้เป็นหลัก ค่า Asfc จะสูงกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินอาหารจำพวกหญ้า เนื่องด้วยลักษณะเส้นใยที่พบในใบไม้ กิ่งไม้ หรือผลไม้ ก่อให้เกิดรอยสีบบแบบหลุม มากกว่ารอยสีบบแบบขีด (Scott et al., 2006; Merceron et al., 2018)

ค่า epLsar บ่งบอกความเป็นระเบียบของรอยสีบบบนพื้นผิว โดยรอยสีบบแบบขีดส่งผลให้ค่า epLsar สูงมากกว่ารอยสีบบแบบหลุม และทิศทางของรอยสีบบแบบขีดที่เกิดขึ้นจากการกินอาหารนั้นมักปรากฏไปในทางเดียวกัน ดังนั้นสัตว์กินพืชที่กินหญ้าเป็นอาหารหลักจึงมักมีค่า epLsar สูงกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินอาหารจำพวกใบไม้ เนื่องด้วยเส้นใยของหญ้าที่มีความแข็งมากกว่าเส้นใยของใบไม้ (Scott et al., 2006; Scott, 2012)

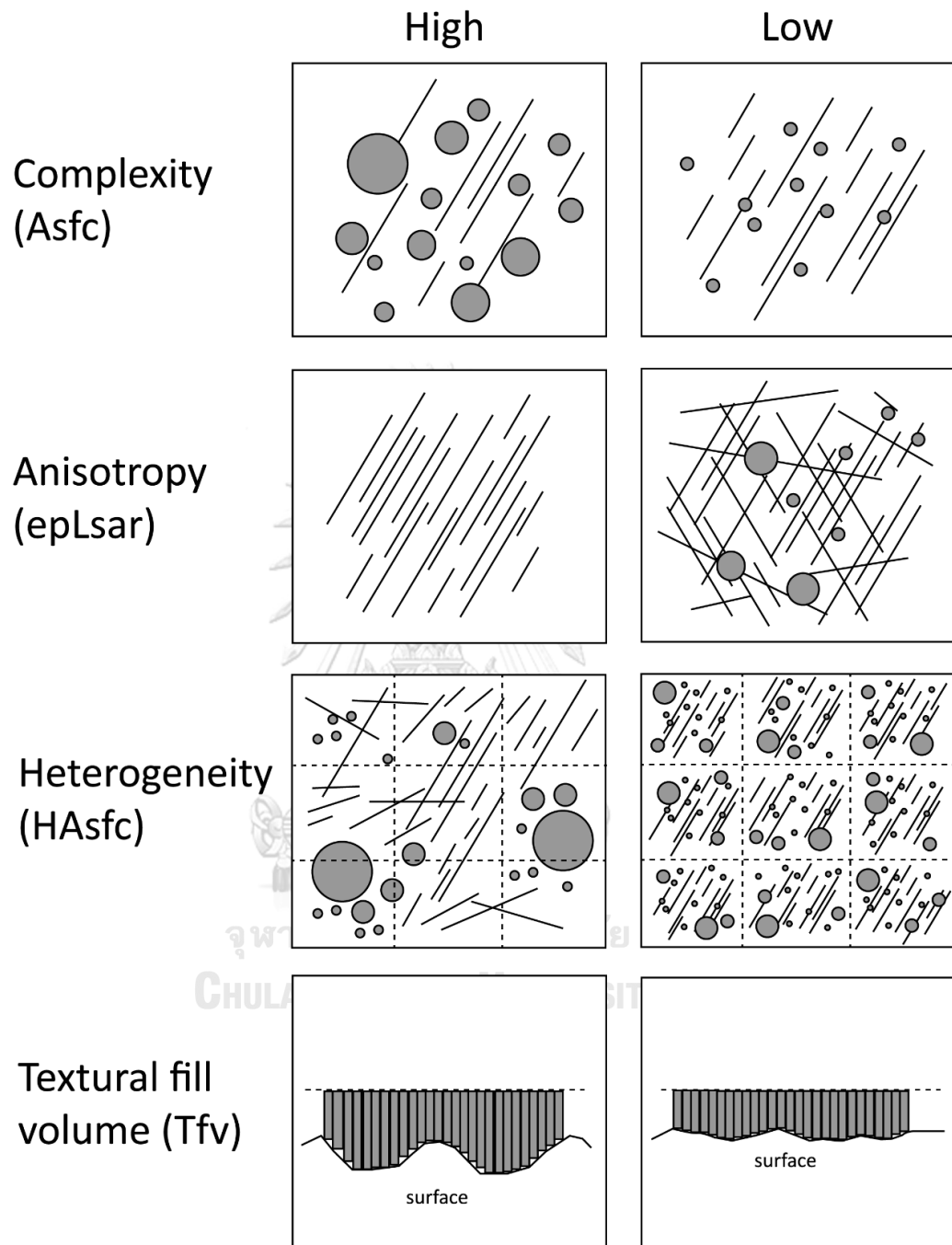
ค่า HASfc บ่งบอกความไม่สม่ำเสมอของสภาพพื้นผิว โดยพิจารณาจากการแบ่งพื้นที่ผิวที่ศึกษาออกเป็น 9 หน่วย หรือ 16 หน่วย ขึ้นกับชนิดของสัตว์ที่ศึกษา โดยในงานวิจัยนี้ใช้ค่าจากการแบ่งพื้นที่เป็น 9 หน่วยในการศึกษา หากรอยสีบบที่ปรากฏในพื้นที่ศึกษามีความหลากหลาย หรือมีการกระจายตัวของรอยสีบบไม่สม่ำเสมอในพื้นที่ศึกษา ค่า HASfc จะสูง ดังนั้นสัตว์ที่กินทั้งใบไม้และหญ้ามักมีค่า HASfc สูงกว่าสัตว์กินหญ้าหรือสัตว์กินใบไม้ เนื่องจากมีการกินพืชหลากหลายประเภท และปรากฏลักษณะรอยสีบบหลากหลายมากกว่าการกินอาหารประเภทเดียว (Scott et al., 2006; Scott, 2012)

ค่า Tfv บ่งบอกถึงการเติมเต็มพื้นที่ผิวสมมติ โดยรอยสีบบแบบหลุมมักทำให้มีค่า Tfv สูงกว่ารอยสีบบแบบขีด เนื่องจากลักษณะรอยสีบบแบบหลุมส่งผลให้มีการเปลี่ยนแปลงของพื้นผิวสารเคลือบฟันที่มากกว่ารอยสีบบแบบขีด ดังนั้นสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินอาหารจำพวกใบไม้ กิ่งไม้ หรือผลไม้ มักมีค่า Tfv สูงกว่าสัตว์เคี้ยวเอื้องที่กินหญ้าเป็นอาหารหลัก (Scott et al., 2006; Scott, 2012)

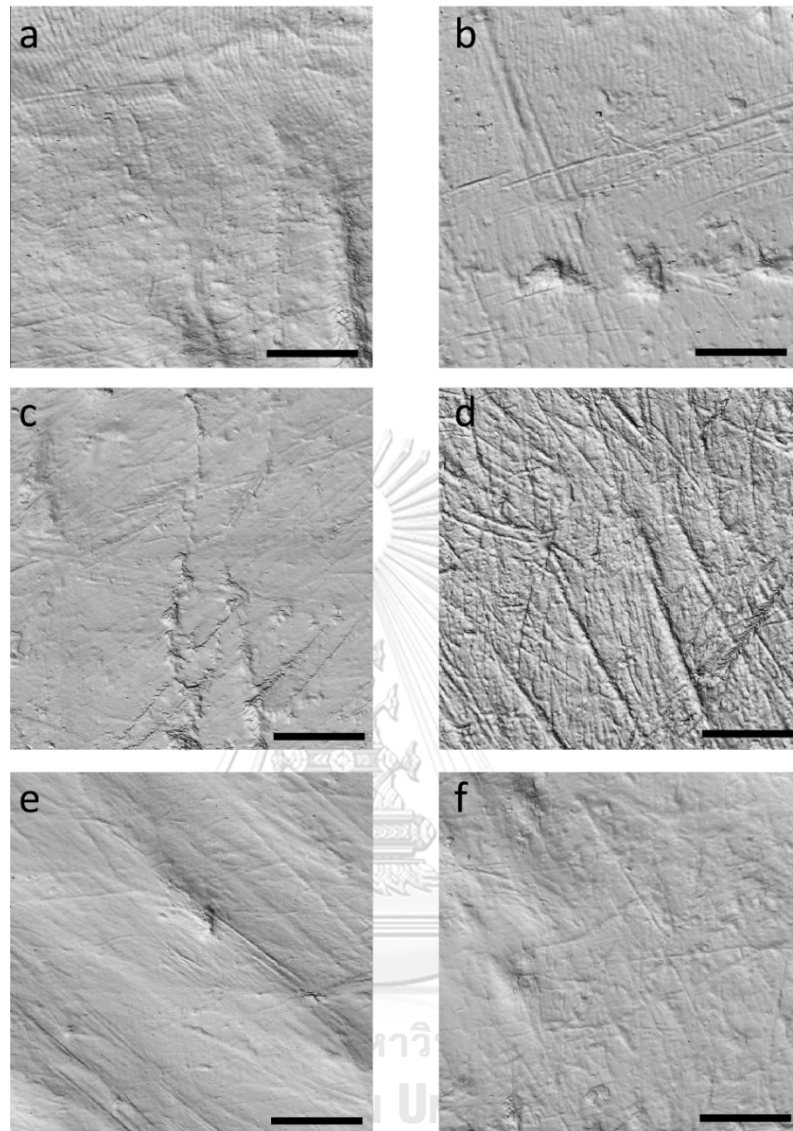
ภาพที่ได้จากการศึกษา SSFA (ภาพที่ 12) และตัวแปรที่ได้ทั้งหมดจากฟังก์ชันของเลียงผาและกวางผาในงานวิจัย นำไปวิเคราะห์ร่วมกับสัตว์กินพืชปัจจุบันที่ทราบชนิดอาหาร (ภาพตัวอย่าง

เพิ่มเติมของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ที่ศึกษาในงานวิจัยนี้ แสดงในภาคผนวก ค) ในงานวิจัยนี้มีทั้งหมด 3 ชนิด ได้แก่ วัว (*Bos taurus*) จาก Camargues, Rhone delta ประเทศฝรั่งเศส จำนวน 44 ตัวอย่าง, กวางมูส (*Alces alces*) จำนวน 50 ตัวอย่าง จาก Bierbza ประเทศโปแลนด์ และ ไบซันยุโรป (*Bison bonasus*) จาก Bialowieza ประเทศโปแลนด์ จำนวน 25 ตัวอย่าง สัตว์เคี้ยวเอื้องทั้งสามชนิดได้ระบุประเภทอาหารที่กินอย่างชัดเจน และเป็นสัตว์เคี้ยวเอื้องที่ถูกจัดลำดับอนุกรมวิธานที่อยู่ในวงศ์เดียวกับเสี้ยวผาและกวางผา หรืออยู่ในวงศ์ที่ใกล้เคียง จึงสามารถนำมาเปรียบเทียบกับเสี้ยวผาและกวางผาที่ยังไม่ทราบประเภทอาหารได้ โดยวัวจัดเป็นตัวแทนของสัตว์กินหญ้า (Estes, 1991) กวางมูสเป็นตัวแทนของสัตว์กินใบไม้ (Merceron et al., 2021) และ ไบซันจัดเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า (Borowski & Kossak, 1972; Bowyer et al., 2003; Kowalczyk et al., 2011; Merceron et al., 2014) ผู้วิจัยใช้ Analysis of Variance (ANOVA) เพื่อเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยระหว่างกลุ่มของสัตว์กินพืช และเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยหลังการทดสอบรวม (Post hoc test) ด้วยวิธี Tukey's Honest Significant Difference (HSD) และ Fisher's least significant difference (LSD, Bonferroni adjustment) เพื่อลดความผิดพลาดชนิดที่ 1 และ 2 ทางสถิติ (type I and II errors) (Cook & Farewell, 1996) ด้วยโปรแกรม SPSS version 24 ที่ระดับความเชื่อมั่น $P < 0.05$

● pits — scratches



ภาพที่ 11 แผนภาพแสดงตัวแปรต่าง ๆ สำหรับการวิเคราะห์รอยสึก microwear
ดัดแปลงจาก Scott et al. (2006)



ภาพที่ 12 ตัวอย่างรอยสีกระดับ microwear บนพื้นผิวสารเคลือบฟันของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae
 a) เลียงผาไต้หวันปัจจุบัน b) เลียงผาไต้หวันในสมัยไพลสโตซีน c) กวางผาจินปัจจุบัน d) กวางผาจินในสมัย
 ไพลสโตซีน e) กวางผาหิมาลัยปัจจุบัน และ f) กวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีน
 มาตราส่วนในรูป = 50 ไมโครเมตร

บทที่ 4 ผลการศึกษา

4.1 ผลการศึกษาดัชนีความสูงของตัวฟัน (Hypsodonty index)

ค่า Hypsodonty index (HI) ของสัตว์กินใบไม้มักมีค่าน้อยกว่าสัตว์กินหญ้าและสัตว์กินใบไม้และหญ้า (ตารางที่ 6 และ 7) จากผลการทดลองพบว่าเสี้ยวผาใต้ในสมัยไพลสโตซีนมีค่า HI ต่ำที่สุด (2.77) และกวางผาหิมาลัยมีค่า HI สูงที่สุด (3.95; ตารางที่ 5 และ 6) เมื่ออ้างอิงการจัดประเภทค่า HI จาก Janis (1988) และ Hofmann and Steward (1972) พบว่าตัวอย่างซากดึกดำบรรพ์ทั้ง 3 ชนิด มีค่า HI จัดอยู่ในช่วงข้อมูลของกลุ่มสัตว์กินใบไม้และหญ้าในพื้นที่ปิด (mixed feeders in open habitats; HI = 1.1-3.0) หรือกลุ่มสัตว์กินหญ้าสด (fresh grass grazers; HI = 1.9-4.1) หรือกลุ่มสัตว์กินใบไม้และหญ้าในพื้นที่เปิด (mixed feeders in closed habitats; HI = 2.5-5.3) (รายละเอียดข้อมูลค่า HI ของสัตว์กินพืชแต่ละกลุ่ม แสดงดังตารางที่ 2 ในบทที่ 3) สำหรับค่า HI ของตัวอย่างปัจจุบัน อ้างอิงจากค่า HI ของตัวอย่างไพลสโตซีนที่วัดได้ของชนิดนั้น ๆ เพื่อนำไปศึกษารอยสึกระดับ mesowear ลำดับถัดไป

4.2 ผลการศึกษารอยสึกระดับ mesowear I และ II

ผลการศึกษารอยสึกระดับ mesowear I พบว่า เมื่อเปรียบเทียบระหว่างชนิดปัจจุบัน เสี้ยวผาใต้มีค่าร้อยละปุ่มฟันสูง (perH) สูงที่สุดที่ร้อยละ 96 และมีร้อยละปุ่มฟันแหลม (perS) สูงที่สุดเช่นกัน ที่ร้อยละ 56 และเสี้ยวผาใต้ปัจจุบันไม่พบร้อยละปุ่มฟันห่อ (perB) กวางผาจีนปัจจุบันมีร้อยละปุ่มฟันสูงต่ำที่สุดที่ร้อยละ 75 และมีร้อยละปุ่มฟันมน (perR) ต่ำที่สุดที่ร้อยละ 42 กวางผาหิมาลัยปัจจุบันปรากฏค่า perS ต่ำที่สุดที่ร้อยละ 20 และปรากฏค่า perR และ perB สูงที่สุด ที่ร้อยละ 60 และ 20 ตามลำดับ (ตารางที่ 5) สำหรับตัวอย่างสมัยไพลสโตซีน พบว่าเสี้ยวผาใต้มีค่า perH ที่ร้อยละ 89.47 ค่า perS ที่ร้อยละ 36.84 และค่า perR ที่ร้อยละ 57.89 โดยมีค่าร้อยละสูงกว่าตัวอย่างไพลสโตซีนอื่น ๆ และกวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนมีค่า perB สูงที่สุดที่ร้อยละ 22.73 (ตารางที่ 5) เมื่อพิจารณาการเกาะกลุ่มของข้อมูลของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ร่วมกับสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารแล้วจากงานวิจัยของ Fortelius and Solounias (2000) พบว่า ข้อมูลจากตัวอย่างสมัยไพลสโตซีนและตัวอย่างปัจจุบันนั้น มีแนวโน้มเกาะกลุ่มกับข้อมูลสัตว์กินใบไม้และหญ้า โดยชนิดเสี้ยวผาใต้ทั้งในสมัยไพลสโตซีนและในปัจจุบันมีแนวโน้มข้อมูลเกาะกลุ่มกับข้อมูลของสัตว์กินใบไม้มากกว่าชนิดอื่น ๆ (ภาพที่ 13)

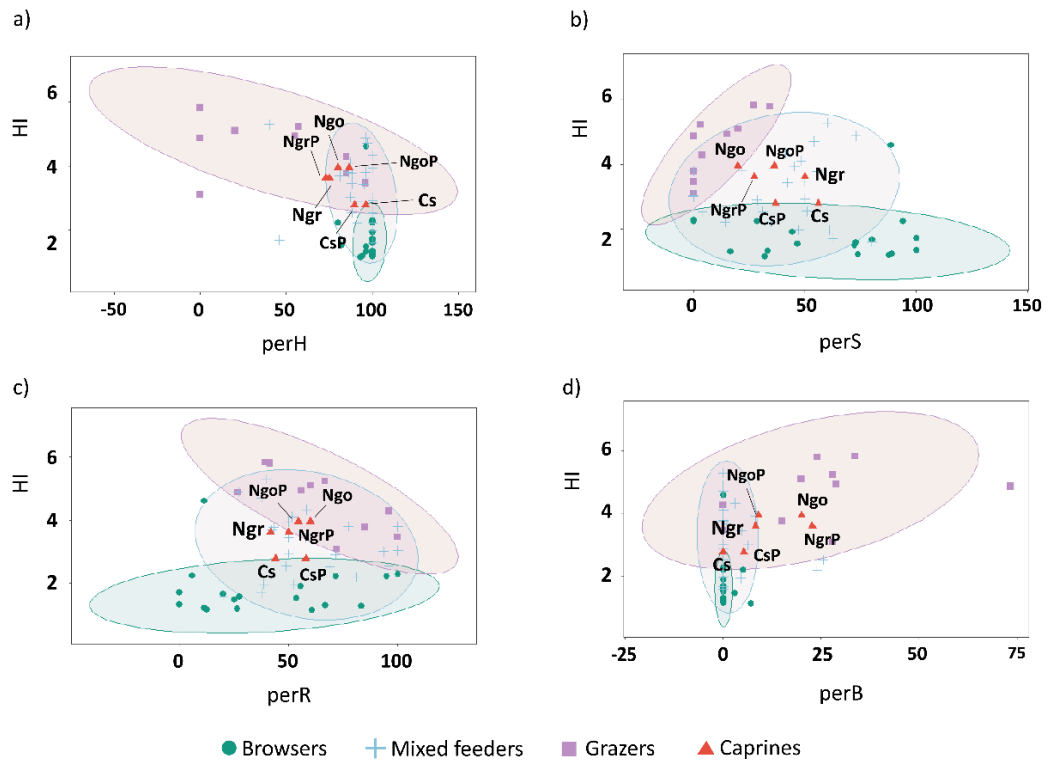
ผลการศึกษารอยสึกระดับ mesowear II พบว่าเสี้ยวผาใต้ปัจจุบันมีค่า Mesowear score (MS) ต่ำที่สุดที่ 0.54 และกวางผาหิมาลัยปัจจุบันมีค่า MS สูงที่สุดที่ 1.40 สำหรับเสี้ยวผาและกวาง

ผาในสมัยไพลสโตซีน พบว่าเสียงผาใต้มีค่า MS ต่ำที่สุดที่ 0.89 และกวางผาจีนมีค่าสูงสุดที่ 1.50 (ตารางที่ 6) เมื่อพิจารณาการเกาะกลุ่มของข้อมูลระหว่างสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae และสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารแล้วจากงานวิจัย Kaiser et al. (2013) พบว่า การเกาะกลุ่มของข้อมูลตัวอย่างสมัยไพลสโตซีนและตัวอย่างปัจจุบันมีแนวโน้มเกาะกลุ่มกับสัตว์กินใบไม้และหญ้า โดยสกุลกวางผาทั้งตัวอย่างปัจจุบันและไพลสโตซีนมีการเกาะกลุ่มของข้อมูลกับสัตว์กินใบไม้และหญ้าอย่างชัดเจนสำหรับเสียงผาใต้ ข้อมูลมีแนวโน้มการเกาะกลุ่มกับสัตว์กินใบไม้มากกว่าสัตว์สกุลกวางผา (ภาพที่ 14)

ตารางที่ 5 ค่า HI และร้อยละปุ่มฟันลักษณะต่าง ๆ จากตัวอย่างปัจจุบันและตัวอย่างสมัยไพลสโตซีนของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae

ชนิด	n	HI±SE	Mesowear I			
			perH	perS	perR	perB
ตัวอย่างปัจจุบัน						
<i>C. sumatraensis</i>	22	2.77*	96.00	56.00	44.00	0
<i>N. griseus</i>	12	3.61*	75.00	50.00	42.00	8.00
<i>N. goral</i>	5	3.95*	80.00	20.00	60.00	20.00
ตัวอย่างสมัย Pleistocene						
<i>C. sumatraensis</i>	19	2.77±0.30	89.47	36.84	57.89	5.26
<i>N. griseus</i>	22	3.61±0.37	72.72	27.27	50.00	22.73
<i>N. goral</i>	22	3.95±0.28	86.36	36.36	54.55	9.09

*ค่า HI อ้างอิงจากชนิดเดียวกันของตัวอย่างสมัยไพลสโตซีน จึงไม่ปรากฏค่า SE, คำย่อ: n = จำนวนตัวอย่างที่ใช้ศึกษารอยสีกระดับ mesowear I, perB = ร้อยละปุ่มฟันทุ่, perH = ร้อยละปุ่มฟันสูง, perR = ร้อยละปุ่มฟันมน, และ perS = ร้อยละปุ่มฟันแหลม



ภาพที่ 13 แผนภูมิค่า HI และร้อยละของปุ้มฟันลักษณะต่าง ๆ ที่ศึกษา เปรียบเทียบกับข้อมูลสัตว์เคี้ยวเอื้องที่ทราบชนิดอาหารจากงานวิจัยของ Fortelius and Solounias (2000)

โดย a) ร้อยละปุ้มฟันสูง (perH), b) ร้อยละปุ้มฟันแหลม (perS),

c) ร้อยละปุ้มฟันมน (perR), และ d) ร้อยละปุ้มฟันทู่ (perB)

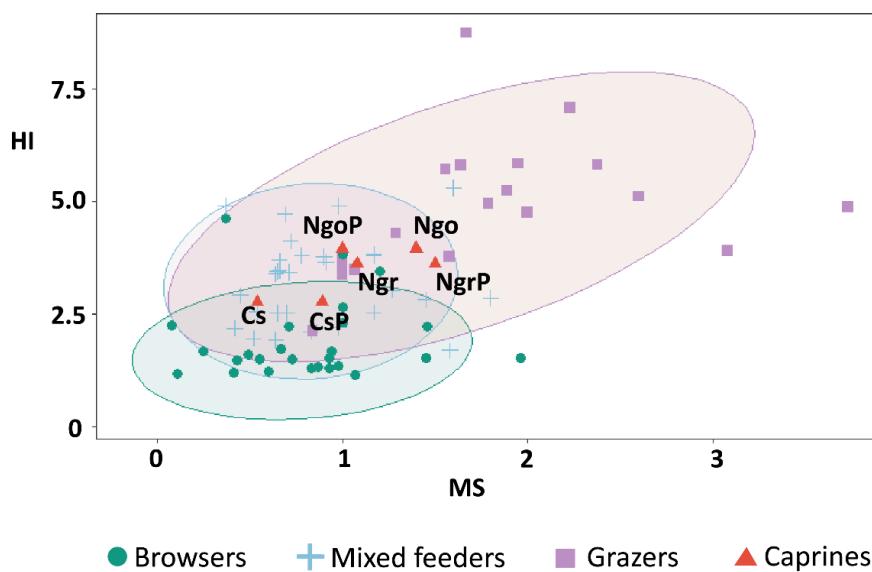
คำย่อ: Cs = *C. sumatraensis*, CsP = Pleistocene *C. sumatraensis*, Ngr = *N. griseus*,

NgrP = Pleistocene *N. griseus*, Ngo = *N. goral*, และ NgoP = Pleistocene *N. goral*

ตารางที่ 6 ค่า HI และ MS จากตัวอย่างปัจจุบันและตัวอย่างสมัยไพลสโตซีนของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae

ชนิด	n	HI±SE	MS
ตัวอย่างปัจจุบัน			
<i>C. sumatraensis</i>	22	2.77*	0.54
<i>N. griseus</i>	12	3.61*	1.08
<i>N. goral</i>	5	3.95*	1.40
ตัวอย่างสมัย Pleistocene			
<i>C. sumatraensis</i>	19	2.77±0.30	0.89
<i>N. griseus</i>	22	3.61±0.37	1.50
<i>N. goral</i>	22	3.95±0.28	1.00

*ค่า HI อ้างอิงจากชนิดเดียวกันของตัวอย่างสมัยไพลสโตซีน จึงไม่ปรากฏค่า SE, คำย่อ: n = จำนวนตัวอย่างที่ใช้ศึกษารอยสีกะระดับ mesowear II



ภาพที่ 14 แผนภูมิค่า HI และ MS โดยเปรียบเทียบข้อมูลของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จากงานวิจัยนี้ กับข้อมูลของสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารแล้วจากงานวิจัยของ Kaiser et al. (2013) คำย่อ: Cs = *C. sumatraensis*, CsP = Pleistocene *C. sumatraensis*, Ngr = *N. griseus*, NgrP = Pleistocene *N. griseus*, Ngo = *N. goral*, และ NgoP = Pleistocene *N. goral*

4.3 ผลการศึกษารอยสีกระดับ microwear

ผลของรอยสีกระดับ microwear ทั้งหมดทำการเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยระหว่างกลุ่มสัตว์กินพืช พบว่าค่าความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว (Asfc) ค่าความเป็นระเบียบของรอยสีบนพื้นผิว (epLsar) และค่าความไม่สม่ำเสมอของสภาพพื้นผิว (HASfc) มีความแตกต่างระหว่างกลุ่มสัตว์กินพืชอย่างมีนัยสำคัญ ($p < 0.001$, $p < 0.001$, และ $p = 0.027$ ตามลำดับ) เมื่อพิจารณาค่ารอยสีระดับ microwear ในสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารทั้ง 3 ชนิด พบว่ากวางมูสมีค่า Asfc สูงที่สุดที่ 4.02 และมีค่า epLsar ต่ำที่สุดที่ 2.36×10^{-3} ขณะที่วัวมีค่า Asfc ต่ำที่สุดที่ 1.57 และมีค่า epLsar สูงที่สุดที่ 5.17×10^{-3} และไบซันมีค่า Asfc, epLsar และ HASfc อยู่ระหว่างกวางมูสและวัว (ตารางที่ 7) เมื่อเปรียบเทียบระหว่างสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ปัจจุบัน กวางผาจินมีค่า Asfc มากที่สุดที่ 4.62 และกวางผาหิมาลัยมีค่า Asfc น้อยที่สุดที่ 1.36 เมื่อเปรียบเทียบระหว่างตัวอย่างสมัยไพลสโตซีน เลียงผาไต้มีค่า Asfc ต่ำที่สุดที่ 2.64 และกวางผาจินมีค่า Asfc สูงที่สุดที่ 5.20 สำหรับกวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีน มีค่า epLsar, ค่า HASfc และค่าการเติมเต็มพื้นผิวสมมติ (Tfv) มากที่สุดเมื่อเทียบกับตัวอย่างปัจจุบันอื่น ๆ โดยมีค่า 3.56, 0.59 และ 43971.79 ตามลำดับ (ตารางที่ 7) เมื่อเปรียบเทียบตัวแปรต่าง ๆ ของเลียงผาและกวางผากับสัตว์กินพืชที่ทราบชนิดอาหารด้วยวิธี Tukey's HSD พบว่าเลียงผาไต้ปัจจุบันมีค่า epLsar ต่ำกว่าวัวอย่างมีนัยสำคัญ และกวางผาหิมาลัยปัจจุบันมีค่า epLsar สูงกว่ากวางมูสและไบซันอย่างมีนัยสำคัญ สำหรับตัวอย่างในสมัยไพลสโตซีน เลียงผาไต้และกวางผาจินมีค่า epLsar ต่ำกว่าวัวอย่างมีนัยสำคัญ และกวางผาหิมาลัยมีค่า Asfc สูงกว่าวัวและไบซันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 8) ผลทางสถิติทั้งหมดจากการศึกษาด้วยวิธี Tukey's HSD และ Fisher's LSD แสดงในภาคผนวก ง

ตารางที่ 7 ค่าตัวแปรรอยสีกะดับ microwear ของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ตัวอย่างสมัยปัจจุบันและโพลโตซีน และสัตว์กินพืชปัจจุบันเปรียบเทียบกับที่ทราบชนิดอาหารแล้ว

ชนิด	n	Asfc			epLsar *			HASfc			Tfv		
		ค่าเฉลี่ย±SE	min	max	ค่าเฉลี่ย±SE	min	max	ค่าเฉลี่ย±SE	min	max	min	max	
ตัวอย่างปัจจุบัน													
<i>C. sumatraensis</i>	15	2.14±0.31	0.62	5.26	2.78±0.44	0.28	6.76	0.42±0.05	0.12	0.95	39626.54±2238.82	21200.58	53763.26
<i>N. griseus</i>	3	4.62±1.28	2.99	7.15	3.76±0.42	3.20	4.60	0.63±0.03	0.60	0.69	40602.04±1365.99	31737.66	47971.17
<i>N. goral</i>	3	1.36±0.68	0.57	2.72	7.14±0.79	5.58	8.10	0.43±0.16	0.22	0.75	33136.44±4745.47	26052.86	40839.78
ตัวอย่างสมัยโพลโตซีน													
<i>C. sumatraensis</i>	16	2.64±0.35	0.60	4.98	2.82±0.46	0.74	7.35	0.33±0.03	0.11	0.53	38698.12±3939.84	0	54516.51
<i>N. griseus</i>	22	5.20±1.03	1.33	21.31	2.83±0.43	0.24	9.87	0.92±0.26	0.15	5.68	35163.48±3392.93	-17877.95	55712.44
<i>N. goral</i>	10	3.20±0.56	1.22	6.91	3.56±0.85	0.43	8.15	0.59±0.12	0.17	1.46	43971.79±3431.24	27237.70	66370.08
ชนิดปัจจุบันอ้างอิง													
<i>Bos taurus</i>	44	1.57±0.14	0.56	5.54	5.17±0.31	0.52	8.32	0.42±0.04	0.12	1.53	38042.30±1487.57	8207.31	62835.92
<i>Alces alces</i>	50	4.02±0.45	0.26	16.72	2.36±0.26	0.26	9.76	0.73±0.10	0.12	4.52	30177.99±2598.65	0	65368.69
<i>Bison bonasus</i>	25	2.30±0.31	0.70	7.55	3.28±0.38	0.34	8.11	0.47±0.04	0.18	1.06	36507.70±2313.68	-17877.95	66370.08

* = X1000, คำย่อ: Asfc = ค่าความซับซ้อนของสภาพฟันผิว, epLsar = ค่าความแปรปรวนของรอยสีกบนฟันผิว,

HASfc = ค่าความไม่สม่ำเสมอของสภาพฟันผิว, และ Tfv = ค่าเติมเต็มพื้นที่ผิวสมมติ

ตารางที่ 8 เปรียบเทียบค่าเฉลี่ยระหว่างกลุ่มสัตว์กินพืช ค่าตัวแปร microwear ตัวหนาและขีดเส้นใต้ แสดงค่านัยสำคัญที่ $p < 0.05$ ด้วยวิธี Tukey's HSD และค่าตัวแปรที่ไม่ขีดเส้นใต้แสดงค่านัยสำคัญที่ $p < 0.05$ ด้วยวิธี Fisher's LSD

ชนิด	CsP	NgrP	NgoP	Cs	Ngr	Ngo	Bos	Alces	Bison
CsP						<u>epLsar</u>	<u>epLsar</u>		
NgrP	Asfc HAsfc			<u>Asfc</u>		<u>epLsar</u>	Asfc <u>epLsar</u> HAsfc		<u>Asfc</u>
NgoP		Asfc							
Cs		HAsfc				<u>epLsar</u>	<u>epLsar</u>		
Ngr									
Ngo		Asfc	epLsar	epLsar	epLsar			<u>epLsar</u>	<u>epLsar</u>
Bos		HAsfc	epLsar					<u>Asfc</u> <u>epLsar</u>	<u>epLsar</u>
Alces	HAsfc Tfv	Tfv	Tfv	Asfc HAsfc					
Bison		HAsfc							

Asfc = ค่าความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว, epLsar = ค่าความเป็นระเบียบของรอยสลักบนพื้นผิว,
 HAsfc = ค่าความไม่สม่ำเสมอของสภาพพื้นผิว, Tfv = ค่าเติมเต็มพื้นที่ผิวสมมติ,
 Cs = *C. sumatraensis*, CsP = Pleistocene *C. sumatraensis*, Ngr = *N. griseus*,
 NgrP = Pleistocene *N. griseus*, Ngo = *N. goral*, และ NgoP = Pleistocene *N. goral*

ตารางที่ 9 การแปลผลเกี่ยวกับอาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จากการศึกษาด้วยวิธี HI, mesowear และ microwear ร่วมกับค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน และหลักฐานอื่น ๆ

อายุ	ชนิด	HI และ Mesowear	DMTA	ไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน	หลักฐานอื่น ๆ
สมัยพาลีโอโตเซิน	<i>C. sumatraensis</i>	กินใบไม้และหญ้า โดยมีแนวโน้มกินใบไม้มากกว่าชนิดอื่น	- กินใบไม้อ่อนนุ่ม - มีความหลากหลายของอาหารที่กินต่ำ	- กินพืช C ₃ , C ₃ /C ₄ , และ C ₄ (Bacon et al., 2018a, 2018b; Suraprasit et al., 2020; Pushkina et al., 2010;)	-
	<i>N. griseus</i>	กินใบไม้และหญ้า	- กินใบไม้และหญ้าที่มีความแข็งค่อนข้างมาก - มีความหลากหลายของอาหารที่กินสูง	- กินพืช C ₃ /C ₄ , และ C ₄ (Suraprasit et al., 2020)	-
	<i>N. goral</i>	กินใบไม้และหญ้า	- กินใบไม้และหญ้า - มีความหลากหลายของอาหารที่กินปานกลาง	- กินพืช C ₃ /C ₄ , และ C ₄ (Suraprasit et al., 2020)	-
ปัจจุบัน	<i>C. sumatraensis</i>	กินใบไม้และหญ้า โดยมีแนวโน้มกินใบไม้มากกว่าชนิดอื่น	- กินใบไม้อ่อนนุ่ม - มีความหลากหลายของอาหารที่กินปานกลาง	- กินพืช C ₃ หรือ C ₃ /C ₄ (Pushkina et al., 2010; Suraprasit et al., 2020)	- มูล, รอยแทะใบไม้, และอาหารในกระเพาะอาหาร: กินใบไม้และยอดอ่อนใบไม้ (Chairat, 2007; Junshum et al., 2011; Nakasathein, 2017)
	<i>N. griseus</i>	กินใบไม้และหญ้า	- กินใบไม้และหญ้าที่มีความแข็ง - มีความหลากหลายของอาหารที่กินสูง	- กินพืช C ₃ /C ₄ (Suraprasit et al., 2020)	- มูล: หญ้าใบเลี้ยงเดี่ยว, พืชใบเลี้ยงคู่ (Chaiyarat et al., 1999) - การสังเกตพฤติกรรม: หญ้าและใบไม้แห้ง (Nimitsin, 2012)
	<i>N. goral</i>	กินใบไม้และหญ้า	- กินใบไม้และหญ้า - มีความหลากหลายของอาหารที่กินปานกลาง	- กินพืช C ₃ และ C ₃ /C ₄ (Suraprasit et al., 2020)	- มูล: หญ้าใบเลี้ยงเดี่ยว และพืชใบเลี้ยงคู่ (Ilyas & Khan, 2003; Junaid et al., 2012)

บทที่ 5

อภิปรายผลการศึกษา

5.1 อาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae

เพื่อวิเคราะห์อาหารและรูปแบบการกินอาหารของเลียงผาและกวางผาไพลสโตซิน ข้อมูลรอยสึกบนฟันของเลียงผาและกวางผาปัจจุบันจึงจำเป็นต่อการเปรียบเทียบกับตัวอย่างสมัยไพลสโตซิน (ข้อมูลโดยสรุปของอาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ด้วยวิธีการศึกษาประเภทต่าง ๆ แสดงดังตารางที่ 9) โดยรายงานก่อนหน้านี้ได้มีการศึกษาการกินอาหารของเลียงผาได้ปัจจุบันจากมูล รอยแทะพืช และอาหารที่หลงเหลือในกระเพาะอาหาร พบว่าเลียงผาได้มีการกินอาหารจำพวกพืชใบเลี้ยงคู่เป็นอาหารหลัก โดยเฉพาะกิ่งอ่อนของต้นไม้ จึงกล่าวได้ว่าเลียงผาได้ปัจจุบันมีรูปแบบการกินอาหารแบบสัตว์กินใบไม้ (Soma, 1987; Chairat, 2007; Junshum et al., 2011; Nakasathein, 2017) ขณะที่สกุลกวางผาปัจจุบันนั้นมีการกินอาหารที่แตกต่างจากเลียงผาได้ เมื่อศึกษาจากมูลกวางผาจีน มีค่าร้อยละของหญ้าใบเลี้ยงเดี่ยวมากกว่าพืชใบเลี้ยงคู่ บ่งชี้ถึงรูปแบบการกินอาหารแบบสัตว์กินใบไม้และหญ้า (Chaiyarat et al., 1999) นอกจากนี้ การสำรวจพฤติกรรมการกินอาหารของกวางผาจีนที่อาศัยในภาคเหนือของประเทศไทย พบการกินใบไม้แห้งและหญ้าแห้งอีกด้วย (Nimitsin, 2012) สำหรับกวางผาหิมาลัย กลุ่มประชากรที่อาศัยที่แคว้นแคชเมียร์ ประเทศอินเดีย มีการกินหญ้าใบเลี้ยงเดี่ยวมากกว่าไม้พุ่มใบเลี้ยงคู่และต้นไม้ (Junaid et al., 2012) และกลุ่มประชากรกวางผาหิมาลัยจาก Bansir Wildlife Sanctuary ประเทศอินเดีย มีร้อยละของหญ้าในมูลอยู่สูง (Ilyas & Khan, 2003) บ่งชี้ถึงการเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า เช่นเดียวกับกวางผาจีน

เมื่อเปรียบเทียบค่า HI จากงานวิจัยนี้กับการศึกษาก่อนหน้า ค่า HI ของเลียงผาได้จากงานวิจัย Janis (1988) ตัวอย่างสมัยไพลสโตซินที่ได้มีค่า 3.93 ซึ่งสูงกว่าผลการศึกษาในครั้งนี้ สำหรับกวางผาจีนและกวางผาหิมาลัย ค่า HI ที่ได้จากงานวิจัยนี้มีค่าใกล้เคียงกับการศึกษาของ Mendoza and Palmqvist (2007) ที่มีการรายงานค่า HI ที่ 4.03 โดยค่า HI จากการศึกษาครั้งนี้มีค่าที่ต่ำกว่าจากงานวิจัยก่อนหน้านี้ทั้งสกุลเลียงผาและกวางผา อย่างไรก็ตาม ข้อมูลที่ได้จากงานวิจัยของ Janis (1988) และ Mendoza and Palmqvist (2007) และจากการศึกษาครั้งนี้ ค่า HI ของเลียงผาได้ มีค่าต่ำกว่าค่า HI ของกวางผาจีนและกวางผาหิมาลัย ดังนั้นจากค่า HI ของตัวอย่างไพลสโตซินอาจสรุปได้ว่า เลียงผาและกวางผาสมัยไพลสโตซินมีแนวโน้มกินทั้งหญ้าและใบไม้ โดยสกุลกวางผามีแนวโน้มของวิวัฒนาการที่ปรับตัวมาเพื่อการกินหญ้ามามากกว่าสกุลเลียงผา เนื่องด้วยความสูงของตัวฟันที่มากกว่าเพื่อรองรับการสึกกร่อนจากการกินหญ้าในสัตว์ที่มีรูปแบบการกินอาหารแบบสัตว์กินใบไม้

และหญ้าหรือสัตว์กินหญ้า (Janis, 1988; Damuth & Janis, 2011) ซึ่งค่า HI ที่ได้ บ่งบอกถึงรูปแบบการกินอาหารในช่วงเวลาตลอดชีวิตของเลี้ยงผาและกวางผา ความสูงของตัวฟันนอกจากบ่งชี้ถึงรูปแบบการกินอาหารแล้ว ยังเป็นลักษณะที่ปรากฏขึ้นหลายครั้งในสายวิวัฒนาการของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม และเป็นลักษณะที่เกิดขึ้นจากการปรับตัวทางนิเวศวิทยาของสัตว์เคี้ยวเอื้องในชนิดนั้น ๆ ทำให้สัตว์ชนิดหนึ่งจึงมีค่า HI ปรากฏเป็นค่าตัวแทนแต่ละชนิด (Janis, 1988; Janis, 2008; Damuth & Janis, 2011) ตัวอย่างปัจจุบันของเลี้ยงผาและกวางผาจากงานวิจัยนี้จึงอภิปรายผลในทิศทางเดียวกันกับตัวอย่างสมัยไพลสโตซีน

สำหรับผลการศึกษา mesowear I และ II สอดคล้องกับค่า HI โดยสัตว์เคี้ยวเอื้องที่มีพฤติกรรมกินใบไม้ มีแนวโน้มของลักษณะปุ่มฟันสูงและปุ่มฟันแหลมปรากฏมากกว่าสัตว์ที่กินหญ้าเป็นอาหารหลัก (Fortelius & Solounias, 2000) โดยเลี้ยงผาและกวางผาทั้งตัวอย่างปัจจุบันและสมัยไพลสโตซีน มีรูปแบบการกินอาหารแบบสัตว์กินใบไม้และหญ้า เห็นได้จากกลุ่มข้อมูลมีการเกาะกลุ่มกับข้อมูลสัตว์กินใบไม้และหญ้าชนิดอื่น ๆ จากงานวิจัยของ Fortelius and Solounias (2000) และ Kaiser et al. (2013) ผลที่ได้จากการศึกษารอยสึกระดับ mesowear และ HI สอดคล้องกับบางงานวิจัยก่อนหน้า โดยเฉพาะในสกุลกวางผาปัจจุบัน ที่กล่าวว่าเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า (Chaiyarat et al., 1999; Ilyas & Khan, 2003; Junaid et al., 2012) แต่ในเลี้ยงผาได้นั้น ผล mesowear บ่งชี้ถึงการกินใบไม้และหญ้า โดยมีแนวโน้มของสัญญาณการกินใบไม้มากกว่ากวางผาพิจารณาจากร้อยละปุ่มฟันสูง, ปุ่มฟันแหลม, และการปรากฏร้อยละปุ่มฟันทุ่ต่ำ และจากการเกาะกลุ่มของข้อมูลกับสัตว์กินใบไม้ชนิดอื่น ๆ มากกว่าสกุลกวางผา ขณะที่การศึกษาอาหารของเลี้ยงผาได้ปัจจุบันนั้นบ่งชี้การเป็นสัตว์กินใบไม้ อย่างไรก็ตาม เนื่องจากรอยสึกบนฟันระดับ mesowear บ่งบอกอาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์กินพืชในระดับเดือนจนถึงตลอดชีวิต (Fortelius & Solounias, 2000) ดังนั้นอาหารที่สัตว์เคี้ยวเอื้องกินตั้งแต่หลังเสียชีวิตจนถึงระดับสัปดาห์ จำเป็นต้องใช้วิธีการอื่นศึกษา เพื่อให้บ่งชี้อาหารและรูปแบบการกินอาหารในกรอบเวลาที่สั้นลง จึงต้องวิเคราะห์ร่วมกับรอยสึกระดับ microwear

รอยสึกระดับ microwear แสดงให้เห็นถึงค่าตัวแปรที่แตกต่างกันในสัตว์กินพืชที่มีรูปแบบการกินอาหารแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญ โดยกวางมูสที่เป็นตัวแทนของสัตว์กินใบ กินเปลือกไม้ กิ่งไม้ และใบไม้ (Bowyer et al., 2003) จึงมีแนวโน้มค่าความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว (Asfc) ที่มากกว่าสัตว์กินหญ้า และมีค่าความเป็นระเบียบของสภาพพื้นผิว (epLsar) ต่ำกว่าสัตว์กินหญ้า เนื่องจากอาหารที่มีปริมาณลิกนินสูง ส่งผลให้รอยสึกบนพื้นผิวของสารเคลือบฟันระดับจุลภาคมีลักษณะเป็นหลุม และทำให้ค่า Asfc สูง (Ungar et al., 2007; Schulz et al., 2010; Scott, 2012; Berlioz et al., 2017) ตรงกันข้ามกับสัตว์กินหญ้าที่งานวิจัยนี้ใช้วัวเป็นตัวแทน จะมีค่า epLsar ที่สูงกว่ากวางมูส และมีค่า Asfc ที่ต่ำกว่ากวางมูส เนื่องจากวัวกินหญ้าเป็นอาหารหลัก ปริมาณซิลิกาที่พบ

ในอาหารส่งผลให้รอยสึกที่เกิดขึ้นมีความเป็นระเบียบและปรากฏในทิศทางเดียวกัน ดังนั้นค่า $epLsar$ จึงสัมพันธ์กับการกินหญ้า (Scott, 2012; Merceron et al., 2016) สำหรับไบชันที่เป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า ตัวแปรต่าง ๆ เหล่านี้จะมีค่าอยู่ระหว่างสัตว์กินใบไม้และสัตว์กินหญ้า จึงกล่าวได้ว่าค่าตัวแปรของรอยสึกระดับ microwear ในสัตว์กินพืชเปรียบเทียบกับสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ได้

เมื่อพิจารณาค่าตัวแปรรอยสึกระดับ microwear ในเลียงผาและกวางผา สามารถบ่งบอกอาหารและรูปแบบการกินอาหารในช่วงเวลาระยะสั้นได้ พบว่าเลียงผาได้ปัจจุบันมีรูปแบบการกินอาหารแบบสัตว์กินใบไม้ สอดคล้องกับรายงานก่อนหน้าเกี่ยวกับอาหารของเลียงผาได้ในประเทศไทย เช่น Chairat (2007), Junshum et al. (2011) และ Nakasathein (2017) เป็นต้น ตัวอย่างปัจจุบันของกวางผาจีนและกวางผาหิมาลัยเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า โดยปรากฏสัญญาณการกินหญ้าที่มากกว่าเลียงผาได้ รอยสึก microwear ของกวางผาหิมาลัยปัจจุบันนั้นให้ผลการศึกษาเหมือนกับงานวิจัยของ Junaid et al. (2012) และ Ilyas and Khan (2003) กรณีของกวางผาจีนมีค่า $Asfc$ และ Tfv ที่สูงที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับชนิดอื่น ๆ ซึ่งเกี่ยวข้องกับการกินอาหารที่มีความแข็ง (Merceron et al., 2016) สอดคล้องกับการศึกษาก่อนหน้าที่มีการรายงานการกินใบไม้และหญ้าแห้ง (Nimitsin, 2012) อย่างไรก็ตามจำนวนตัวอย่างที่ไม่มากนัก อาจจำเป็นต้องมีการวิเคราะห์เพิ่มเติมในอนาคต สำหรับตัวอย่างศึกษาซากดึกดำบรรพ์ พบว่า เลียงผาได้และกวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนมีค่า $epLsar$ ต่ำกว่าตัวอย่างมีนัยสำคัญ แตกต่างจากกวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีนมีค่า $epLsar$ สูงกว่ากวางมูสและไบชันอย่างมีนัยสำคัญ (ตารางที่ 6 และ 7) อาจกล่าวได้ว่าเลียงผาได้และกวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนมีแนวโน้มการกินหญ้าเป็นอาหารน้อยกว่ากวางผาหิมาลัย นอกจากนี้เลียงผาได้ในสมัยไพลสโตซีนมีค่า $Asfc$ ที่ต่ำที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับอีก 2 ชนิด (ตารางที่ 6 และ 7) หรือมีแนวโน้มการกินอาหารที่อ่อนนุ่มกว่าตัวอย่างไพลสโตซีนอื่น ๆ สำหรับกวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีน มีค่า $Asfc$ สูงที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับทุกชนิดรวมถึงกวางมูส (ตารางที่ 6) ซึ่งบ่งชี้ถึงการกินอาหารที่มีความแข็ง (Ramdarshan et al., 2016) อาจกล่าวได้ว่ากวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนนั้นมีการกินเมล็ดพืชหรือใบไม้และหญ้าที่มีความแข็งมากกว่ากวางผาหิมาลัยและเลียงผาได้

นอกจากบ่งบอกประเภทอาหารและรูปแบบการกินอาหาร ผลการศึกษา DMTA สามารถบ่งบอกถึงการแบ่งสรรทรัพยากรในพื้นที่ทับซ้อนกัน (resource partitioning) ระหว่างเลียงผาและกวางผา โดยผลการศึกษาทางสถิติ Tukey's HSD พบว่า ตัวแปรรอยสึกระดับ microwear ทั้ง 4 ตัวแปรไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญระหว่างเลียงผาและกวางผาในสมัยไพลสโตซีน (ตารางที่ 8) ซึ่งหมายถึงมีการใช้พื้นที่อาศัยทับซ้อนกัน สำหรับการศึกษาดังกล่าวด้วยวิธี Fisher's LSD พบว่ากวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนจากเพิงผาถ้ำลอดมีค่า $Asfc$ และ $HAsfc$ สูงกว่าเลียงผาได้ในสมัยไพลสโตซีน (ตารางที่ 7 และ 8) บ่งชี้ว่ากวางผาจีนดึกดำบรรพ์มีการกินอาหารที่หลากหลายมากกว่าเลียงผาได้

นอกจากนี้กวางผาจินทั้งตัวอย่างปัจจุบันและไพลสโตซีนมีค่า HAsfc สูงที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ชนิดอื่นในสมัยเดียวกัน (ตารางที่ 7) ค่า HAsfc ที่สูงนี้อาจเกี่ยวข้องกับการปรับตัวด้านอาหารของกวางผาจิน จากการศึกษาที่ผ่านมา มีการรายงานความขัดแย้งระหว่างชนิดของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ในกลุ่มประชากรเลี้ยงผาไต้หวันและกวางผาจินที่จังหวัดเชียงใหม่ ประเทศไทย เลี้ยงผาไต้หวันที่มีขนาดตัวใหญ่และดุร้ายกว่ามักขับไล่กวางผาจินออกจากพื้นที่อาศัยทับซ้อน (Chaiyarat et al., 1999; Nakasathein, 2017) นอกจากนี้เลี้ยงผาไต้หวันมักมีพฤติกรรมอยู่อาศัยเป็นกลุ่มขนาดเล็ก แตกต่างจากกวางผาจินที่มักอยู่อาศัยโดดเดี่ยวหรือเป็นคู่ ทำให้กวางผาจินมักถูกขับไล่ออกจากบริเวณทับซ้อน (Nimitsin, 2012; Nakasathein, 2017) การแก่งแย่งพื้นที่อาศัยทับซ้อนระหว่างชนิดอาจส่งผลต่อพฤติกรรมการกินอาหารและประเภทอาหาร โดยความขัดแย้งที่เกิดขึ้นในพื้นที่อาศัยเดียวกันระหว่างชนิดอาจส่งผลให้กวางผาจินมีการปรับตัวในการกินอาหารที่หลากหลายมากกว่าเลี้ยงผาไต้หวันหรือกวางผาหิมาลัย ซึ่งพฤติกรรมการกินอาหารที่หลากหลายนี้สามารถสรุปได้จากผลการศึกษาค่า microwear ว่าเลี้ยงผาและกวางผาในสมัยไพลสโตซีนนั้นมีการเลือกกินประเภทอาหารบางอย่างที่คล้ายคลึงกัน ดังนั้นการแบ่งสรรทรัพยากรในพื้นที่ทับซ้อนระหว่างชนิดของสัตว์กลุ่มนี้จึงปรากฏขึ้น

5.2 นิเวศวิทยาบรรพกาลของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จนถึงปัจจุบัน

การรายงานสภาพแวดล้อมและนิเวศวิทยาของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae สมัยไพลสโตซีนในภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ มีการศึกษาก่อนหน้านี้โดยใช้การวิเคราะห์ค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน เรณูและชิ้นส่วนซากดึกดำบรรพ์พืช และซากดึกดำบรรพ์สัตว์ในการระบุสภาพแวดล้อมในอดีต การศึกษาค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนจากสารเคลือบฟันของซากดึกดำบรรพ์สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมหลายชนิดจากแหล่งขุดค้นซากดึกดำบรรพ์หลายแห่ง เช่น บ้านโคกสูง ถ้ำยายรวก และเพิงผาถ้ำลอด ให้ผลการศึกษาว่าประเทศไทยนั้นมีสภาพแวดล้อมผสมระหว่างป่าทึบและทุ่งหญ้า และมีการกระจายตัวของหญ้า C₄ ในทุ่งหญ้าเปิด (Suraprasit et al., 2018; Suraprasit et al., 2019; Suraprasit et al., 2020; Suraprasit et al., 2021b) สอดคล้องกับการศึกษาซากดึกดำบรรพ์พืชโบราณจากบ้านโคกสูง ที่สรุปได้ว่าสภาพแวดล้อมในสมัยไพลสโตซีนตอนกลางเป็นป่าผลัดใบเขตร้อนและป่าดิบชื้น (Grote, 2007) จากงานวิจัยของ Chaimanee (1998) ศึกษาซากดึกดำบรรพ์สัตว์ฟันแทะจากถ้ำวิมานนาคินท์ คาดว่าสภาพแวดล้อมสมัยไพลสโตซีนของเอเชียตะวันออกเฉียงใต้มีทั้งป่าทึบและทุ่งหญ้า โดยมีถิ่นอาศัยแบบโมเสก (mosaic habitat) หรือมีการกระจายของถิ่นอาศัยแต่ละประเภทในสภาพแวดล้อมแบบไม่สม่ำเสมอ ผลการศึกษาค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนจากซากดึกดำบรรพ์ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่ขุดพบที่ถ้ำวิมานนาคินท์ สามารถสรุปสภาพแวดล้อมในอดีตเป็นทุ่งหญ้าสะวันนาและป่าทึบปะปนกัน (Pushkina et al., 2010) คล้ายคลึงกับสภาพแวดล้อมจากแหล่งขุดค้นบ้านโคกสูง (Suraprasit et al., 2018) นอกจากนี้สภาพแวดล้อมสมัยไพลสโตซีนใน

ประเทศอื่นของภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ให้ผลการศึกษาล้ายคลึงกันกับผลการศึกษาในประเทศไทย โดยค่าไอโซโทปเสถียรจากซากดึกดำบรรพ์ที่ขุดพบจากแหล่งบอห์ ดัมบัง ประเทศกัมพูชา และจากแหล่งขุดค้นน้ำลอด ประเทศลาว พบว่าสภาพแวดล้อมในสมัยไพลสโตซีนมีลักษณะป่าแบบผสมเช่นกัน (Bacon et al., 2018a; Bacon et al., 2018b) จากการศึกษาครั้งนี้ รอยสีกบนฟันระดับ mesowear และ microwear ให้ผลการศึกษาสอดคล้องกับหลักฐานอื่น ๆ ที่อาจกล่าวได้ว่าสภาพแวดล้อมในประเทศไทยสมัยไพลสโตซีนมีลักษณะสภาพแวดล้อมทั้งป่าทึบและทุ่งหญ้าเปิดปะปนกัน หลักฐานดังกล่าวสนับสนุนการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมจากสมัยไพลสโตซีนเข้าสู่สมัยโฮโลซีน ค่าไอโซโทปเสถียรและเรณูจากพืชสมัยโฮโลซีน พบว่าสภาพแวดล้อมมีอุณหภูมิอุ่นขึ้นและมีความชื้นในสภาพอากาศมากขึ้น ส่งผลให้การกระจายตัวของป่าเขตร้อนและพืชประเภท C_3 มากขึ้น และทำให้การกระจายตัวของทุ่งหญ้าลดลง (Kershaw et al., 2001; White et al., 2004; Morley, 2012; Louys & Robert, 2020; Suraprasit et al., 2021b) การเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมที่เกิดขึ้นส่งผลให้สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่กินหญ้าหรืออาศัยในทุ่งหญ้าเปิดมีการกระจายตัวลดลง และชนิดของสิ่งมีชีวิตที่อาศัยในป่าเพิ่มจำนวนมากเมื่อสิ้นสุดสมัยไพลสโตซีนตอนปลายหรือตั้งแต่ช่วงสมัยโฮโลซีนตอนต้น (Louys & Robert, 2020; Suraprasit et al., 2021b)

ผลการศึกษารอยสีกบนฟันของทุกตัวอย่างศึกษาในงานวิจัยนี้ เปรียบเทียบกับค่าไอโซโทปเสถียรจากการศึกษาก่อนหน้า แสดงในภาคผนวก จ โดยข้อมูลจากรอยสีกบนฟันวิเคราะห์ร่วมกับค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนที่มีรายงานก่อนหน้าจากงานวิจัยของ Suraprasit et al. (2020) เนื่องจากศึกษาตัวอย่างขึ้นเดียวกัน ค่า HI นอกจากบ่งบอกประเภทอาหารและรูปแบบการกินอาหารยังสามารถบ่งชี้ถึงสภาพแวดล้อมที่สัตว์ชนิดนั้นอาศัยอยู่ได้ หากพิจารณาค่า HI ของเสี้ยวและกวางผาในสมัยไพลสโตซีน ถูกจัดอยู่ในกลุ่มสัตว์กินใบไม้และหญ้าในพื้นที่ปิด (mixed feeders in open habitats; 1.1-3.0) หรือกลุ่มสัตว์กินหญ้าสด (fresh grass-eating grazers; 1.9-4.1) หรือกลุ่มสัตว์กินใบไม้และหญ้าในพื้นที่เปิด (mixed feeders in open habitats; 2.5-5.3) สัตว์เคี้ยวเอื้องที่มีรูปแบบการกินอาหารประเภทสัตว์กินหญ้า หรืออาศัยในทุ่งหญ้าที่มีการปนเปื้อนของฝุ่นและทรายในสภาพแวดล้อมและอาหาร มักมีค่า HI ที่สูงกว่าสัตว์กินใบไม้ในพื้นที่ปิด (Janis, 1988; Damuth & Janis, 2011) เมื่อพิจารณาถึงค่า HI ของเสี้ยวและกวางผาในสมัยไพลสโตซีนทั้ง 3 ชนิดให้ผลสอดคล้องกับค่าไอโซโทปเสถียรของสารเคลือบฟัน ที่พบว่าเสี้ยวได้มีแนวโน้มอาศัยอยู่ในแหล่งที่อยู่หลากหลายประเภท ตั้งแต่ป่าทึบจนถึงทุ่งหญ้า และสกุลกวางผาในอดีตมีแนวโน้มอาศัยในทุ่งหญ้าเปิด (Suraprasit et al., 2020) กล่าวได้ว่าค่า HI นั้นสามารถใช้ในการบ่งบอกนิเวศวิทยาของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ควบคู่กับค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนได้

ผลการศึกษารอยสีกระดับ microwear ของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae สอดคล้องกับผลการศึกษาค่าไอโซโทปก่อนหน้า โดยพบว่าเสี้ยวได้ในสมัยไพลสโตซีนจากถ้ำวิมานนาคินท์และ

เพิงผากล้าลอด มีรอยสึกระดับ microwear บ่งชี้ถึงการกินทั้งใบไม้และหญ้าที่มีความอ่อนนุ่ม และมีความหลากหลายในการกินอาหารน้อยกว่าเสี้ยนผาและกวางผาชนิดอื่น ๆ ค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนจากงาน Suraprasit et al. (2020) พบว่าเสี้ยนผาในสมัยไพลสโตซีนจากถ้ำวิมานนาคินทร์มีค่าอยู่ระหว่าง -12.8‰ ถึง $+1.7\text{‰}$ หรือค่ามัธยฐานที่ -11.0‰ และตัวอย่างจากเพิงผากล้าลอดมีค่าอยู่ระหว่าง -14.3‰ ถึง $+1.9\text{‰}$ หรือค่ามัธยฐานที่ -12.2‰ ค่าไอโซโทปของซากดึกดำบรรพ์เสี้ยนผาได้จากทั้ง 2 แหล่งบ่งบอกถึงการกินที่หลากหลายน โดยกินพืช C_3 เป็นอาหารหลัก กินทั้งพืช C_3 และ C_4 และเป็นสัตว์กินหญ้า C_4 เพียงอย่างเดียว นอกจากนี้ตัวอย่างเสี้ยนผาในสมัยไพลสโตซีนจากบอร์ห์ ดัมบัง ประเทศกัมพูชา มีค่าไอโซโทปเสถียรอยู่ระหว่าง -13.2‰ ถึง $+1.6\text{‰}$ และมีค่ามัธยฐานที่ -11.5‰ บ่งบอกถึงการกินทั้งพืช C_3 และ C_4 (Bacon et al., 2018b) เสี้ยนผาใต้สมัยไพลสโตซีนจากบ้านโคกสูงมีค่าไอโซโทปเสถียรอยู่ระหว่าง -15.1‰ ถึง -11.8‰ ที่ค่ามัธยฐาน -13.9‰ หรือกินพืช C_3 เป็นอาหาร (Suraprasit et al., 2018) โดยให้ผลค่าไอโซโทปคล้ายคลึงกับตัวอย่างเสี้ยนผาใต้น้ำลอด ประเทศลาว ที่ให้ค่าไอโซโทปเสถียรอยู่ระหว่าง -14.6‰ ถึง -13.0‰ ที่ค่ามัธยฐาน -13.8‰ (Bacon et al., 2018a) เมื่อพิจารณาพร้อมกับผลการศึกษาจากงานวิจัยนี้อาจกล่าวได้ว่าเสี้ยนผาใต้ในสมัยไพลสโตซีนมีการกินอาหารแบบไม่จำเพาะ (generalist) โดยกินพืชที่มีความอ่อนนุ่ม และอาศัยอยู่ทั้งป่าทึบและทุ่งหญ้าเปิด สำหรับตัวอย่างปัจจุบัน พบว่าเสี้ยนผาใต้จากประเทศไทยและเกาะสุมาตรา ประเทศอินโดนีเซีย มีค่าไอโซโทปอยู่ที่ -16.6‰ ถึง -12.3‰ ค่ามัธยฐานที่ -14.1‰ บ่งบอกการกินพืช C_3 เป็นอาหารหลัก (Suraprasit et al., 2020) สำหรับประชากรเสี้ยนผาใต้ปัจจุบันจากประเทศลาว และทุ่งใหญ่เนเรศวร ปรากฏสัญญาณการกินพืช C_3 โดยมีค่าไอโซโทปเสถียรรายงานที่ -15.9‰ หรือกล่าวได้ว่าอาศัยในป่าทึบ (Pushkina et al., 2010) โดยผลที่ได้จากวิธี DMTA ให้ข้อมูลเพิ่มเติมเกี่ยวกับการกินอาหารของเสี้ยนผาใต้ มีค่า HAsfc ที่ต่ำกว่าชนิดอื่น หรือมีการกินอาหารที่จำเพาะมากกว่าสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae อื่น เมื่อพิจารณาจากอดีตจนถึงปัจจุบัน พบว่าพฤติกรรมการกินอาหารของเสี้ยนผาใต้มีการเปลี่ยนแปลง โดยเสี้ยนผาใต้ในสมัยไพลสโตซีนจากถ้ำวิมานนาคินทร์และเพิงผากล้าลอดมีแนวโน้มการกินใบไม้ทั้งประเภท C_3 , C_3/C_4 , และ C_4 และอาศัยอยู่ในสภาพแวดล้อมหลากหลายนตั้งแต่ป่าทึบจนถึงทุ่งหญ้า ขณะที่เสี้ยนผาในปัจจุบันมีการปรับตัวอยู่อาศัยในพื้นที่ป่าทึบและกินใบไม้ประเภท C_3 เป็นอาหารหลัก โดยตั้งแต่อดีตจนถึงปัจจุบันเสี้ยนผาใต้อย่างคงมีความจำเพาะในการกินพืชที่มีความอ่อนนุ่มเช่นเดิม

ผลจากรอยสึกระดับ microwear พบว่า กวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนจากเพิงผากล้าลอดเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า โดยกินอาหารหลากหลายนประเภทที่มีความแข็ง ผลการทดลองที่ได้สอดคล้องกับค่าไอโซโทปที่มีค่าอยู่ระหว่าง -7.1‰ ถึง $+1.9\text{‰}$ และมีค่ามัธยฐานที่ -0.4‰ แสดงถึงการกินพืชทั้ง C_3 และ C_4 และอยู่อาศัยในพื้นที่เปิด (Suraprasit et al., 2020) ค่าจากรอยสึกบนฟันสามารถระบุได้ว่ากวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนมีพฤติกรรมการกินอาหารที่มีความแข็งและหลากหลาย

มากกว่า และมีแนวโน้มอยู่อาศัยในทุ่งหญ้าเปิดมากกว่าเลี้ยงผาได้ในสมัยไพลสโตซีน สำหรับตัวอย่างปัจจุบัน กวางผาจีนปรากฏรอยสึกบนฟันที่บ่งชี้ถึงการกินอาหารแข็ง โดยกินทั้งใบไม้และหญ้า สอดคล้องกับงานวิจัยของ Nimitsin (2012) ที่กล่าวว่ากวางผาจีนมีพฤติกรรมกินใบไม้และหญ้าแห้ง นอกจากนี้กวางผาจีนยังปรากฏค่าของ HAsfc ที่มากกว่าสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae อื่น บ่งชี้ถึงการกินอาหารที่หลากหลาย และสอดคล้องกับการปรับตัวเกี่ยวกับการกินอาหารของกวางผาจีนต่อความขัดแย้งในพื้นที่ทับซ้อนกับเลี้ยงผาที่เคยมีรายงานก่อนหน้านี้ (Chaiyarat et al., 1999; Nimitsin, 2012; Nakasathein, 2017) ผลการทดลองที่ได้สอดคล้องกับค่าไอโซโทปเสถียรของกวางผาจีนจากภาคเหนือของประเทศไทย มีค่าไอโซโทปที่ -3.3‰ (Suraprasit et al., 2020) บ่งบอกการกินพืช C_3 และ C_4 เป็นอาหารหลักและอาศัยอยู่ในพื้นที่อาศัยแบบเปิด (Suraprasit et al., 2020) เมื่อวิเคราะห์ผลของวิธีศึกษาทั้งรอยสึกบนฟันและค่าไอโซโทป พบว่ากวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนและปัจจุบันมีรูปแบบการกินอาหารเดียวกัน จัดเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า กินพืชที่มีความแข็ง โดยกวางผาจีนในอดีตมีแนวโน้มอาศัยในทุ่งหญ้าเปิดมากกว่ากวางผาปัจจุบัน และมีความหลากหลายของอาหารที่กินสูงตั้งแต่สมัยไพลสโตซีนจนถึงปัจจุบัน

รอยสึกระดับ microwear ของกวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีนจากถ้ำผาบองและถ้ำวิมานนาคินทร์ แสดงการกินพืชทั้งใบไม้และหญ้า โดยมีความหลากหลายของอาหารที่กินปานกลาง สอดคล้องกับผลไอโซโทปเสถียร โดยค่าไอโซโทปของตัวอย่างจากถ้ำผาบองอยู่ระหว่าง -2.6‰ ถึง $+3.0\text{‰}$ ค่ามัธยฐานอยู่ที่ -0.5‰ บ่งบอกถึงการเป็นสัตว์กินหญ้า C_4 ในทุ่งหญ้าเปิด (Bocherens et al., 2017) สำหรับตัวอย่างกวางผาหิมาลัยจากถ้ำวิมานนาคินทร์ มีค่าไอโซโทปอยู่ระหว่าง -3.5‰ ถึง $+0.4\text{‰}$ มีค่ามัธยฐานอยู่ที่ -1.2‰ แสดงถึงสัญญาณการกินพืช C_3 (Suraprasit et al., 2020) และตัวอย่างกวางผาหิมาลัยจากเพิงผาถ้ำลอด มีค่าไอโซโทปอยู่ระหว่าง -5.3‰ ถึง -0.1‰ ที่มีมัธยฐาน -3.3‰ ให้สัญญาณการกินทั้งพืช C_3 และ C_4 (Suraprasit et al., 2020) มากกว่าตัวอย่างสมัยไพลสโตซีนจากแหล่งขุดค้นอื่น จึงคาดว่ากวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีนเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้าอาศัยในพื้นที่เปิด สำหรับตัวอย่างปัจจุบันพบว่าผลจากรอยสึกระดับ microwear ให้ผลรูปแบบการกินอาหารของกวางผาหิมาลัยปัจจุบันคล้ายคลึงกับตัวอย่างซากดึกดำบรรพ์ โดยพบว่ากวางผาปัจจุบันกินทั้งใบไม้และหญ้า และกินพืชหลากหลายประเภท เมื่อเปรียบเทียบกับค่าไอโซโทป พบว่าตัวอย่างกวางผาหิมาลัยจากเทือกเขาหิมาลัย ประเทศเนปาล และจากบริเวณทางตอนใต้ของประเทศจีน ปรากฏสัญญาณการกินพืช C_3 ซึ่งมีค่าอยู่ระหว่าง -15.2‰ ถึง -6.0‰ มีค่ามัธยฐานที่ -12.2‰ (Suraprasit et al., 2020) จึงอาจกล่าวถึงรูปแบบการกินอาหารของกวางผาหิมาลัยตั้งแต่อดีตจนถึงปัจจุบันได้ว่า กวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีนอาศัยอยู่ในทุ่งหญ้าเปิด กินอาหารหลากหลายทั้งใบไม้และหญ้า เมื่อเวลาผ่านไปจนถึงปัจจุบัน กวางผาหิมาลัยมีการปรับตัวอยู่อาศัยในพื้นที่ปิดหรือป่าที่บวมมากขึ้น และปรับตัวกินหญ้า C_3 แทนกลุ่มอาหารประเภทเดิมในสมัยไพลสโตซีน

เมื่อนำผลการศึกษาจากค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน, รอยสึกบนฟันระดับ mesowear และ microwear วิเคราะห์ร่วมกับค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอน และรายงานการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จากงานวิจัยก่อนหน้านี้ พบว่าแนวโน้มรูปแบบการกินอาหารของเสียงผาและกวางผาปัจจุบันจากประเทศไทย มีสัญญาณการกินใบไม้และพืช C_3 มากขึ้น อาศัยในพื้นที่ปิดหรือป่าทึบมากกว่าตัวอย่างในสมัยไพลสโตซีน สอดคล้องกับการศึกษาไอโซโทปเสถียรและการกระจายตัวของซากดึกดำบรรพ์พืชและสัตว์ในประเทศไทย ที่มีการกระจายตัวของทุ่งหญ้า C_4 ลดลง และปรากฏการกระจายตัวของป่าฝนเขตร้อนมากขึ้น เนื่องด้วยสภาพภูมิอากาศที่ร้อนขึ้นและมีความชื้นมากขึ้น (Kershaw et al., 2001; White et al., 2004; Morley, 2012; Louys & Robert, 2020; Suraprasit et al., 2021b) และอาจส่งผลให้จำนวนประชากรของเสียงผาและกวางผาในสมัยไพลสโตซีนจนถึงโฮโลซีนลดจำนวนลงเนื่องจากประเภทของพืชที่กินมีการเปลี่ยนแปลงไป นอกจากนี้รอยสึกบนฟันยังสนับสนุนแนวความคิดการอยู่อาศัยในพื้นที่จำกัด (restricted habitat) ของเสียงผาและกวางผาในปัจจุบัน (Louys & Robert, 2020; Suraprasit et al., 2020; Suraprasit et al., 2021b) การเปลี่ยนแปลงทางนิเวศวิทยาของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ที่อยู่อาศัยในพื้นที่จำกัดมากขึ้นตั้งแต่ตอนปลายของสมัยไพลสโตซีนจนถึงสมัยโฮโลซีน นอกจากการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมที่ส่งผลให้ประชากรของเสียงผาและกวางผาต้องอยู่อาศัยในป่าทึบที่มีความสูงจากระดับน้ำทะเลมากขึ้นกว่าในสมัยไพลสโตซีน กิจกรรมของมนุษย์ทั้งในอดีตและปัจจุบันคาดว่าเป็นปัจจัยหนึ่งที่ส่งผลต่อจำนวนประชากรสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae เช่นกัน จากการค้นพบซากดึกดำบรรพ์เสียงผาและกวางผาจากเพิงผาถ้ำลอด ซากตัวอย่างไพลสโตซีนเหล่านี้พบหลักฐานการถูกล่าจากมนุษย์ในสมัยไพลสโตซีน (Wattanapituksakul et al., 2018) และในปัจจุบัน การล่าสัตว์โดยมนุษย์เพื่อการบริโภคและอุปโภค รวมไปถึงการลักลอบค้าชิ้นส่วนสัตว์ผิดกฎหมาย ยังคงปรากฏอยู่ในภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ และส่งผลให้ประชากรของสัตว์ลดลงอย่างมาก (Harrison et al., 2016; Leupen et al., 2017) สอดคล้องกับพฤติกรรมของสัตว์กลุ่มนี้ที่มักหลบหนีขึ้นที่สูงเพื่อให้รอดพ้นจากการถูกล่า (Wilson & Mittermeier, 2011) จากการศึกษาครั้งนี้ สามารถสรุปได้ว่า ค่า HI, รอยสึกบนฟันระดับ mesowear และ microwear สามารถใช้ในการระบุอาหาร รูปแบบการกินอาหาร ของเสียงผาและกวางผาจากสมัยไพลสโตซีนถึงสมัยโฮโลซีนได้ และสามารถใช้ตัวแปรศึกษาเหล่านี้ พิจารณาควบคู่กับวิธีการศึกษารูปแบบอื่น เพื่อบ่งบอกการเปลี่ยนแปลงทางนิเวศวิทยาของเสียงผาและกวางผาจากอดีตจนถึงปัจจุบัน

บทที่ 6

สรุปผลและข้อเสนอแนะ

ผลการทดลองจากค่าดัชนีความสูงของตัวฟัน (HI), รอยสึกบนฟันระดับ mesowear และ microwear สามารถใช้เพื่อบ่งบอกอาหารและรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ได้ ผลจากค่า HI และ mesowear บ่งบอกรูปแบบการกินอาหารระยะยาวตลอดชีพประเภทสัตว์กินใบไม้และหญ้า ทั้งเลี้ยงผาและกวางผาตัวอย่างปัจจุบันและสมัยไพลสโตซีน โดยเลี้ยงผาได้มีการกินใบไม้มากกว่าสกุลกวางผา เมื่อพิจารณาผลรอยสึกระดับ microwear พบข้อมูลของรูปแบบการกินอาหารในช่วงเวลาหลังเสียชีวิตที่เพิ่มเติมจากรอยสึกระดับ mesowear กล่าวได้ว่ารูปแบบการกินอาหารของเลี้ยงผาได้มีความจำเพาะในการกินใบไม้อ่อนนุ่มเป็นอาหารหลัก ซึ่งปรากฏพฤติกรรมการกินรูปแบบเดียวกันทั้งตัวอย่างไพลสโตซีนและปัจจุบัน สำหรับกวางผาจึงจัดเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้าที่มีความแข็งแรงและกินอาหารหลากหลายมากที่สุดเมื่อเปรียบเทียบกับชนิดอื่น เช่นเดียวกับกวางผาหิมาลัยที่เป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า โดยกินอาหารหลากหลายระดับปานกลางเมื่อเปรียบเทียบกับทั้ง 3 ชนิด นอกจากนี้รอยสึกบนฟันระดับ microwear ยังบ่งบอกถึงการใช้พื้นที่ทับซ้อนระหว่างเลี้ยงผาและกวางผา และบ่งชี้การจัดสรรทรัพยากรในแหล่งอาศัยจำกัดระหว่างชนิด

ข้อมูลที่ได้จากรอยสึกทั้งหมดเมื่อพิจารณาร่วมกับค่าไอโซโทปเสถียรจึงกล่าวได้ว่า เลี้ยงผาได้ในสมัยไพลสโตซีนเป็นสัตว์กินใบไม้และหญ้า ที่มีการกินใบไม้มากกว่าชนิดอื่น และมีการกินทั้งพืช C_3 , C_3/C_4 , และ C_4 หรือมีการกินประเภทพืชที่หลากหลาย ขณะที่เลี้ยงผาได้ปัจจุบันจัดเป็นสัตว์กินใบไม้ประเภท C_3 และอาศัยในป่าที่ดิบ กวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีนมีการกินพืช C_4 ทั้งใบไม้และหญ้า ขณะที่กวางผาจีนปัจจุบันกินใบไม้และหญ้าประเภท C_3/C_4 ซึ่งบ่งชี้การอยู่อาศัยในทุ่งหญ้าเปิดน้อยกว่าตัวอย่างไพลสโตซีน สำหรับกวางผาหิมาลัยมีการกินพืช C_3/C_4 หรือ C_4 ทั้งใบไม้และหญ้า แตกต่างจากกวางผาหิมาลัยปัจจุบันที่กินพืช C_3 ทั้งใบไม้และหญ้า บ่งบอกถึงการอยู่อาศัยในพื้นที่ปิดมากกว่าประชากรในสมัยไพลสโตซีน การเปลี่ยนแปลงรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จนถึงปัจจุบัน สอดคล้องกับการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมของประเทศไทยและภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ตั้งแต่สมัยไพลสโตซีนจนถึงสมัยโฮโลซีน โดยในสมัยไพลสโตซีนประเทศไทยมีสภาพแวดล้อมแบบผสม หรือการกระจายตัวของป่าที่ดิบและทุ่งหญ้าปะปนกันในแหล่งอาศัย มีการกระจายตัวของทุ่งหญ้า C_4 (White et al., 2004; Morley, 2012; Louys & Robert, 2020; Suraprasit et al., 2021b) ต่อมาในสมัยโฮโลซีนจนถึงปัจจุบัน การเปลี่ยนแปลงของ

สภาพแวดล้อมที่มีอุณหภูมิสูงขึ้นและมีความชื้นมากขึ้น ส่งผลให้พืช C_3 และป่าที่บึงมีการแผ่ขยายออกกว้างมากยิ่งขึ้นและทุ่งหญ้ามีการกระจายตัวลดลง และทำให้สิ่งมีชีวิตที่อยู่อาศัยในทุ่งหญ้าเปิดลดจำนวนลงหรือมีการปรับตัวอยู่อาศัยในป่าที่บึง (Louys & Robert, 2020; Suraprasit et al., 2021b) ซึ่งผลการศึกษารูปแบบการกินอาหารของเสี้ยวผาและกวางผาจากอดีตจนถึงปัจจุบัน สนับสนุนสมมติฐานการปรับตัวโดยอยู่อาศัยในพื้นที่จำกัด ในป่าที่บึงที่ระดับความสูงจากน้ำทะเลมากขึ้นกว่าสมัยไพลสโตซีน และมีการเปลี่ยนแปลงประเภทของอาหารที่กินจากอดีต ซึ่งจำนวนประชากรเสี้ยวผาและกวางผาที่ลดลงอาจเกิดขึ้นเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมจากสมัยไพลสโตซีนจนถึงสมัยโฮโลซีน และการล่าของมนุษย์ตั้งแต่อดีตจนถึงปัจจุบัน

ข้อเสนอแนะ

เนื่องด้วยข้อจำกัดของการเข้าถึงตัวอย่างกวางผา ทำให้ตัวอย่างศึกษาของกวางผาจีนและกวางผาหิมาลัยมีจำนวนที่ค่อนข้างน้อย หากในอนาคตมีการศึกษาตัวอย่างจำนวนมากขึ้น อาจให้ผลการศึกษาของอาหารและรูปแบบการกินอาหารชัดเจนยิ่งขึ้น

ผลการศึกษาที่ได้จากงานวิจัยนี้ อาจนำไปใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานสำหรับการอนุรักษ์ประชากรเสี้ยวผาและกวางผาปัจจุบัน เพื่อใช้สำหรับการจัดสรรทรัพยากรและแหล่งที่อยู่อาศัยที่เหมาะสมกับอาหาร และรูปแบบการกินอาหารของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae แต่ละชนิดได้ เนื่องด้วยนิเวศวิทยาบรรพกาลของเสี้ยวผาและกวางผาในสมัยไพลสโตซีนบ่งชี้ถึงการอยู่อาศัยในพื้นที่เปิดหรือทุ่งหญ้ามากกว่าในสมัยปัจจุบัน ดังนั้นผู้วิจัยเสนอว่าแผนการอนุรักษ์ที่อาจเป็นประโยชน์ต่อการเพิ่มจำนวนประชากรของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae คือการจัดสรรพื้นที่หรือสงวนทุ่งหญ้าเปิดที่พบตามภูเขาสูงให้เป็นแหล่งอาศัยของเสี้ยวผาและกวางผา ซึ่งสอดคล้องกับรูปแบบการกินอาหารทั้งใบไม้และหญ้าของสัตว์กลุ่มนี้ และเพิ่มความหลากหลายของอาหารให้กับเสี้ยวผาและกวางผาในปัจจุบัน

ภาคผนวก ก

รายชื่อและจำนวนตัวอย่างสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในงานวิจัยเพื่อการศึกษารอยสีกระดับ mesowear และรอยสีกระดับ microwear ด้วยวิธี DMTA

คำย่อแหล่งที่มาตัวอย่าง: KNR = สถานีวิจัยสัตว์ป่าเขานางรำ จังหวัดอุทัยธานี, OK = สถานีเพาะเลี้ยงสัตว์ป่าอมก๋อย จังหวัดเชียงใหม่, CUMNH = พิพิธภัณฑ์ธรรมชาติวิทยา จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย, ZMKU = พิพิธภัณฑ์สัตว์วิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, FMKU = พิพิธภัณฑ์ป่าไม้ คณะวนศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, NSM = องค์การพิพิธภัณฑ์แห่งชาติ จังหวัดปทุมธานี, BM = The British Museum สหราชอาณาจักร, NMB = Naturhistorisches Museum Basel ประเทศสวิตเซอร์แลนด์, MNHN = Muséum national d'histoire naturelle ประเทศฝรั่งเศส, และ ZSM = Zoologische Staatssammlung Munchen ประเทศเยอรมนี

คำย่อรูปแบบการกินอาหาร: B = สัตว์กินใบไม้, G = สัตว์กินหญ้า, M = สัตว์กินใบไม้และหญ้า

หมายเลขทะเบียน	รหัสตัวอย่างในงานวิจัยนี้	ชนิด	n	แหล่งที่มา	วิธีศึกษา		รูปแบบการกินอาหาร	อ้างอิง
					Mesowear II	DMTA		
CU-MM-T-0180	CU-MM-T-0180	<i>Capricornis sumatraensis</i>	3	CUMNH, Thailand				
CU-MM-T-0181	CU-MM-T-0181	<i>C. sumatraensis</i>		CUMNH, Thailand				
CU-MM-T-0002	CU-MM-T-0002	<i>C. sumatraensis</i>		CUMNH, Thailand				
-	FMKU01	<i>C. sumatraensis</i>	2	FMKU, Thailand				
-	FMKU02	<i>C. sumatraensis</i>		FMKU, Thailand				
-	ZMKU01	<i>C. sumatraensis</i>	3	ZMKU, Thailand				
-	ZMKU02	<i>C. sumatraensis</i>		ZMKU, Thailand				
-	ZMKU03	<i>C. sumatraensis</i>		ZMKU, Thailand				
THNHM-M-159	THNHM-M-159	<i>C. sumatraensis</i>	7	THNHM, Thailand				
NHM-021	THNHM-M-07275	<i>C. sumatraensis</i>		THNHM, Thailand				
NHM-022	THNHM-M-07276	<i>C. sumatraensis</i>		THNHM, Thailand				
THA-019	THNHM-M-08004	<i>C. sumatraensis</i>		THNHM, Thailand				

THA-201	THNHM-M-07971	<i>C. sumatraensis</i>		THNHM, Thailand				
THA-202	THNHM-M-07969	<i>C. sumatraensis</i>		THNHM, Thailand				
THA-203	THNHM-M-07277	<i>C. sumatraensis</i>		THNHM, Thailand				
-	KNR01	<i>C. sumatraensis</i>		KNR, Uthai Thani, - Thailand				
-	KNR02	<i>C. sumatraensis</i>		KNR, Uthai Thani, Thailand				
-	KNR03	<i>C. sumatraensis</i>	5	KNR, Uthai Thani, Thailand				
-	KNR04	<i>C. sumatraensis</i>		KNR, Uthai Thani, Thailand				
-	KNR05	<i>C. sumatraensis</i>		KNR, Uthai Thani, Thailand				
1908/136	ZSM 1908/136	<i>C. sumatraensis</i>		ZSM, Medan Deli, Sumatra				
1908/402	ZSM 1908/402	<i>C. sumatraensis</i>		ZSM, Deli, Sumatra				
1902/2	ZSM 1902/2	<i>Naemorhedus goral</i>	7	ZSM, Probably Siberia				
1904/1592	ZSM 1904/1592	<i>N. goral</i>		ZSM, Himalaya				
1904/1593	ZSM 1904/1593	<i>N. goral</i>		ZSM, Panjab, Himalaya				
1966/205	ZSM 1966/205	<i>N. goral</i>		ZSM, Nepal				
1974	ZSM 1974	<i>Naemorhedus griseus</i>		ZSM, West China				
C.4651	NMB-C.4651	<i>N. goral</i>	1	NMB, Sarasin,				

				Himalaya				
-	OK01	<i>N. griseus</i>	3	Omkoï, Chiang Mai, Thailand				
-	OK02	<i>N. griseus</i>		Omkoï, Chiang Mai, Thailand				
-	OK03	<i>N. griseus</i>		Omkoï, Chiang Mai, Thailand				
24.1.6.1	BM24.1.6.1	<i>N. griseus</i>	7	BM, Raheng, Siam (Thailand)				
1939.2443	BM1939.2443	<i>N. griseus</i>		BM				ตายเมื่อ 10 พฤษภาคม ค.ศ.1893, เพตเมีย
96.11.4.7	BM96.11.4.7	<i>N. griseus</i>		BM				ตายเมื่อ ≈ มกราคม ค.ศ. 1893
1.3.2.4	BM1.3.2.4	<i>N. griseus</i>		BM				เพตผู้
90.1.16.1	BM90.1.16.1	<i>N. griseus</i>		BM				
95.7.4.2	BM95.7.4.2	<i>N. griseus</i>		BM				
34.2.6.3	BM34.2.6.3	<i>N. griseus</i>		BM, Thaton, lower Burma (Myanmar)				
1900-607	1900-607	<i>N. griseus</i>	1	MNHN				
		<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	7				B	Kaiser et al., 2013
		<i>Cephalophus dorsalis</i>	28				B	Kaiser et al., 2013
		<i>Cephalophus sylvicultor</i>	39				B	Kaiser et al., 2013
		<i>Litocranius walleri</i>	99				B	Kaiser et al., 2013
		<i>Ammodorcas clarkei</i>	7				B	Kaiser et al., 2013
		<i>Capreolus</i>	295				B	Kaiser et al., 2013

		<i>capreolus</i>					
		<i>Alces alces</i>	230			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Odocoileus hemionus</i>	170			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Odocoileus virginianus</i>	92			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Antilocapra americana</i>	43			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Giraffa camelopardalis</i>	103			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Okapia johnstoni</i>	9			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Hyemoschus aquaticus</i>	18			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Diceros bicornis</i>	37			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	8			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Dendrohyrax dorsalis</i>	28			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Raphicerus campestris</i>	10			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Raphicerus melanotis</i>	6			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Oreotragus oreotragus</i>	1			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Rangifer tarandus</i>	27			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Mazama americana</i>	114			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Blastocerus dichotomus</i>	26			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Moschiola meminna</i>	6			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Tragulus javanicus</i>	14			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Tragulus napu</i>	16			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Heterohyrax brucei</i>	11			B	Kaiser et al., 2013
		<i>Bison bison</i>	15			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Hippotragus equinus</i>	31			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Hippotragus</i>	24			G	Kaiser et al., 2013

		<i>niger</i>					
		<i>Connochaetes taurinus</i>	53			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Alcelaphus buselaphus</i>	76			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Damaliscus lunatus</i>	5			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Kobus ellipsiprymnus</i>	28			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Ceratotherium simum</i>	24			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Equus grevyi</i>	149			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Oryx gazella</i>	3			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Connochaetes gnou</i>	2			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Kobus leche</i>	3			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Kobus kob</i>	8			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Redunca arundinum</i>	1			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	146			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Equus quagga</i>	1001			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Equus zebra</i>	640			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Equus africanus</i>	15			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Equus hemionus</i>	290			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Equus ferus przewalskii</i>	50			G	Kaiser et al., 2013
		<i>Syncerus caffer</i>	72			M	Kaiser et al., 2013
		<i>Boselaphus tragocamelus</i>	15			M	Kaiser et al., 2013
		<i>Tetracerus quadricornis</i>	21			M	Kaiser et al., 2013
		<i>Taurotragus oryx</i>	42			M	Kaiser et al., 2013
		<i>Tragelaphus imberbis</i>	31			M	Kaiser et al., 2013
		<i>Tragelaphus angasii</i>	20			M	Kaiser et al., 2013
		<i>Tragelaphus eurycerus</i>	33			M	Kaiser et al., 2013
		<i>Tragelaphus scriptus</i>	50			M	Kaiser et al., 2013

		<i>Budorcas taxicolor</i>	38				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Ovis canadensis</i>	29				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Capra ibex</i>	234				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Capricornis sumatraensis</i>	22				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Ovibos moschatus</i>	169				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Redunca fulvorufula</i>	64				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Aepyceros melampus</i>	58				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Ourebia ourebi</i>	212				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Antidorcas marsupialis</i>	27				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Gazella granti</i>	17				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Saiga tatarica</i>	5				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Axis axis</i>	49				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Axis procinus</i>	24				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Cervus elaphus canadensis</i>	42				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Cervus elaphus scotticus</i>	6				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Cervus duvaucelli</i>	50				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Camelus dromedarius</i>	20				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Lama guanicoe</i>	32				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Vicugna vicugna</i>	11				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Procapra capensis</i>	24				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Cervus unicolor</i>	66				M	Kaiser et al., 2013
		<i>Bos taurus</i>	44	Carnagues, Rhone delta, France			G	
		<i>Alces alces</i>	50	Bierbza, Poland			B	
		<i>Bison bonasus</i>	25	Bialowieza, Poland			M	

ภาคผนวก ข

ขนาดฟันของสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae จากตัวอย่างศึกษาปัจจุบันและสมัยไพลสโตซีน โดยตัวอย่างฟันปัจจุบันแสดงเฉพาะค่าของฟันกรามซี่ที่สาม

หมายเหตุ: ความสูงของฟันตัวอย่างปัจจุบันวัดจากความสูงตัวฟันที่โผล่พ้นกราม

รหัสตัวอย่าง	ชนิด	ฟันซี่ที่	ยาว (มม)	กว้าง (มม)	สูง (มม)
CU-MM-T-0002	<i>C. sumatraensis</i>	m3	21.68	12.65	15.63
CU-MM-T-0180	<i>C. sumatraensis</i>	M3	21.83	10.76	13.35
CU-MM-T-0181	<i>C. sumatraensis</i>	M3	17.50	9.73	16.67
FMKU-01	<i>C. sumatraensis</i>	M3	22.28	13.11	13.29
FMKU-02	<i>C. sumatraensis</i>	M3	21.76	12.90	17.46
KNR-01	<i>C. sumatraensis</i>	M3	20.22	13.59	12.16
KNR-02	<i>C. sumatraensis</i>	M3	20.14	12.80	14.92
KNR-03	<i>C. sumatraensis</i>	m3	24.07	8.01	11.61
KNR-04	<i>C. sumatraensis</i>	m3	27.36	10.49	12.14
KNR-05	<i>C. sumatraensis</i>	m3	28.25	8.52	8.91
OK-01	<i>N. griseus</i>	m3	13.33	5.25	12.011
OK-02	<i>N. griseus</i>	m3	16.73	5.38	13.36
OK-03	<i>N. griseus</i>	m3	18.54	7.67	9.618
THNHM-M-00159	<i>C. sumatraensis</i>	M3	22.68	10.41	9.46
THNHM-M-07275	<i>C. sumatraensis</i>	M3	20.24	12.51	8.71
THNHM-M-07276	<i>C. sumatraensis</i>	m3	28.88	12.05	10.64
THNHM-M-08004	<i>C. sumatraensis</i>	m3	25.71	13.47	11.56
THNHM-M-07971	<i>C. sumatraensis</i>	m3	28.16	11.18	10.1
THNHM-M-07969	<i>C. sumatraensis</i>	m3	24.85	11.22	8.76
THNHM-M-07277	<i>C. sumatraensis</i>	M3	23.23	12.75	15.01
ZMKU-01	<i>C. sumatraensis</i>	M3	20.14	13.59	10.2
ZMKU-02	<i>C. sumatraensis</i>	M3	20.09	13.62	18.573
ZMKU-03	<i>C. sumatraensis</i>	M3	20.16	13.59	15.7
ZSM 1902/2	<i>N. goral</i>	m3	21.27	9.08	10.94
ZSM 1904/1592	<i>N. goral</i>	m3	19.27	7.42	9.35
ZSM 1904/1593	<i>N. goral</i>	M3	17.58	9.54	13.72
ZSM 1908/136	<i>C. sumatraensis</i>	m3	28.79	8.94	14.64

ZSM 1966/205	<i>N. goral</i>	m3	20.41	8.37	10.53
ZSM1908/402	<i>C. sumatraensis</i>	m3	23.43	7.39	17.74
ZSM 1974	<i>N. goral</i>	M3	14.82	8.51	15.15
BM24.1.6.1	<i>N. griseus</i>	m3	17.00	7.16	5.34
BM1939.2443	<i>N. griseus</i>	m3	18.88	8.36	6.14
BM96.11.4.7	<i>N. griseus</i>	m3	19.65	7.99	6.90
BM1.3.2.4	<i>N. griseus</i>	m3	20.29	8.61	5.96
BM90.1.16.1	<i>N. griseus</i>	m3	19.89	8.67	4.20
BM95.7.4.2	<i>N. griseus</i>	m3	17.65	8.215	8.12
BM34.2.6.3	<i>N. griseus</i>	m3	16.78	8.56	7.43
1900-607	<i>N. griseus</i>	m3	15.49	7.07	6.98
PB-10	<i>N. goral</i>	m2	19.54	6.55	27.21
PB-15	<i>N. goral</i>	m3	16.65	7.68	29.66
PB-22	<i>N. goral</i>	M3	20.51	8.80	27.77
PB-25	<i>N. goral</i>	m3	15.05	6.47	33.93
PB-26	<i>N. goral</i>	m2	16.49	7.39	27.82
PB-28	<i>N. goral</i>	M2	16.74	6.51	24.58
PB-30	<i>N. goral</i>	M3	14.44	8.22	28.96
PB-32	<i>N. goral</i>	M2	15.49	9.58	27.93
PB-2006-5	<i>N. goral</i>	M3	12.53	5.06	20.51
DMR-KS-05-03-18-16	<i>C. sumatraensis</i>	M2	17.19	6.62	25.24
DMR-KS-05-03-27-5	<i>C. sumatraensis</i>	m3	25.55	6.65	26.81
TF-3337	<i>C. sumatraensis</i>	m2	20.77	11.01	23.82
TF-3339	<i>C. sumatraensis</i>	m3	30.03	11.06	20.12
TF-3370	<i>C. sumatraensis</i>	m1	16.06	8.84	19.53
TF-3376	<i>N. goral</i>	M3	13.68	9.95	19.26
TF-3438	<i>C. sumatraensis</i>	M3	14.67	8.64	23.58
TF-3785	<i>C. sumatraensis</i>	m3	25.72	10.08	22.85
TF-3790	<i>N. goral</i>	m1	13.12	7.69	15.22
TF-3832	<i>C. sumatraensis</i>	m3	17.10	9.14	26.89
TF-3898	<i>C. sumatraensis</i>	m2	20.77	10.58	29.08
TF-3903	<i>C. sumatraensis</i>	m3	18.29	N/A	23.04

TF-3975	<i>C. sumatraensis</i>	M2	18.11	12.09	16.20
TF-4024	<i>C. sumatraensis</i>	m2	10.38	10.10	25.18
TF-4538	<i>N. goral</i>	M1	12.34	9.92	15.59
TF-4561	<i>N. goral</i>	M2	11.61	7.68	12.17
A9	<i>C. sumatraensis</i>	M2	16.26	9.59	27.77
A20	<i>N. griseus</i>	m1	13.59	6.36	18.89
A258	<i>N. griseus</i>	m2	12.42	6.05	20.89
A263	<i>N. griseus</i>	m1	12.21	7.01	17.33
A521	<i>N. goral</i>	m2	14.03	7.41	25.54
A791	<i>N. goral</i>	m1	13.66	7.10	18.13
A897	<i>N. griseus</i>	mf	7.088	6.93	21.37
A973	<i>N. griseus</i>	m3	19.11	7.49	28.31
A980	<i>C. sumatraensis</i>	m2	16.56	10.38	24.23
A1181	<i>N. griseus</i>	M3	14.07	8.72	24.91
A1301	<i>N. griseus</i>	Mf	8.144	6.93	22.54
A1431	<i>C. sumatraensis</i>	m2	23.12	12.32	33.05
A1542	<i>N. griseus</i>	m1	10.24	7.39	9.45
A1604	<i>N. griseus</i>	m3	18.47	7.82	28.77
A1655	<i>N. griseus</i>	m3	20.45	7.05	29.39
A1752	<i>C. sumatraensis</i>	m1f	13.29	8.25	29.23
A1753	<i>N. griseus</i>	M3	15.49	10.79	20.04
A1805	<i>N. griseus</i>	m1	14.39	9.35	30.74
A1807	<i>N. griseus</i>	m2	16.02	8.54	19.26
A1921	<i>N. goral</i>	M3	14.85	7.26	28.99
A1933	<i>N. goral</i>	M2	15.88	7.90	32.90
A2006	<i>N. griseus</i>	M3f	13.39	8.62	30.66
A2482	<i>N. griseus</i>	m3f	12.54	8.67	31.59
A2998	<i>N. griseus</i>	m3f	14.41	4.84	24.24
A3439	<i>N. griseus</i>	m2	21.81	6.73	22.44
A3440	<i>N. griseus</i>	m3	10.81	8.36	32.39
A3441	<i>N. griseus</i>	M1	18.99	8.79	15.83
A3665	<i>N. griseus</i>	m3	15.49	8.20	23.49
A3707	<i>N. goral</i>	m3	19.35	7.82	27.03
A4208	<i>C. sumatraensis</i>	M2	21.52	10.94	28.94
A6713	<i>N. griseus</i>	M3	15.20	7.35	25.98
A7362	<i>C. sumatraensis</i>	M1	13.52	11.06	13.54
A7371	<i>C. sumatraensis</i>	m1	19.26	9.95	23.62
A7663	<i>C. sumatraensis</i>	m1	16.00	11.04	18.68
A7373	<i>N. griseus</i>	m1	14.16	8.23	21.82
A7374	<i>N. griseus</i>	m3	22.00	8.88	17.49

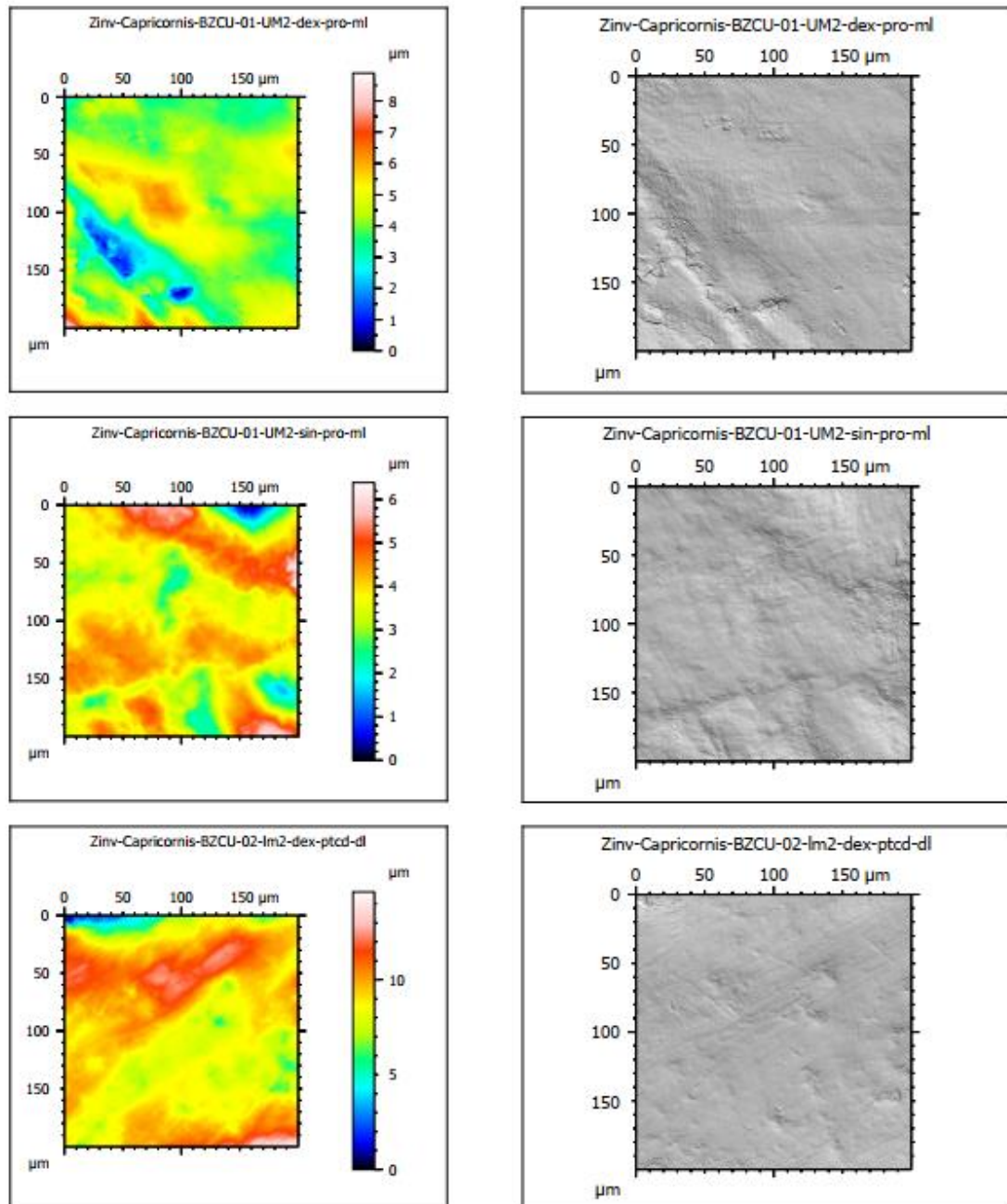
A7375	<i>N. goral</i>	M2	13.51	8.95	20.22
A7376	<i>N. griseus</i>	M1	13.52	9.30	23.28
A7377	<i>N. griseus</i>	M2	16.22	9.49	29.51
A7788	<i>N. goral</i>	m3	23.35	8.37	31.70
A7847	<i>C. sumatraensis</i>	M2	18.83	12.78	24.36

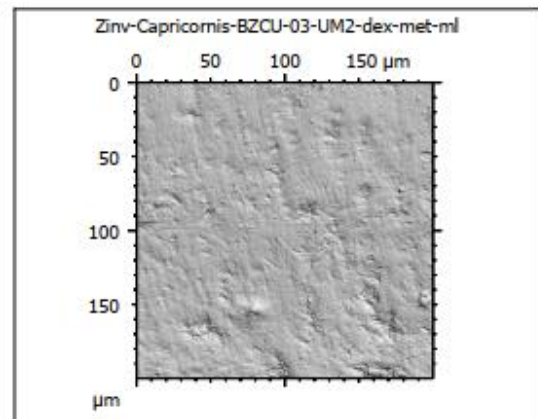
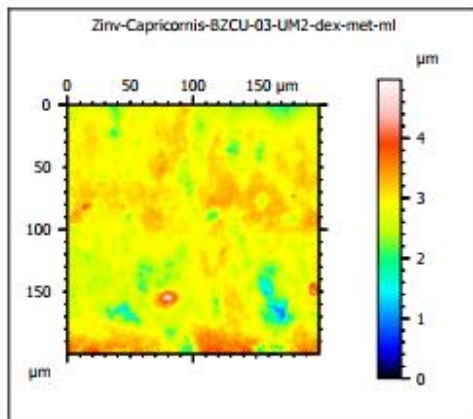
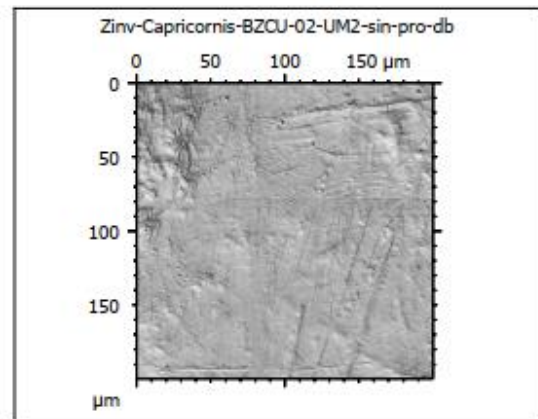
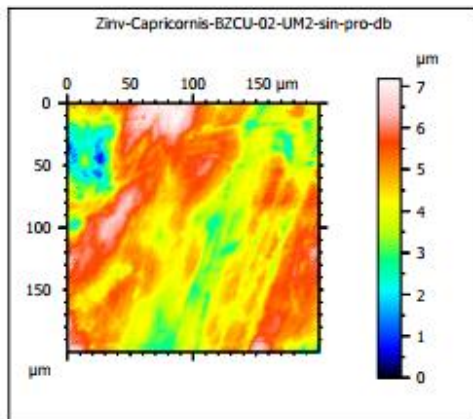
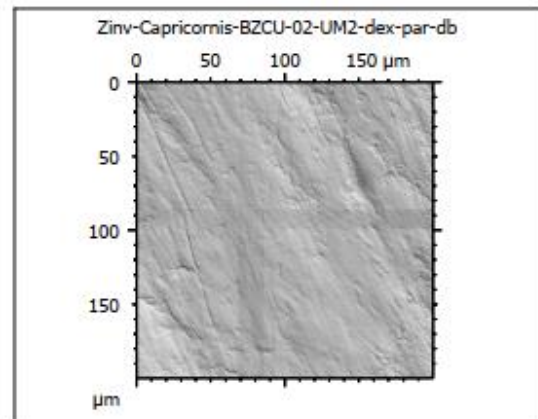
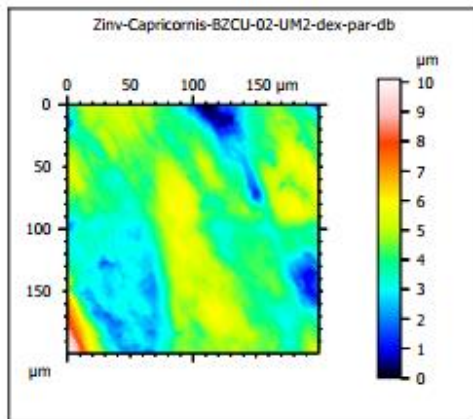


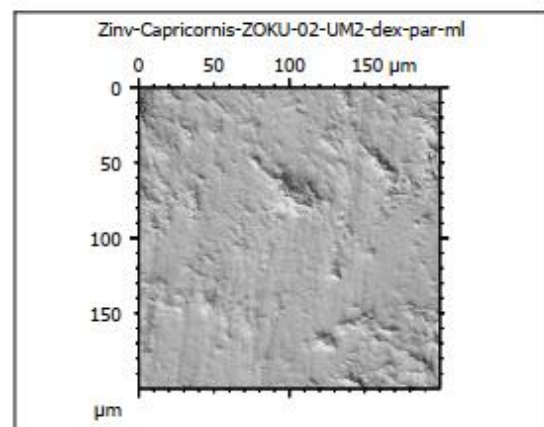
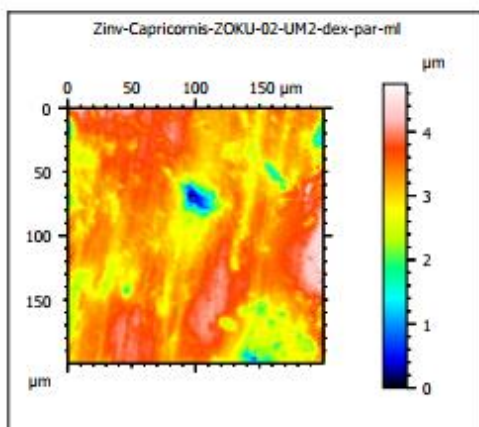
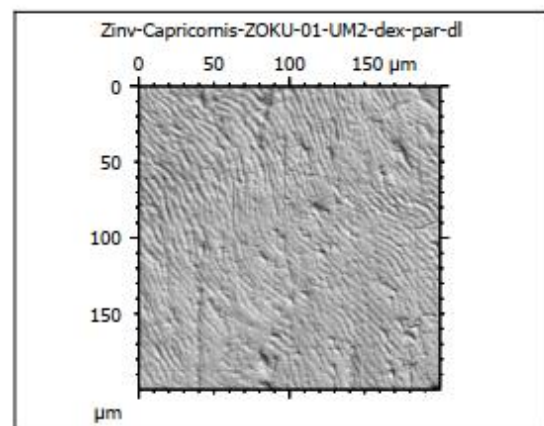
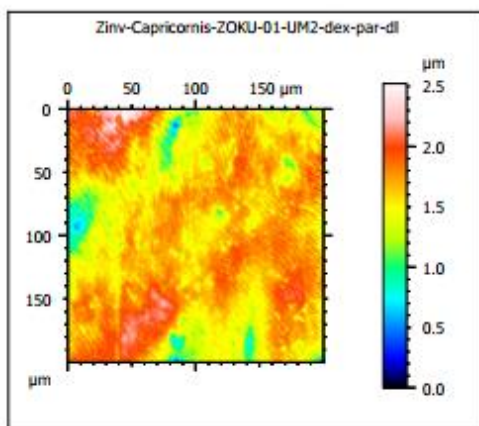
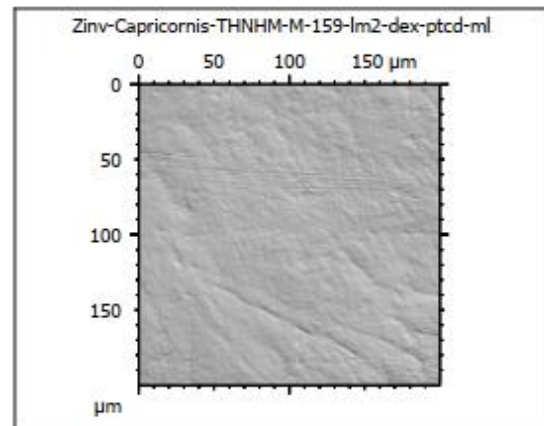
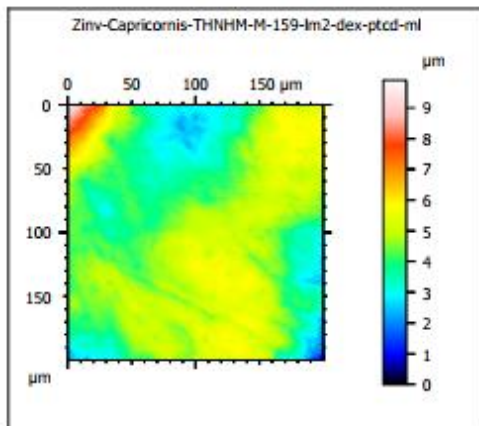
ภาคผนวก ค

ภาพรอยสึกระดับ microwear จากตัวอย่างศึกษาของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในวงศ์ย่อย Caprinae ในงานวิจัยนี้

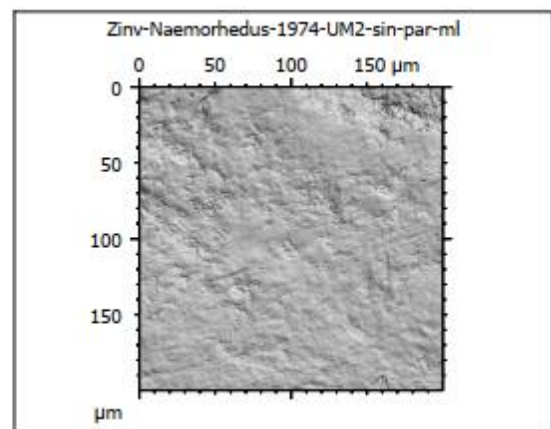
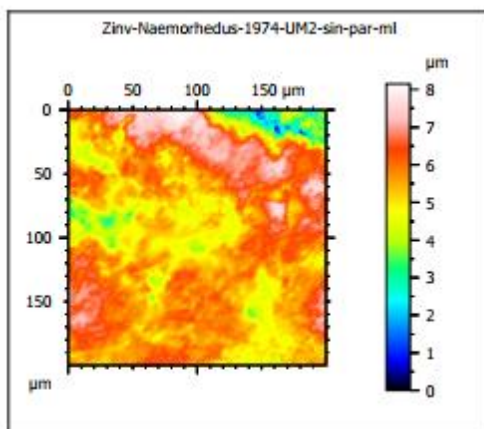
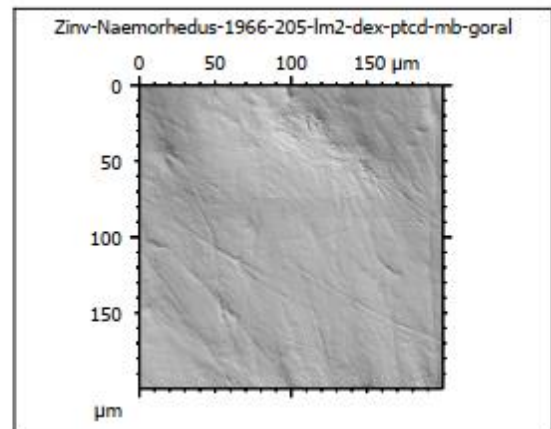
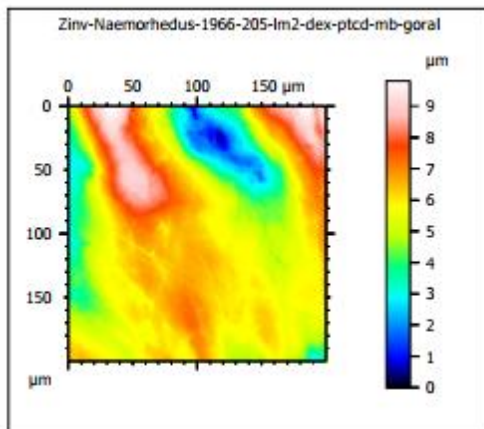
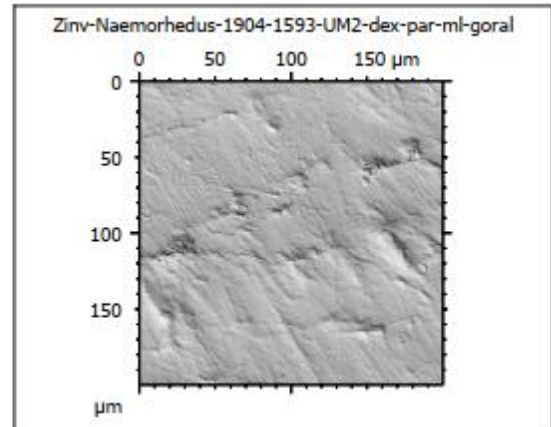
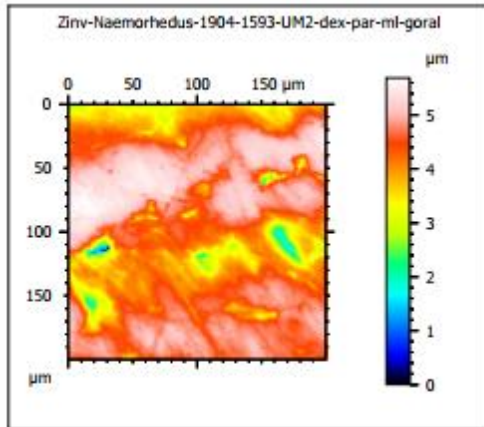
ภาพตัวอย่างเพิ่มเติมของรอยสึกระดับ microwear ของเสี้ยวผาใต้ปัจจุบัน

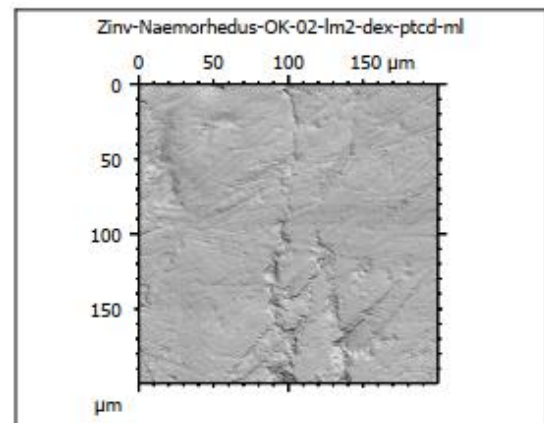
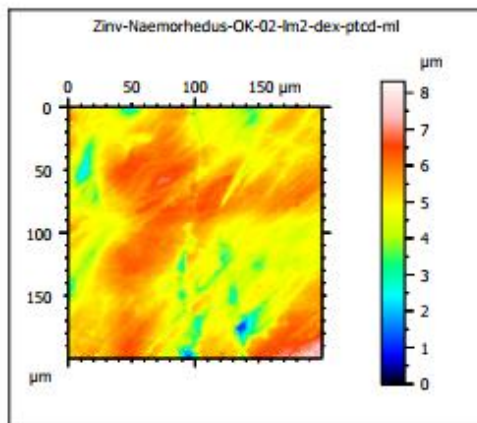
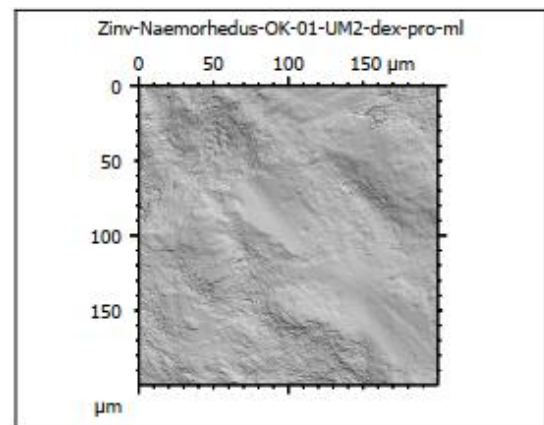
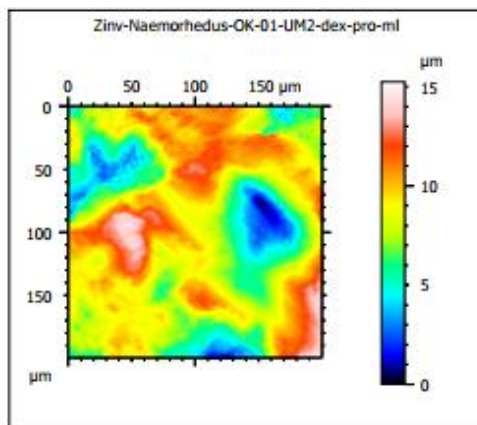
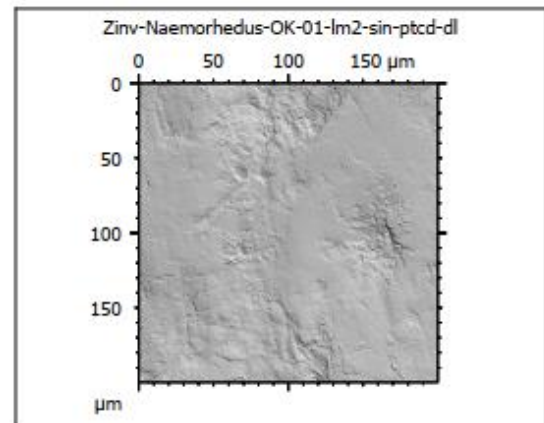
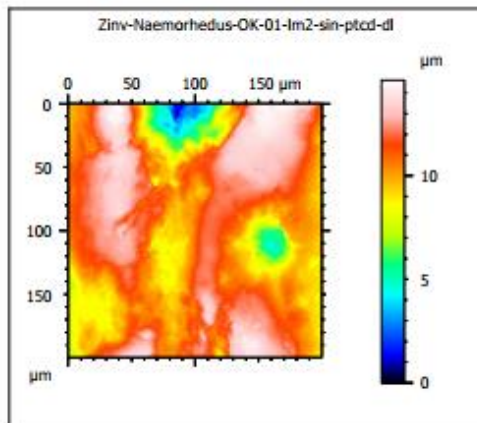


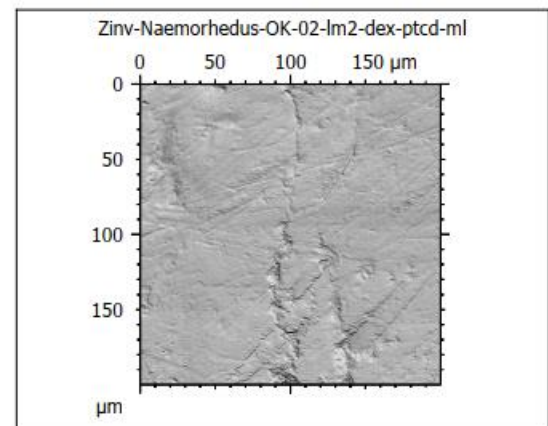
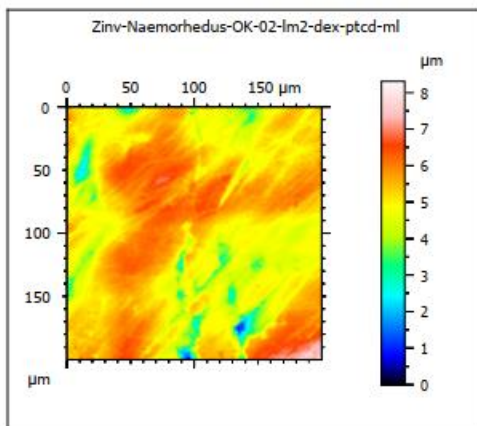
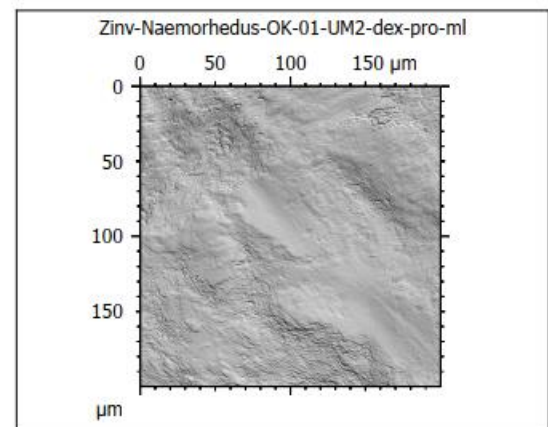
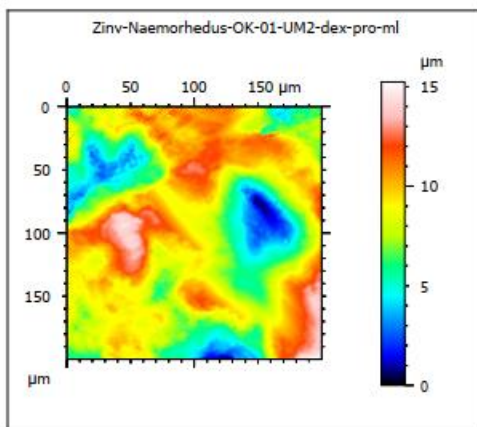
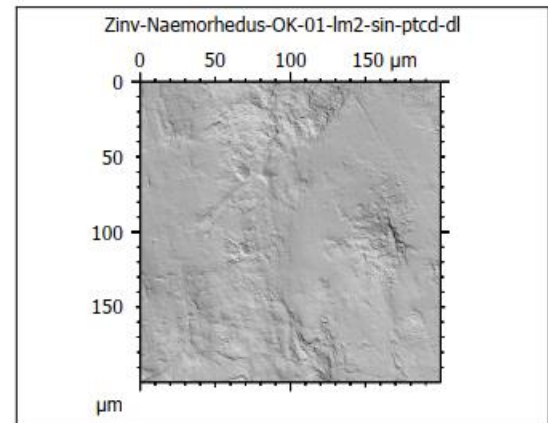
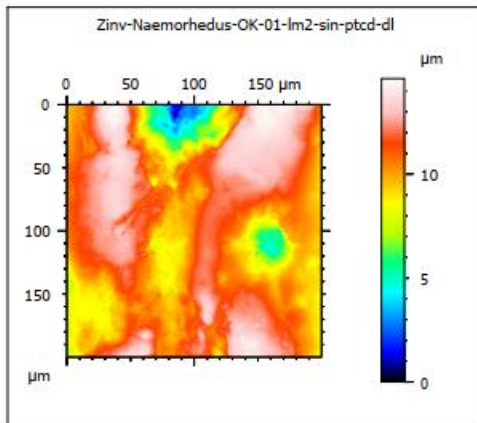




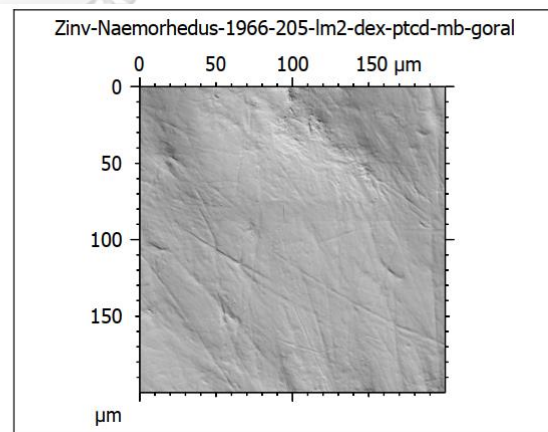
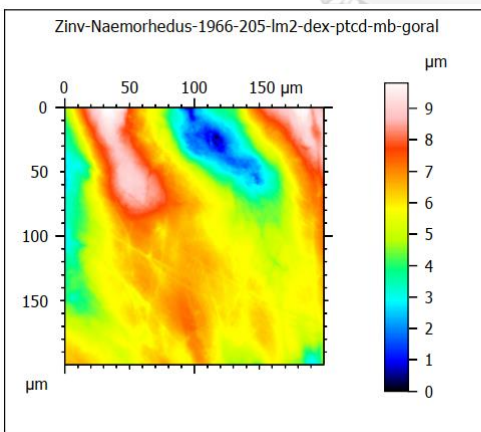
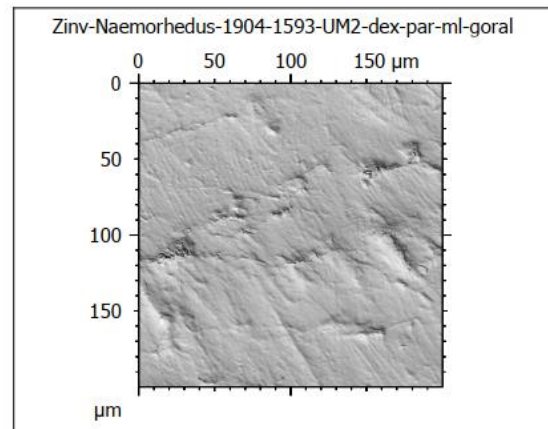
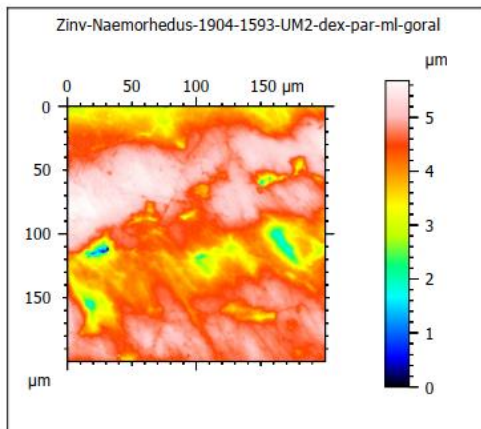
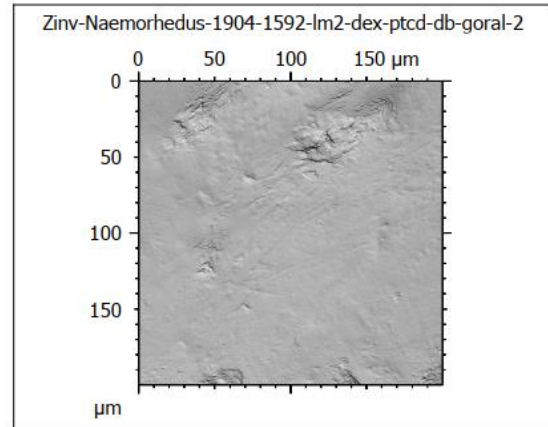
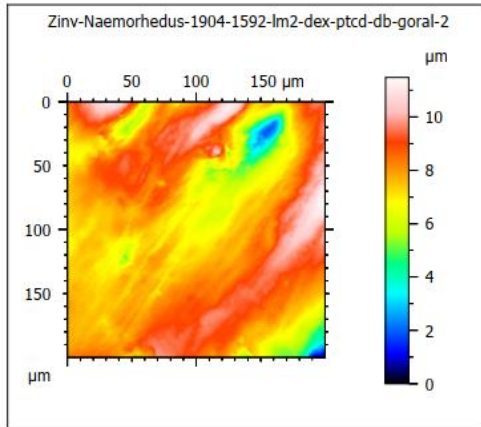
ภาพตัวอย่างเพิ่มเติมของรอยสีกระดับ microwear ของกวางผาจีนปัจจุบัน

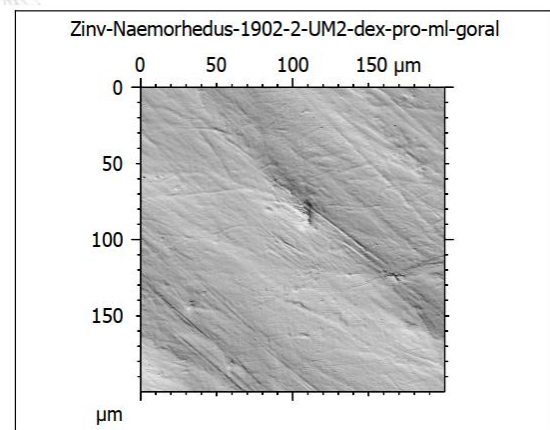
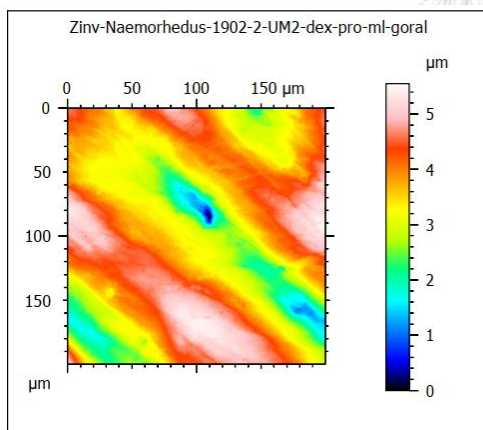
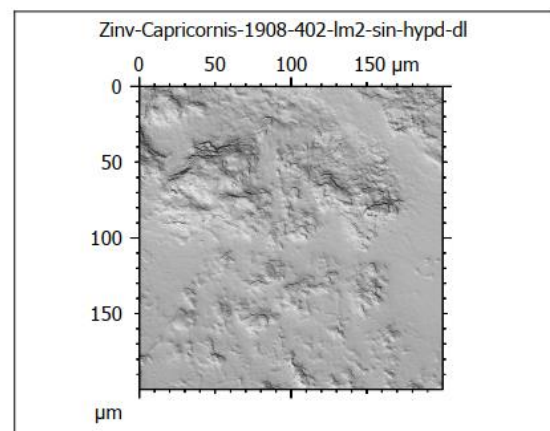
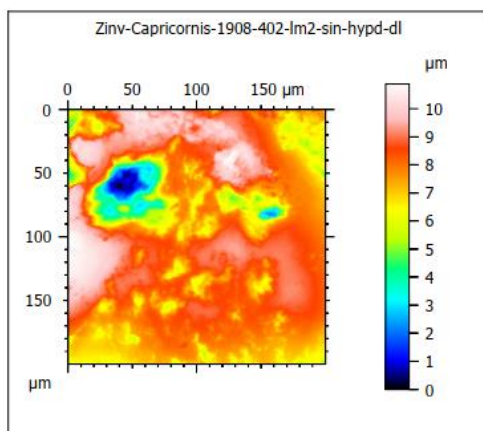
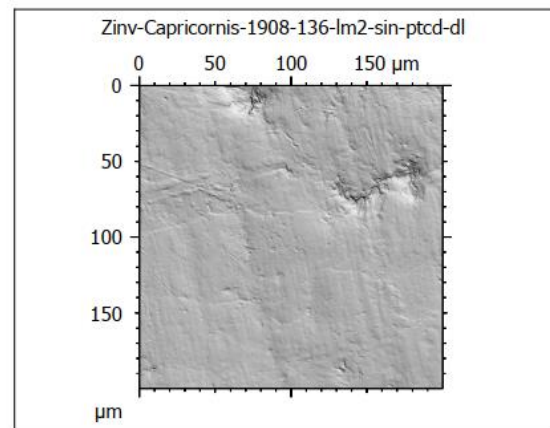
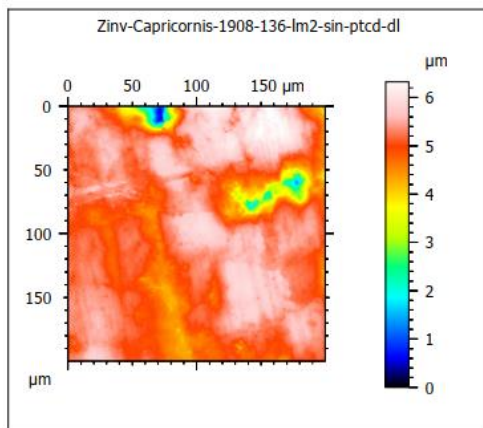




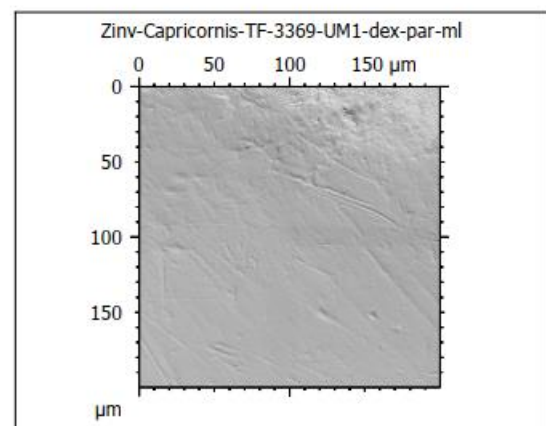
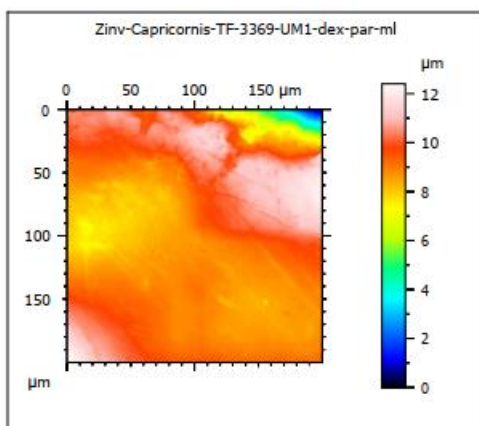
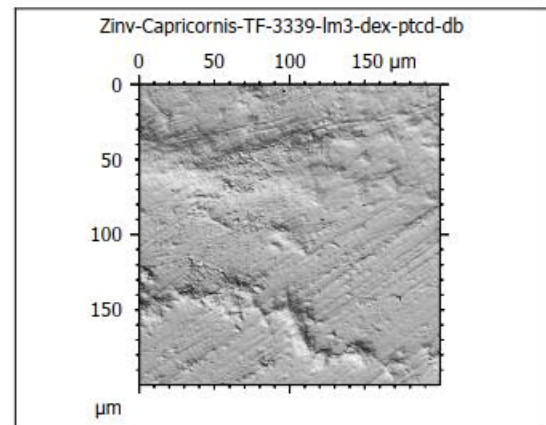
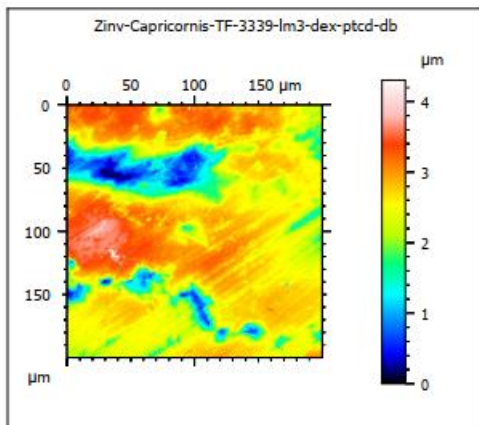
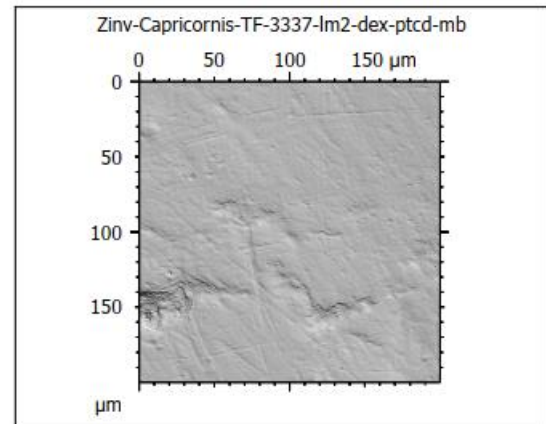
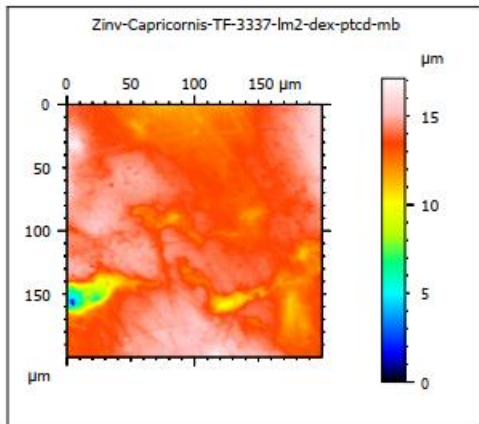


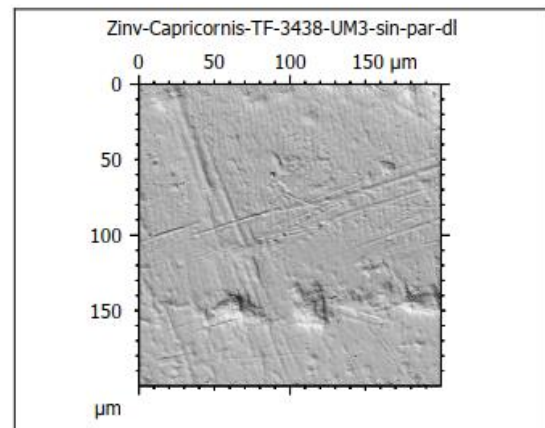
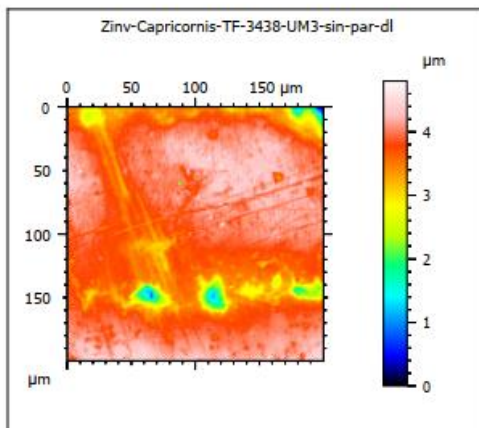
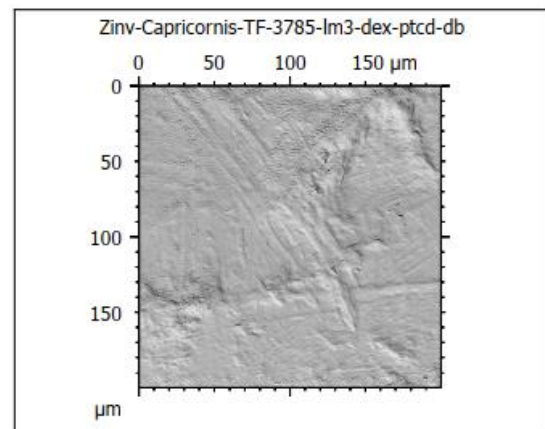
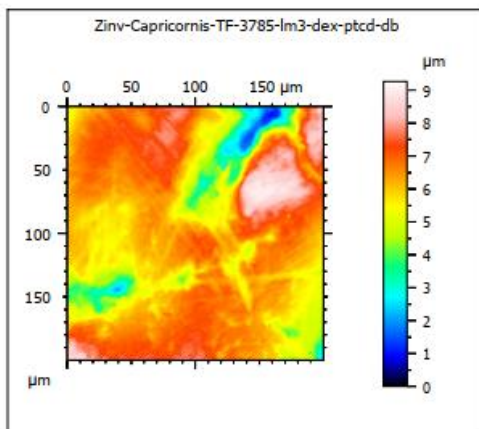
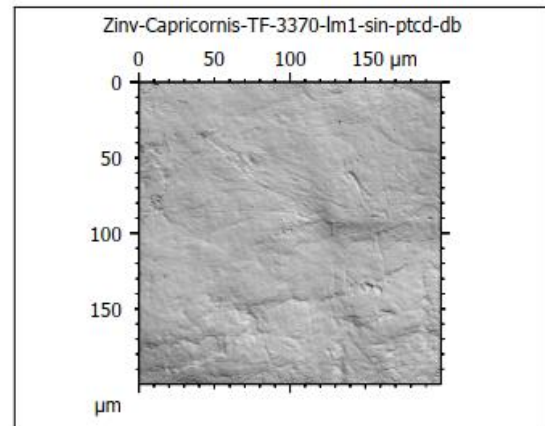
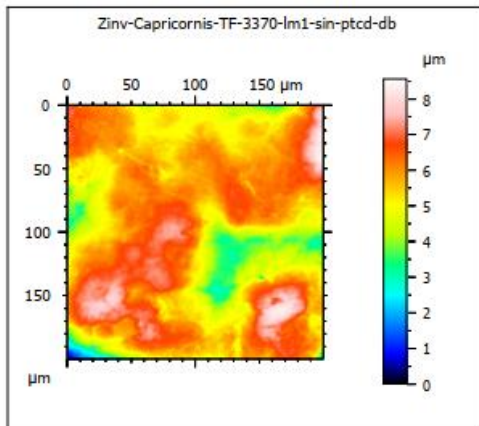
ภาพตัวอย่างเพิ่มเติมของรอยสึกระดับ microwear ของขวานงาหิมาลัยปัจจุบัน



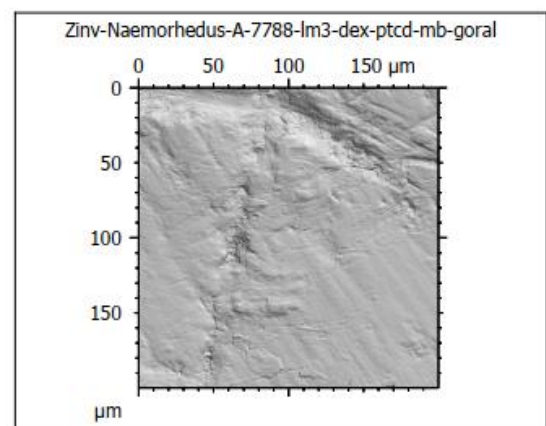
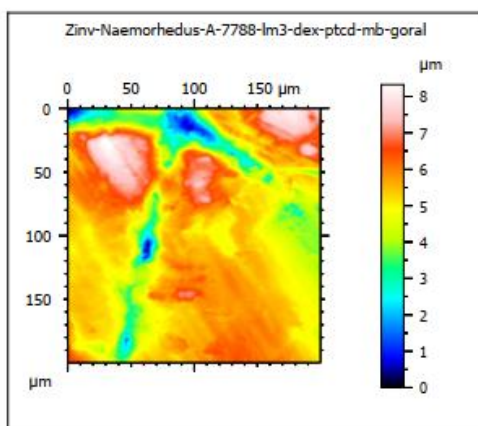
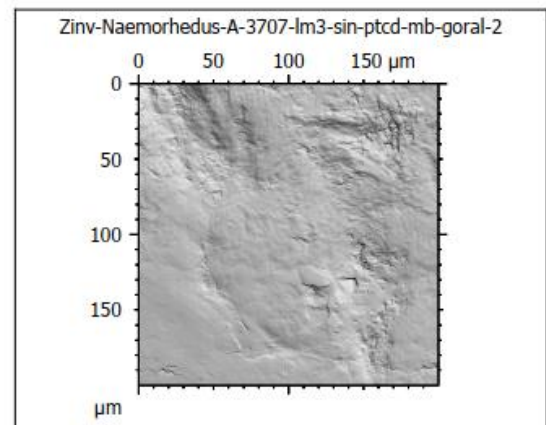
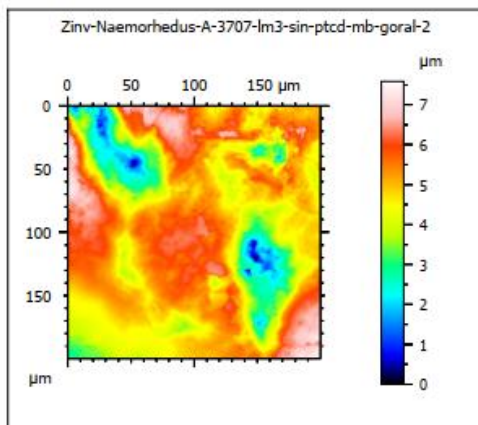
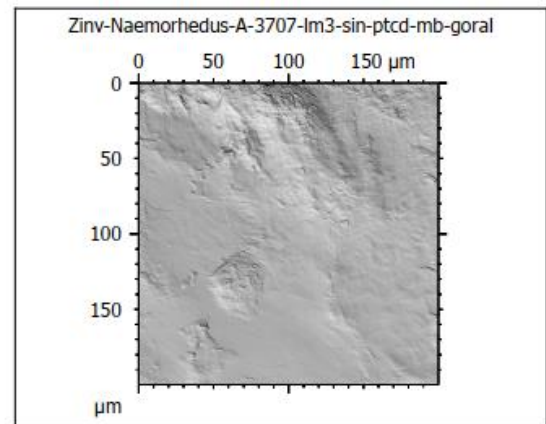
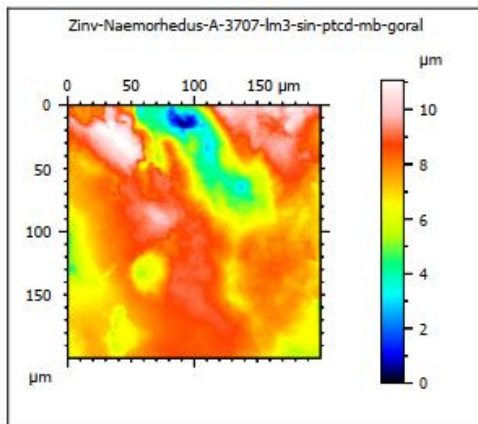


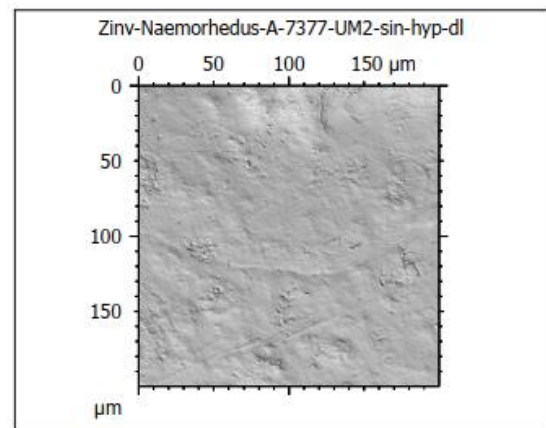
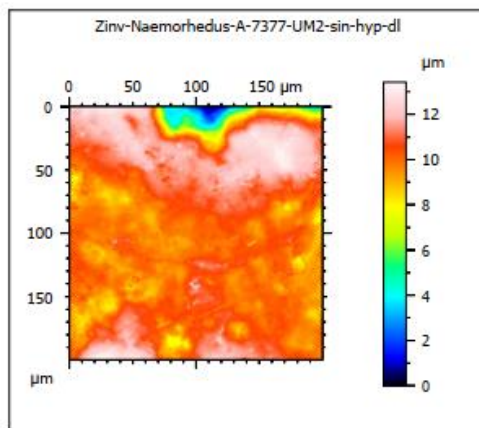
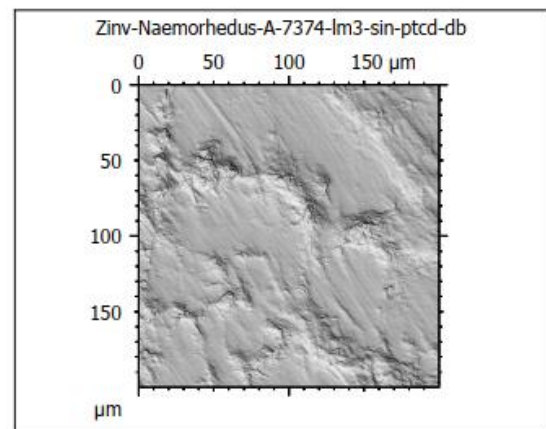
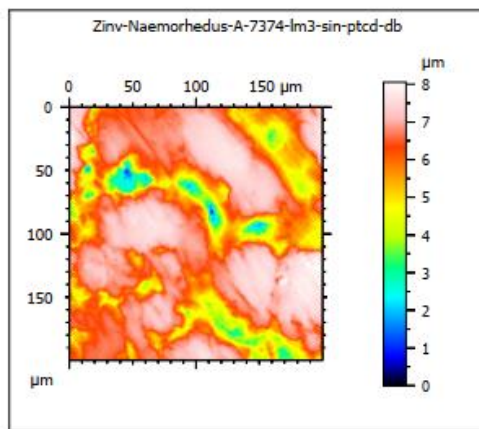
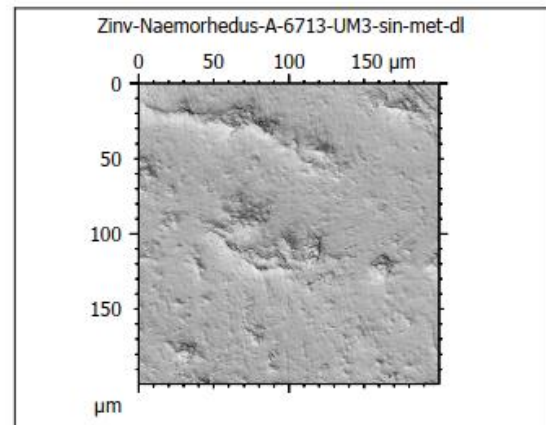
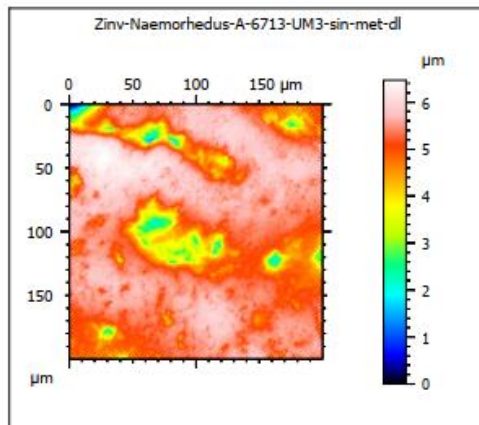
ภาพตัวอย่างเพิ่มเติมของรอยสึกระดับ microwear ของเลียงผาใต้ในสมัยไพลสโตซีน



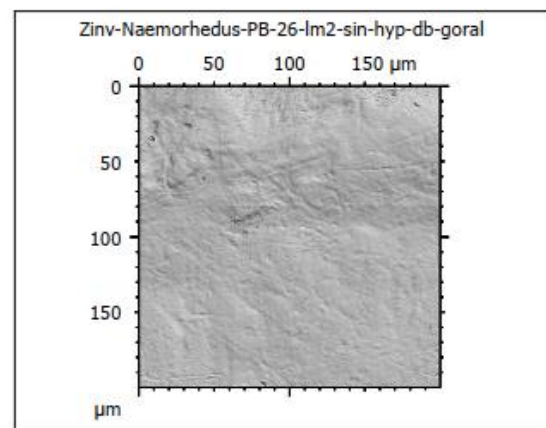
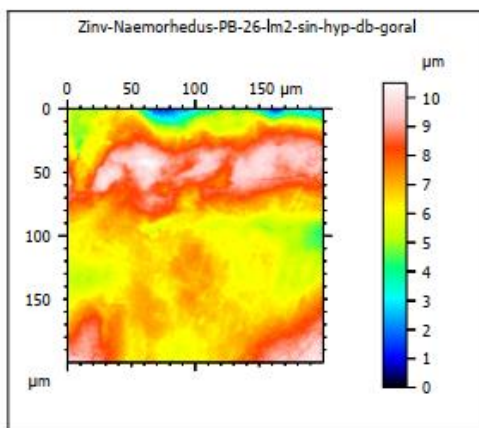
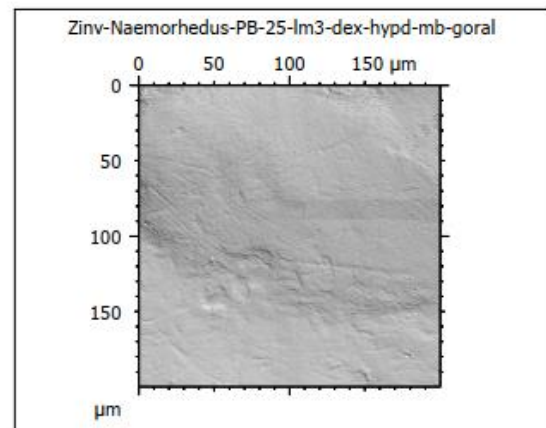
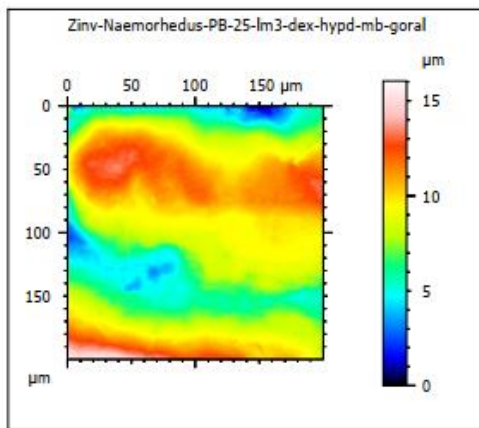
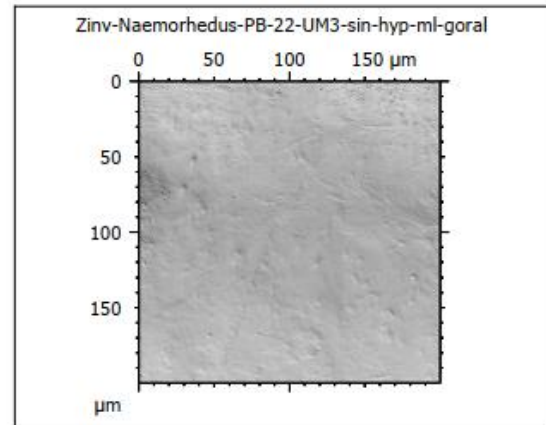
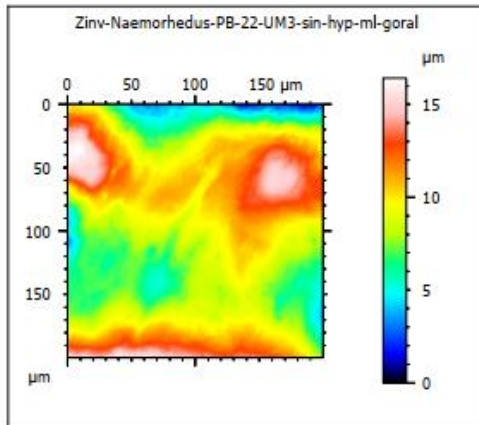


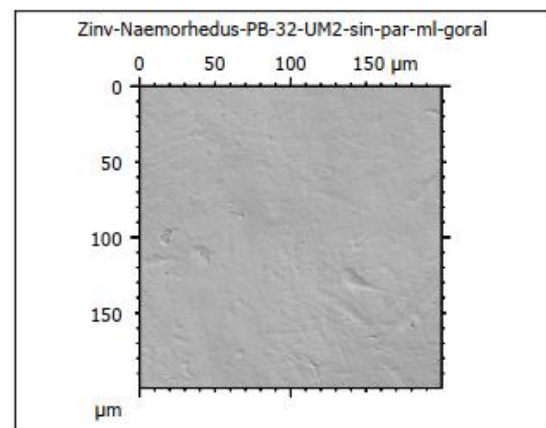
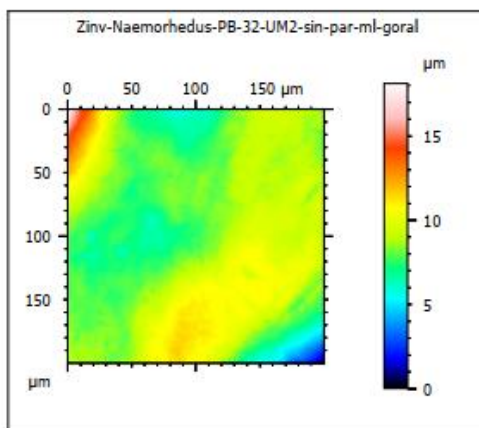
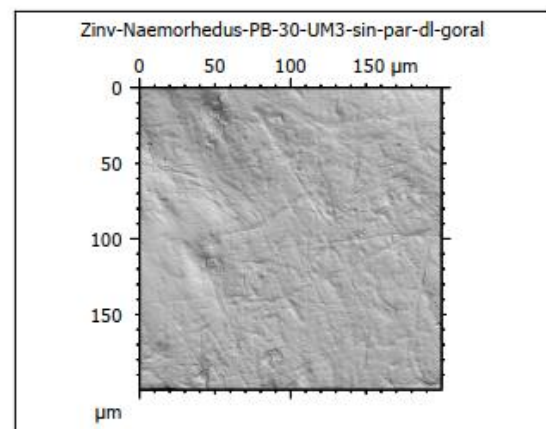
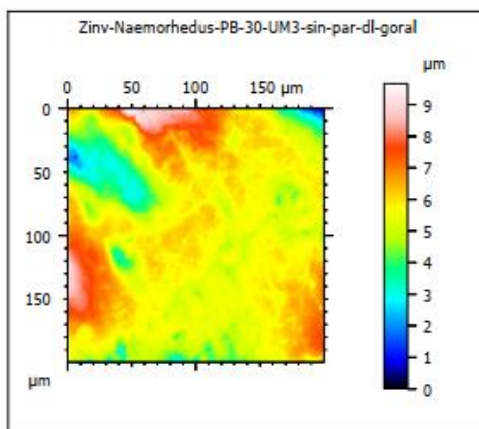
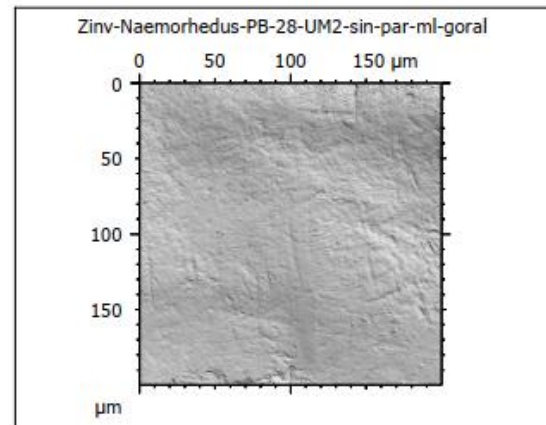
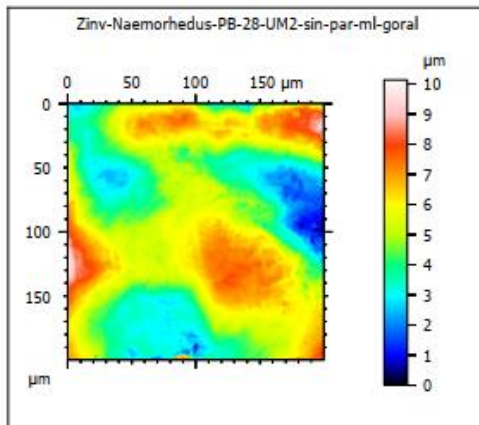
ภาพตัวอย่างเพิ่มเติมของรอยสึกระดับ microwear ของกวางผาจีนในสมัยไพลสโตซีน





ภาพตัวอย่างเพิ่มเติมของรอยสีกระดับ microwear ของกวางผาหิมาลัยในสมัยไพลสโตซีน





ภาคผนวก ง

ผลเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยหลังการทดสอบรวม (Post hoc tests) ระหว่างตัวอย่างไพลสโตซีนและตัวอย่างปัจจุบันด้วยวิธี Tukey's HSD และ Fisher's LSD (Bonferroni adjustment)

ค่าตัวเลข p-values ตัวหนาแสดงถึงมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญที่ $p < 0.05$ โดยค่าตัวเลข p-values เหนือช่องสีดำ แสดงผลที่ได้จากการคำนวณด้วยวิธี Tukey's HSD และค่าตัวเลข p-values ด้านล่างช่องสีดำ แสดงผลที่ได้จากการคำนวณด้วยวิธี Fisher's LSD คำย่อ: Cs = *C. sumatraensis*, CsP = Pleistocene *C. sumatraensis*, Ngo = *N. goral*, NgoP = Pleistocene *N. goral*, Ngr = *N. griseus*, และ NgrP = Pleistocene *N. griseus*

ค่าความซับซ้อนของสภาพพื้นผิว (Asfc)

	Cs	Ngr	Ngo	CsP	NgrP	NgoP	<i>Bos</i>	<i>Alces</i>	<i>Bison</i>
Cs		0.827	1.000	0.999	0.006	0.974	0.999	0.151	1.000
Ngr	0.121		0.848	0.964	1.000	0.996	0.590	1.000	0.883
Ngo	0.671	0.132		0.997	0.303	0.979	1.000	0.746	1.000
CsP	0.479	0.249	0.420		0.087	1.000	0.869	0.717	1.000
NgrP	<0.001	0.720	0.018	0.004		0.534	<0.001	0.686	0.005
NgoP	0.275	0.414	0.291	0.641	0.045		0.709	0.993	0.993
<i>Bos</i>	0.510	0.054	0.893	0.144	<0.001	0.080		<0.001	0.972
<i>Alces</i>	0.007	0.704	0.091	0.083	0.074	0.367	<0.001		0.171
<i>Bison</i>	0.760	0.153	0.557	0.642	<0.001	0.368	0.267	0.009	

ค่าความเป็นระเบียบของรอยสักบนพื้นผิว (epLsar)

	Cs	Ngr	Ngo	CsP	NgrP	NgoP	Bos	Alces	Bison
Cs		0.996	0.014	1.000	1.000	0.980	0.001	0.999	0.994
Ngr	0.411		0.486	0.998	0.998	1.000	0.957	0.958	1.000
Ngo	<0.001	0.038		0.019	0.014	0.141	0.768	0.002	0.044
CsP	0.907	0.452	0.001		1.000	0.991	0.002	0.996	0.998
NgrP	0.888	0.444	<0.001	0.991		0.987	<0.001	0.989	0.997
NgoP	0.296	0.879	0.007	0.356	0.328		0.337	0.712	1.000
Bos	<0.001	0.235	0.098	<0.001	<0.001	0.022		<0.001	0.006
Alces	0.481	0.235	<0.001	0.416	0.339	0.081	<0.001		0.617
Bison	0.383	0.691	0.002	0.473	0.429	0.703	<0.001	0.059	

ค่าความไม่สม่ำเสมอของสภาพพื้นผิว (HAsfc)

	Cs	Ngr	Ngo	CsP	NgrP	NgoP	Bos	Alces	Bison
Cs		1.000	1.000	1.000	0.219	0.999	1.000	0.685	1.000
Ngr	0.596		1.000	0.997	0.998	1.000	1.000	1.000	1.000
Ngo	0.991	0.691		1.000	0.935	1.000	1.000	0.996	1.000
CsP	0.642	0.436	0.791		0.083	0.983	1.000	0.363	0.999
NgrP	0.012	0.452	0.201	0.004		0.885	0.046	0.954	0.219
NgoP	0.519	0.908	0.707	0.305	0.155		0.998	0.999	1.000
Bos	0.967	0.566	0.975	0.612	0.002	0.448		0.267	1.000
Alces	0.074	0.786	0.414	0.024	0.229	0.492	0.016		0.718
Bison	0.831	0.665	0.923	0.481	0.012	0.614	0.757	0.083	

ค่าเติมเต็มพื้นที่ผิวสมมติ (Tfv)

	Cs	Ngr	Ngo	CsP	NgrP	NgoP	Bos	Alces	Bison
Cs		1.000	0.998	1.000	0.984	0.997	1.000	0.270	0.999
Ngr	0.912		0.999	1.000	0.999	1.000	1.000	0.946	1.000
Ngo	0.461	0.517		0.999	1.000	0.962	1.000	1.000	1.000
CsP	0.879	0.847	0.518		0.996	0.993	1.000	0.443	1.000
NgrP	0.311	0.530	0.815	0.414		0.770	0.997	0.887	1.000
NgoP	0.436	0.717	0.245	0.372	0.099		0.956	0.115	0.891
Bos	0.688	0.761	0.561	0.838	0.422	0.232		0.156	1.000
Alces	0.016	0.215	0.725	0.033	0.156	0.005	0.008		0.660
Bison	0.475	0.635	0.696	0.599	0.739	0.159	0.664	0.068	

ภาคผนวก จ

ผลการศึกษา Mesowear score (MS), ค่าตัวแปรทั้ง 4 ประเภทของรอยสึกระดับ microwear และค่าไอโซโทปเสถียรของธาตุคาร์บอนจากงานวิจัยของ Suraprasit et al. (2020) ของตัวอย่างศึกษาสัตว์ในวงศ์ย่อย Caprinae ในงานวิจัยนี้

คำย่อที่มาตัวอย่าง: PB = ถ้ำผาบ่อง จังหวัดแม่ฮ่องสอน, KS = บ้านโคกสูง จังหวัดนครราชสีมา,

TWN = ถ้ำวิมานนาคินทร์ จังหวัดชัยภูมิ, และ TL = เเพิงผาถ้ำลอด จังหวัดแม่ฮ่องสอน

แหล่งที่มา	รหัสตัวอย่าง	ชนิด	ฟันซี่ที่	$\delta^{13}C$	C_4 (%) in diet	MS	Asfc	epLsar ($\times 10^{-3}$)	HAAsfc	Tfv	หมายเหตุ
PB	PB-10	<i>N. goral</i>	m2	-0.8	100	0	N/A	N/A	N/A	N/A	
PB	PB-15	<i>N. goral</i>	m3	1.9	100	4	2.83	0.43	0.17	48324.35	
PB	PB-22	<i>N. goral</i>	M3	0.7	100	0	N/A	N/A	N/A	N/A	
PB	PB-25	<i>N. goral</i>	m3	3.0	100	0	4.07	5.80	0.52	39944.34	
PB	PB-26	<i>N. goral</i>	m2	0.7	100	1	4.26	3.33	1.47	40930.33	
PB	PB-28	<i>N. goral</i>	M2	-1.7	100	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
PB	PB-30	<i>N. goral</i>	M3	1.4	100	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
PB	PB-32	<i>N. goral</i>	M2	-2.6	92.5	3	N/A	N/A	N/A	N/A	
PB	PB-2006-5	<i>N. goral</i>	M3	N/A	N/A	1	6.91	4.76	0.98	66370.08	
KS	DMR-KS-05-03-18-16	<i>C. sumatraensis</i>	M2	-15.1	0	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
KS	DMR-KS-05-03-27-5	<i>C. sumatraensis</i>	m3	-11.8	0	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
TWN	TF-3337	<i>C. sumatraensis</i>	m2	N/A	N/A	0	3.52	3.09	0.51	32372.17	
TWN	TF-3339	<i>C. sumatraensis</i>	m3	N/A	N/A	1	2.71	3.41	0.42	38681.09	
TWN	TF-3370	<i>C. sumatraensis</i>	m1	1.7	100	1	1.90	1.15	0.27	54516.51	
TWN	TF-3376	<i>N. goral</i>	M3	-0.8	100	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
TWN	TF-3438	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-1.3	100	4	N/A	N/A	N/A	N/A	
TWN	TF-3785	<i>C. sumatraensis</i>	m3	-11.7	0	1	4.98	2.71	0.51	49617.11	
TWN	TF-3790	<i>N. goral</i>	m1	-3.5	0	1	4.68	6.86	0.35	53715.44	
TWN	TF-3832	<i>C. sumatraensis</i>	m3	-12.8	0	1	4.30	0.80	0.32	47510.06	
TWN	TF-3898	<i>C. sumatraensis</i>	m2	-10.2	0	1	1.69	1.60	0.38	42659.12	
TWN	TF-3903	<i>C. sumatraensis</i>	m3	-11.0	0	1	1.88	2.72	0.11	18866.16	
TWN	TF-3975	<i>C. sumatraensis</i>	M2	-11.4	0	0	0.60	2.80	0.29	0.00	
TWN	TF-4024	<i>C. sumatraensis</i>	m2	-12.0	0	0	3.19	7.35	0.27	48689.75	
TWN	TF-4538	<i>N. goral</i>	M1	-1.6	100	1	2.16	1.26	0.45	44285.36	
TWN	TF-4561	<i>N. goral</i>	M2	0.4	100	1	1.41	8.75	0.30	27237.70	
TL	A9	<i>C. sumatraensis</i>	M2	-2.7	91.25	3	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A20	<i>N. griseus</i>	m1	-0.4	100	4	2.07	5.53	0.60	47289.05	
TL	A258	<i>N. griseus</i>	m2	-4.3	71.25	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A263	<i>N. griseus</i>	m1	N/A	N/A	1	4.31	5.54	0.45	46975.64	
TL	A521	<i>N. goral</i>	m2	-1.0	100	0	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A791	<i>N. goral</i>	m1	-4.0	75	0	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A897	<i>N. griseus</i>	mf	-0.8	100	0	6.89	2.88	0.66	54106.05	

TL	A973	<i>N. griseus</i>	m3	0.2	100	1	4.49	2.82	2.17	48114.57	
TL	A980	<i>C. sumatraensis</i>	m2	-11.5	0	0	2.93	4.17	0.20	54417.76	
TL	A1181	<i>N. griseus</i>	M3	0.6	100	4	1.90	0.24	0.26	40450.50	
TL	A1301	<i>N. griseus</i>	Mf	0.4	100	1	3.27	3.11	0.23	6182.13	
TL	A1431	<i>C. sumatraensis</i>	m2	-12.3	0	0	1.69	4.60	0.53	23556.05	
TL	A1542	<i>N. griseus</i>	m1	-3.2	85	1	21.31	3.39	0.34	35746.85	
TL	A1604	<i>N. griseus</i>	m3	N/A	N/A	N/A	7.25	0.74	0.83	51506.46	
TL	A1655	<i>N. griseus</i>	m3	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A1752	<i>C. sumatraensis</i>	m1f	-13.2	0	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A1753	<i>N. griseus</i>	M3	0.2	100	4	1.33	2.33	0.41	30309.55	
TL	A1805	<i>N. griseus</i>	m1	-3.0	87.5	0	1.91	3.54	0.37	47709.76	
TL	A1807	<i>N. griseus</i>	m2	N/A	N/A	1	16.96	0.38	0.53	55712.44	
TL	A1921	<i>N. goral</i>	M3	-0.6	100	1	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A1933	<i>N. goral</i>	M2	-2.5	93.75	0	N/A	N/A	N/A	N/A	
TL	A2006	<i>N. griseus</i>	M3f	0.9	100	3	2.08	0.87	0.35	18050.04	
TL	A2482	<i>N. griseus</i>	m3f	1.9	100	0	1.79	0.64	0.20	25154.88	
TL	A2998	<i>N. griseus</i>	m3f	-0.3	100	1	3.56	3.80	0.15	43434.49	
TL	A3439	<i>N. griseus</i>	m2	-3.0	87.50	1	4.16	1.70	0.38	41008.74	
TL	A3440	<i>N. griseus</i>	m3	N/A	N/A	0	6.71	1.67	1.45	24587.54	
TL	A3441	<i>N. griseus</i>	M1	-2.9	88.75	1	2.53	4.51	0.32	44138.51	
TL	A3665	<i>N. griseus</i>	m3	N/A	N/A	1	1.60	2.62	0.36	40848.96	
TL	A3707	<i>N. goral</i>	m3	-0.1	100	1	2.35	2.31	0.76	32618.27	
TL	A4208	<i>C. sumatraensis</i>	M2	-14.0	0	0	2.54	1.53	0.36	30580.37	
TL	A6713	<i>N. griseus</i>	M3	0.0	100	4	2.69	1.97	0.29	22411.48	
TL	A7362	<i>C. sumatraensis</i>	M1	-3.6	80	1	3.60	3.54	0.23	41700.32	
TL	A7371	<i>C. sumatraensis</i>	m1	N/A	N/A	N/A	4.87	0.72	0.34	47918.06	
TL	A7663	<i>C. sumatraensis</i>	m1	N/A	N/A	N/A	0.67	4.34	0.21	40790.82	
TL	A7373	<i>N. griseus</i>	m1	N/A	N/A	0	12.92	9.87	5.68	-17877.90	
TL	A7374	<i>N. griseus</i>	m3	0.5	100	0	4.23	1.90	0.35	29503.96	
TL	A7375	<i>N. goral</i>	M2	-4.6	67.50	4	1.22	1.15	0.37	41123.80	
TL	A7376	<i>N. griseus</i>	M1	N/A	N/A	N/A	3.41	2.85	1.05	29756.27	
TL	A7377	<i>N. griseus</i>	M2	-0.6	100	4	4.30	2.16	0.36	41573.53	
TL	A7788	<i>N. goral</i>	m3	-4.5	68.75	0	2.08	1.60	0.51	45168.30	
TL	A7847	<i>C. sumatraensis</i>	M2	-14.3	0	0	2.12	1.23	0.31	50296.91	
Thailand	CU-MM-T-0002	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-11.9	0	0	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	CU-MM-T-0180	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-12.0	0	0	0.74	0.45	0.27	34214.90	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	CU-MM-T-0181	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-13.4	0	0	3.12	3.72	0.70	28763.21	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	FMKU-01	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	0	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	FMKU-02	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Uthai Thani, Thailand	KNR-01	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	1	1.28	3.35	0.22	42159.59	
Uthai Thani, Thailand	KNR-02	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	0	N/A	N/A	N/A	N/A	

Uthai Thani, Thailand	KNR-03	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	0	2.47	1.09	0.45	52565.49	
Uthai Thani, Thailand	KNR-04	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	0	1.42	3.00	0.25	41434.52	
Uthai Thani, Thailand	KNR-05	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	3	1.88	3.78	0.20	45246.99	
Omkoï, Chaing Mai, Thailand	OK-01	<i>N. griseus</i>	N/A	N/A	N/A	3	7.15	3.20	0.61	42097.29	
Omkoï, Chaing Mai, Thailand	OK-02	<i>N. griseus</i>	N/A	N/A	N/A	0	3.71	4.59	0.69	47971.17	
Omkoï, Chaing Mai, Thailand	OK-03	<i>N. griseus</i>	N/A	N/A	N/A	1	2.99	3.50	0.60	31737.66	
Thailand	THNHM-M-00159	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-8.8	15	1	0.81	0.28	0.18	33903.19	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	THNHM-M-07275	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-14.3	0	0	1.85	6.76	0.25	53763.26	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	THNHM-M-07276	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-9.7	3.75	0	3.42	2.13	0.40	45783.33	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	THNHM-M-08004	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-15.5	0	1	1.21	4.07	0.11	45337.54	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	THNHM-M-07971	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-13.6	0	1	3.22	6.62	0.64	21916.96	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	THNHM-M-07969	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-12.4	0	1	4.36	3.11	0.40	30393.26	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	THNHM-M-07277	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-14.6	0	0	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	ZMKU-01	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	ZMKU-02	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	1	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Thailand	ZMKU-03	<i>C. sumatraensis</i>	N/A	N/A	N/A	1	1.89	4.01	0.72	33463.27	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
N/A	ZSM 1902/2	<i>N. goral</i>	M3	-12.5	0	1	0.57	8.10	0.22	26052.86	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Himalaya, Nepal	ZSM 1904/15 92	<i>N. goral</i>	M3	-6.0	50	1	2.72	5.58	0.75	40839.77	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950
Punjab, Himalaya,	ZSM 1904/15	<i>N. goral</i>	M3	-9.2	10	0	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ~ ค.ศ. 1950

Nepal	93										
Medan, Deli, Sumatra	ZSM 1908/13 6	<i>C. sumatraensis</i>	M3	-12.0	0	0	0.91	0.35	0.84	21200.58	ตายเมื่อ ≈ ค.ศ. 1950
Kodari, East Nepal	ZSM 1966/20 5	<i>N. goral</i>	M3	-12.8	0	4	0.78	7.23	0.33	32516.69	ตายเมื่อ ≈ ค.ศ. 1950
Deli, Sumatra	ZSM190 8/402	<i>C. sumatraensis</i>	m2	N/A	N/A	0	5.26	1.64	0.29	36511.75	ตายเมื่อ ≈ ค.ศ. 1950
Szetschwan, West China,	ZSM 1974	<i>N. goral</i>	M2	-11.9	0	3	N/A	N/A	N/A	N/A	ตายเมื่อ ≈ ค.ศ. 1950



จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
CHULALONGKORN UNIVERSITY

บรรณานุกรม

- Ackermans, N. L. (2020). The history of mesowear: a review. *PeerJ*(8), e8519.
- Bacon, A. M., et al. (2018a). Nam Lot (MIS5) and Duoi U'Oi (MIS4) Southeast Asian sites revisited: zooarchaeological and isotopic evidences. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 512, 132-144.
- Bacon, A. M., et al. (2018b). Testing the savannah corridor hypothesis during MIS2: the Boh Dambang hyena site in Southern Cambodia. *Quaternary international* 464, 417-439.
- Barron-Ortiz, C. R., et al. (2014). Deitary resource partitioning in the Late Pleistocene horses from Cedral, North-central Mexico: evidence from the study of dental wear. *Revista Mexicana de Ciencias Geologicas* 31, 260-269.
- Berkovitz, B., & Shellis, P. (2018). *The teeth of mammalian vertebrates*. Academic press.
- Berlioz, E., et al. (2017). Deer in an arid habitat: dental microwear textures track feeding adaptability. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 28, 222-230.
- Bhattacharya, T., et al. (2012). Distribution, occupancy and activity patterns of goral (Nemorhaedus goral) and serow (Capricornis thar) in Khangchendzonga Biosphere Reserve, Sikkim, India. *Mammal Study*, 37, 173-181.
- Blondel, C., et al. (2010). Dental microwear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 184-191.
- Bocherens, H., et al. (2017). Flexibility of diet and habitat in Pleistocene South Asian mammals: implications for the fate of the giant fossil ape *Gigantopithecus*. *Quaternary International* 434, 148-155.
- Borowski, S., & Kossak, S. (1972). The natural food preferences of the European bison in seasons free of snow cover. *Acta Theriologica*, 17, 151-169.
- Bowyer, R. T., et al. (2003). *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*. The Johns Hopkins University Press.
- Buranapim, N., et al. (2014). Reintroduction and behavioral observations of Chinese gorals (Naemorhedus griseus) in natural conditions. *The Thai Journal of Veterinary Medicine*, 44, 75-83.

- Cerling, T. E., & Harris, J. M. (1999). Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, 120, 347–363.
- Chaimanee, Y. (1998). *Plio-Pleistocene rodents of Thailand*.
- Chairat, R. (2007). *Habitat and Distribution of Serow (Capricornis sumatraensis) in Phu Khieo Wildlife Sanctuary, Chaiyaphum Province. Phukhieo –EU Project*.
- Chaiyarat, R., et al. (1999). Ecology of the goral (*Naemorhedus goral*) in Om Koi wildlife sanctuary, Thailand. *Natural History Bulletin of the Siam Society*, 47, 191-205.
- Cook, R. J., & Farewell, V. T. (1996). Multiplicity considerations in the design and analysis of clinical trials. *Journal of the Royal Statistical Society*, 159, 93-110.
- Damuth, J., & Janis, C. (2011). On the relationship between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews*, 86, 733-758.
- DeSantis, L. R. G. (2016). Surface topography: metrology and properties. *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4, 1-12.
- Duangkrayom, J., et al. (2014). Sedimentary facies and paleoenvironment of a Pleistocene fossil site in Nakhon Ratchasima province, northeastern Thailand. *Quaternary International*, 325, 220-238.
- Duckworth, J. W., & MacKinnon, J. (2008). *Naemorhedus goral*. Retrieved 06 June 2019 from www.iucnredlist.org
- Duckworth, J. W., et al. (2008a). *Naemorhedus griseus*. www.iucnredlist.org.
- Duckworth, J. W., et al. (2008b). *Capricornis sumatraensis*. Retrieved 04 January 2018 from <http://www.iucnredlist.org/details/3812/0>
- Duval, M., et al. (2019). Direct ESR dating of the Pleistocene vertebrate assemblage from Khok Sung locality, Nakhon Ratchasima province, northeastern Thailand. *Palaeontologia Electronica*, 22, 1-25.
- Estes, R. D. (1991). *Behavior guide to African mammals*. The University of California Press.
- Fortelius, M., & Solounias, N. (2000). Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: A new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301, 1-36.
- Grote, J. P. (2007). Studies of fruits and seeds from the Pleistocene of northeastern

- Thailand. *Courier Forsch-institut Senckenberg*, 258, 171-181.
- Harrison, R. D., et al. (2016). Impacts of hunting on tropical forests in Southeast Asia. *Conservation Biology*, 30, 972-981.
- Hernando, R., et al. (2021). Integrating buccal and occlusal dental microwear with isotope analyses for a complete paleodietary reconstruction of Holocene populations from Hungary. *Scientific Reports*, 11, 7034.
- Hoffman, J. M. (2006). *Using stable carbon isotope, microwear, and mesowear analyses to determine the paleodiets of Neogen ungulates and the presence of C₄ or C₃ grasses in Northern and Central Florida* [University of Florida]. Florida, USA.
- Hoffman, J. M., et al. (2015). Controlled feeding trials with ungulates: a new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear. *The Journal of Experimental Biology*, 218, 1538–1547.
- Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78, 443-457.
- Hofmann, R. R., & Steward, D. R. M. (1972). Grazer or browser; a classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia*, 36, 226-240.
- Ilyas, O., & Khan, J. A. (2003). Food habits of barking deer (*Muntiacus muntjak*) and goral (*Naemorhedus goral*) in Binsar Wildlife Sanctuary, India. *Mammalia*, 67.
- Janis, C. (2008). An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. In I. J. Gordon & H. H. T. Prins (Eds.), *The ecology of browsing and grazing* (pp. 21-45). Springer.
- Janis, C. M. (1988). An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. *Teeth revisited: proceedings of the VIIth international symposium on dental morphology* 53, 367-387.
- Junaid, M., et al. (2012). Botanical composition determination of goral *Naemorhedus goral* (Artiodactyla: Bovidae): Goral Rescue Centre, Pahalgam, Jammu & Kashmir, India. *European Journal of Zoological Research*, 1, 99-104.
- Junshum, P., et al. (2011). *A survey and estimate density of serow in Khao Sompot non-hunting area, Lopburi province*.
- Kaiser, T. M., et al. (2009). Tooth wear in captive wild ruminant species differs from that of

- free-ranging conspecifics. *Mammalogy*, 74, 425-427.
- Kaiser, T. M., et al. (2013). Hypsodonty and tooth facet development in relation to diet and habitat in herbivorous ungulates: implications for understanding tooth wear. *Mammal Review*, 43, 34-46.
- Kershaw, A. P., et al. (2001). Vegetation and climate in lowland southeast Asia at the Last Glacial Maximum. In I. Metcalfe, J. M. B. Smith, M. Morwood, & D. Iain (Eds.), *Faunal and Floral Migrations and Evolution in SE Asia-Australasia* (pp. 227-236). A A Balkema.
- Khaokhiew, C. (2004). *Geoarchaeology of Tham Lod Rockshelter, Changwat Mae Hong Son, Northern Thailand* [Chulalongkorn University]. Thailand, Bangkok.
- Kowalczyk, R., et al. (2011). Influence of management practices on large herbivore diet – case of European bison in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Forest Ecology and Management*, 261, 821-828.
- Lekagul, B., & Mcneely, J. A. (1988). *Mammals of Thailand* (2nd ed ed.). Darnsutha press.
- Leupen, B. T. C., et al. (2017). Recent observations of the illegal trade in serows in Lao PDR. *Traffic Bulletin*, 29, 37-40.
- Louys, J., & Robert, P. (2020). Environmental drivers of megafauna and hominin extinction in Southeast Asia. *Nature*, 586, 402-406.
- MacFadden, B. J., et al. (1999). Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 137-149.
- Marwick, B., & Gagan, M. K. (2011). Late Pleistocene monsoon variability in northwest Thailand: an oxygen isotope sequence from the bivalve *Margaritanopsis laosensis* excavated in Mae Hong Son province. *Quaternary Science Reviews*, 30, 3088-3098.
- Mendoza, M., & Palmqvist, P. (2007). Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat? *Journal of Zoology*, 274, 134-142.
- Merceron, G., et al. (2021). Tooth tales told by dental diet proxies: an alpine community of sympatric ruminants as a model to decipher the ecology of fossil fauna. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 562, 1-14.
- Merceron, G., et al. (2018). Browsing and non-browsing extant and extinct giraffids: evidence from dental microwear textural analysis. *Palaeogeography*

Palaeoclimatology Palaeoecology, 505, 128-139.

- Merceron, G., et al. (2007). Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabanya, Hungary: Evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *Journal of Human Evolution*, 53, 331-349.
- Merceron, G., et al. (2010). Can dental microwear textures record inter-individual dietary variations? *PLOSOne*, 5, e9542.
- Merceron, G., et al. (2014). 3D dental microwear texture analysis of feeding habits of sympatric ruminants in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Forest Ecology and Management*, 328, 262-269.
- Merceron, G., et al. (2016). Untangling the environmental from the dietary: dust does not matter. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*.
- Mihlbachler, M. C., et al. (2010). Dietary change and evolution of horses in North America. *Science*, 331, 1178-1181.
- Mori, E., et al. (2019). Reclassification of the serows and gorals: the end of a never-ending story? *Mammal Review*, 49, 256-262.
- Morley, R. J. (2012). A review of the Cenozoic palaeoclimate history of Southeast Asia. In D. J. Gower, K. Johnson, J. Richardson, B. Rosen, L. Ruber, & S. Williams (Eds.), *Biotic evolution and environmental change in Southeast Asia* (pp. 79-114). Cambridge University Press.
- Nakasathien, S. (2017). *The serow in Thailand: distribution, habitats, and some behaviors*.
- Nimitsin, C. (2012). *Behavior of goral (Naemorhedus griseus) in semi-natural condition at Omkoi Wildlife Breeding Center University of Chiang Mai*. Chiang Mai, Thailand.
- Pushkina, D., et al. (2010). Stable carbon isotope reconstructions of diet and paleoenvironment from the late Middle Pleistocene Snake Cave in Northeastern Thailand. *Naturwissenschaften*, 97, 299-309.
- Ramdarshan, A., et al. (2016). Seeds, browse, and tooth wear: a sheep perspective. *Ecology and Evolution*, 6, 5559-5569.
- Ramdarshan, A., et al. (2017). Overcoming sampling issues in dental tribology: Insights from an experimentation on sheep. *Palaeontologia Electronica*, 20, 1-19.
- Ramirez-Pedraza, I., et al. (2018). Microwear and isotopic analyses on cave bear remains from Toll cave reveal both short-term and long-term dietary habits. *Scientific*

Reports, 9, 5716.

- Rivals, F., et al. (2013). Dietary ecology of extant guanaco (*Lama guanicoe*) from southern Patagonia: seasonal leaf browsing and its archaeological implications. *Journal of Archaeological Science*, 40, 2971–2980.
- Rivals, F., & Semprebon, G. M. (2006). A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra americana*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26, 495–500.
- Safoowong, M. (2015). Population, Distribution and Habitat of Goral in Protected area. *Wildlife Yearbook*, 15, 167-185.
- Schmidt, C. W. (2010). On the relationship of dental microwear to dental macrowear. *American Journal of Physical Anthropology* 142, 67-73.
- Schulz, E., et al. (2010). Applying tribology to teeth of hoofed mammals *Scanning*, 32, 162-182.
- Scott, J. R. (2012). Dental microwear texture analysis of extant African Bovidae. *Mammalia*, 76, 157–174.
- Scott, R. S., et al. (2006). Dental microwear texture analysis: technical considerations. *Journal of Human Evolution*, 51, 339–349.
- Semprebon, G. M., et al. (2016). Paleodietary reconstruction of fossil horses from the Eocene through Pleistocene of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 422, 110-127.
- Shoocongdej, R. (2006). Late Pleistocene activities at the Tham Lod rockshelter in highland Pang Mapha, Mae Hong Son province, northwestern Thailand. In E. A. Bacus, I. C. Glover, & V. Pigott (Eds.), *the 10th International Conference of the European Association of Southeast Asian Archaeologists* (pp. 22–37). NUS press.
- Shoocongdej, R., et al. (2007). *Final report of highland archaeology project in Pang Mapha district, Mae Hong Son province Phase 2*.
- Simpson, G. G. (1933). Paleobiology of Jurassic mammals. *Paleobiologica*, 5, 127–158.
- Solounias, N., & Semprebon, G. M. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates*, 3366, 1-49.

- Soma, H. (1987). *The biology and management of Capricornis and related mountain antelopes*. Methuen, Inc.
- Stacklyn, S., et al. (2017). Carbon and oxygen isotopic evidence for diets, environments and niche differentiation of early Pleistocene pandas and associated mammals in South China. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 468, 351-361.
- Suraprasit, K., et al. (2018). Late Middle Pleistocene ecology and climate in Northeastern Thailand inferred from the stable isotope analysis of Khok Sung herbivore tooth enamel and the land mammal cenogram. *Quaternary Science Reviews*, 193, 24-42.
- Suraprasit, K., et al. (2015). A complete skull of *Crocota crocuta ultima* indicates a late Middle Pleistocene age for the Khok Sung (northeast Thailand) vertebrate fauna. *Quaternary International*, 374, 34-45.
- Suraprasit, K., et al. (2016). The Middle Pleistocene vertebrate fauna from Khok Sung (Nakhon Ratchasima, Thailand): biochronological and paleobiogeographical implications. *ZooKeys*, 613, 1-157.
- Suraprasit, K., et al. (2021a). Taxonomic reassessment of large mammals from the Pleistocene *Homo*-bearing site of Tham Wiman Nakin (Northeastern Thailand): relevance for faunal patterns in mainland Southeast Asia. *Quaternary International*, 603, 90-112.
- Suraprasit, K., et al. (2020). Long-term isotope evidence on the diet and habitat breath of Pleistocene to Holocene caprines in Thailand: implications for the extirpation and conservation of Himalayan gorals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8.
- Suraprasit, K., et al. (2019). New fossil and isotope evidence for the Pleistocene zoogeographic transition and hypothesized savanna corridor in peninsular Thailand. *Quaternary Science Reviews*, 221, 1-23.
- Suraprasit, K., et al. (2021b). Late Pleistocene human paleoecology in the highland savanna ecosystem of mainland Southeast Asia. *Scientific Reports*, 11, 16756.
- Teaford, M., et al. (2017). In vivo rates of dental microwear formation in laboratory primates fed different food items. *Biosurface and Biotribology*, 3, 166-173.
- Teaford, M. F., & Oyen, O. J. (1989). In vivo and in vitro turnover in dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, 80, 447-460.
- Tougaard, C. (1998). *Les faunes de grands mammifères du Pleistocene moyen terminal de*

Thailande dans leur cadre phylogenetique, paleoecologique et biochronologique Montpellier II]. France.

- Tougaard, C. (2001). Biogeography and migration routes of large mammals faunas in South-East Asia during the Late Middle Pleistocene: focus on the fossil and extant faunas from Thailand. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 168, 337-358.
- Ungar, P. S., et al. (2003). Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. *Scanning*, 25, 185-193.
- Ungar, P. S., et al. (2007). Dental microwear texture analysis of varswater bovids and Early Pliocene paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape province, South Africa. *Journal of mammalian evolution*, 14, 163-181.
- Uno, K. T., et al. (2018). Large mammal diets and paleoecology across the Oldawan-Acheulean transition at Olduvai Gorge, Tanzania from stable carbon isotope and tooth wear analyses. *Journal of Human Evolution*, 120, 76-91.
- Wattanapituksakul, A., et al. (2018). Late Pleistocene Caprinae assemblages of Tham Lod Rockshelter (Mae Hong Son province, Northwest Thailand). *Quaternary International*, 493, 212-226.
- Wattanapituksakul, S. (2006). *Late Pleistocene mammal teeth from the Tham Lod Rockshelter, Amphoe Pang Mapha, Changwat Mae Hong Son* Chulalongkorn University]. Bangkok, Thailand.
- White, J. C., et al. (2004). Vegetation changes from the late Pleistocene through the Holocene from three areas of archaeological significance in Thailand. *Quaternary International*, 113, 111-132.
- Wilson, D. E., & Mittermeier, R. A. (2011). *Handbook of the mammals of the world* (Vol. 2). Lynx edicions.
- Winkler, D. E., & Kaiser, T. M. (2011). *A case study of seasonal, sexual and ontogenetic divergence in the feeding behavior of the moose (Alces alces Linn, 1758)* Centenary Meeting of the Palaontologische Gesellschaft,
- Yamada, E. (2013). Effects of dietary differences between sympatric Japanese serow and Sika deer in environmental reconstruction by means of mesowear analysis. *Annales Zoologici Fennici* 50, 200-208.



จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
CHULALONGKORN UNIVERSITY



จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
CHULALONGKORN UNIVERSITY

ประวัติผู้เขียน

ชื่อ-สกุล	จักรีทิพย์ อิศรางกูร ณ อยุธยา
วัน เดือน ปี เกิด	6 เมษายน 2538
สถานที่เกิด	กรุงเทพมหานคร
วุฒิการศึกษา	จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
ที่อยู่ปัจจุบัน	81 ซอยสุขุมวิท 65 แขวงพระโขนงเหนือ เขตวัฒนา กรุงเทพมหานคร



จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย
CHULALONGKORN UNIVERSITY