



การเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล: งานวิจัยในประเทศไทย Seaweed succession: Research in Thailand

จารุวรรณ มะยะกุล¹

¹หน่วยวิจัยสาหร่ายและหญ้าทะเล สถานีวิจัยความเป็นเลิศความหลากหลายทางชีวภาพแห่งคาบสมุทรไทย

ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ อ.หาดใหญ่ จ. สงขลา 90112

E-mail: jaruwan.may@psu.ac.th

บทคัดย่อ

การศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล พบว่าเมื่อมีพื้นที่ว่างเกิดขึ้น สาหร่ายกลุ่มแรก (pioneer species) ซึ่งเป็นกลุ่มที่มีขนาดเล็ก มีความสามารถในการแพร่กระจายสูง และมีอัตราการเจริญเติบโตดี จะเข้ามาลงเกาะและครอบครองพื้นที่ว่างเป็นกลุ่มแรก ในระยะต้นของการเปลี่ยนแปลงแทนที่จะพบสาหร่ายสีเขียวเข้ามาลงเกาะก่อน โดยเฉพาะสาหร่ายสีเขียวสกุล *Ulva* ต่อมาจะถูกแทนที่ด้วยสาหร่ายกลุ่มกลาง (mid-successional species) ส่วนใหญ่จะพบสาหร่ายสีแดงเป็นสาหร่ายกลุ่มเด่นในระยะนี้ และเมื่อเวลาผ่านไป สาหร่ายกลุ่มสุดท้าย (late successional species) ซึ่งเป็นกลุ่มที่มีอัตราการแพร่กระจาย การลงเกาะ และอัตราการเจริญเติบโตต่ำ มีขนาดใหญ่ และอายุยืน จะเข้ามาครอบครองพื้นที่เป็นกลุ่มสุดท้าย โดยในระยะนี้มักจะพบสาหร่ายสีน้ำตาลเป็นสาหร่ายกลุ่มเด่น ซึ่งงานวิจัยที่ศึกษาเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายในเขตชายฝั่งของประเทศไทยนั้นมีเพียง 2 ฉบับ และผลการศึกษาพบว่า สาหร่ายสีเขียวชนิด *Ulva paradoxa* เป็นสาหร่ายชนิดแรก ที่เข้ามาลงเกาะและครอบครองพื้นที่ว่างในช่วง 10 เดือนแรก และถูกแทนที่ด้วยสาหร่ายสีแดงชนิด *Polysiphonia sphaerocarpa* ตามด้วยสาหร่ายสีน้ำตาลสกุล *Padina* ที่อยู่ในระยะ *Dictyosphaeridia* stage of *Padina* หรือ ระยะ *Vaughaniella* การเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายในชุมชนนี้ มีรูปแบบอย่างง่ายและเป็นไปตามแบบ “inhibition model” โดยสาหร่ายกลุ่มแรกจะยับยั้งการลงเกาะและลดการเติบโตของสาหร่ายกลุ่มถัดมา อย่างไรก็ตามรูปแบบของการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายมีความผันแปรเชิงเวลาและสถานที่ ขึ้นอยู่กับชนิดช่วงเวลาและความถี่ของการเกิดการรบกวน และการมีพร้อมของชนิดหน่อพันธุ์ของสาหร่ายทะเล

ABSTRACT

Seaweed succession study shows that the pioneer species which are small size with a high degree of dispersal and high rate of growth are the first colonist that recruit and colonize cleared space. In early successional stage, it is dominated by green algae especially *Ulva*. Then, it is replaced by mid-successional species which red algae become very common at this middle stage. As time passes, the late successional species which generally have lower rates of dispersal and colonization, slower growth rates and larger size and longer-lived tend to dominate at the latest stage. Late successional stage is often dominated by large brown algae. There were only 2 research studies on algal succession in the coastal areas of Thailand. The results showed that green alga, *Ulva paradoxa* was the first colonist that recruited and colonized cleared space in the first 10 months. Then, it was replaced by *Polysiphonia sphaerocarpa* and followed by *Padina* in the *Dictyosphaerota* stage or *Vaughaniella* stage. In this community, the pattern of algal succession showed a simple pattern and seemed to follow an inhibition model which the early colonist inhibited the recruitment and suppressed the growth of later species. However, the pattern of seaweed succession varies both in space and time depending on kind, timing and frequency of disturbances and availability of propagules of seaweed species.

คำสำคัญ: การเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล การครอบครองพื้นที่ การยับยั้ง
ชายฝั่งน้ำขึ้นน้ำลงในเขตร้อน

Keywords: Seaweed succession, Colonization, Inhibition, Tropical intertidal shore

บทนำ

การเปลี่ยนแปลงแทนที่ (succession) การลงเกาะ (recruitment) และการฟื้นตัว (recovery) ของสิ่งมีชีวิตในพื้นที่ที่ถูกรบกวนเป็นแนวความคิดที่สำคัญสำหรับการศึกษาโครงสร้างของชุมชนชีพ (community structure) และนิเวศวิทยาของชุมชนชีพ (community ecology) และเป็นข้อมูลที่สำคัญเพื่อทำความเข้าใจเกี่ยวกับโครงสร้างและพลศาสตร์ของชุมชนชีพในแต่ละถิ่นที่อยู่ การรบกวน (disturbance) ในระบบนิเวศ มีทั้งการรบกวนตามธรรมชาติ เช่น ภูเขาไฟระเบิด การเกิดพายุ คลื่นลมแรง การเกิดโรคในแนวปะการัง และการครูดกินของสัตว์กินพืช เป็นต้น หรือ

การรบกวนที่เกิดจากการกระทำของมนุษย์ เช่น การถางและตัดไม้ การเผาป่า การเหยียบย่ำหรือหักปะการัง การระเบิดปลา และการทิ้งสมอเรือ โดยการรบกวนดังกล่าวจะส่งผลให้สภาพแวดล้อมทางกายภาพและชีวภาพเปลี่ยนแปลง ทำให้สิ่งมีชีวิตบางชนิดหายไป (Farrell, 1991) หรืออาจจะช่วยส่งเสริมให้มีสิ่งมีชีวิตใหม่เกิดขึ้นโดยการเปิดพื้นที่ว่าง ทำให้สิ่งมีชีวิตอื่นๆ สามารถเข้ามาครอบครองพื้นที่ว่างนั้นได้ ส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงแทนที่ และมีความหลากหลายของสิ่งมีชีวิตในชุมชนชีพสูงขึ้น (Begon et al., 1996)

อย่างไรก็ตาม การศึกษาเกี่ยวกับกระบวนการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล และผลของ

ปัจจัยรบกวนต่างๆ ทั้งกายภาพและชีวภาพที่ส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลนั้น ยังมีการศึกษาอยู่น้อย ดังนั้นบทความนี้ จึงได้รวบรวมข้อมูลและผลงานวิจัยเกี่ยวกับการศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่ รวมถึงปัจจัยที่ส่งผลต่อองค์ประกอบชนิดและการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลไว้ เพื่อเป็นข้อมูลพื้นฐานในการอธิบายเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างชุมชนของสาหร่ายทะเล และช่วงเวลาการลงเกาะ ซึ่งสามารถนำไปใช้ต่อยอดในเรื่องการเก็บเกี่ยวและการใช้ประโยชน์ รวมถึงการอนุรักษ์สาหร่ายทะเลต่อไป

การเปลี่ยนแปลงแทนที่

การศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่นั้น ได้มีการเสนอทฤษฎีและวิธีศึกษาไว้มากมาย (Connell and Slatyer, 1977; Sousa, 1979a; Olson, 1985; Dean and Connell, 1987a) โดยเริ่มมีการศึกษามาตั้งแต่ ค.ศ. 1916 Frederic Clements (อ้างโดย Begon et al., 1996) นักพฤกษศาสตร์ได้เสนอความคิดว่า การเปลี่ยนแปลงแทนที่ของชุมชนพืช จะเปลี่ยนแปลงไปในทิศทางที่แน่นอนและสามารถคาดการณ์ได้จนถึงจุดสุดท้าย โดยพืชกลุ่มแรกที่เข้าสู่พื้นที่ว่างได้ก่อนนั้นจะช่วยปรับเปลี่ยนสภาพพื้นที่ให้เหมาะสมต่อพืชกลุ่มถัดมาที่จะเข้ามาใช้และครอบครองพื้นที่ ซึ่งลำดับการเปลี่ยนแปลงแทนที่สามารถเกิดได้จนถึงชุมชนพืชขั้นสุด (climax community) โดย Clements เสนอรูปแบบอย่างง่ายของการเปลี่ยนแปลงแทนที่นี้ว่า Facilitation model ทำให้ Clements ได้รับการยกย่องให้เป็นบิดาของทฤษฎีการเปลี่ยนแปลงแทนที่ อย่างไรก็ตามแนวคิดดังกล่าว ได้มีการโต้แย้งจากนักวิจัยท่านอื่นๆ เช่น Gleason ในปี ค.ศ. 1926 (อ้างโดย Begon et al., 1996) ได้แย้งว่าการเกิดชุมชนพืชขั้นสุดนั้นมีการเกิดแบบ

สุ่ม คือไม่ได้มีทิศทางที่แน่นอนและไม่สามารถคาดการณ์ได้ ส่วนนักวิจัยท่านอื่นๆ ได้เสนอว่า รูปแบบของการเปลี่ยนแปลงแทนที่จะแปรผันตามช่วงเวลาและสิ่งมีชีวิตกลุ่มแรกๆ ที่เข้าครอบครองพื้นที่ได้ก่อนนั้นจะยับยั้งไม่ให้สิ่งมีชีวิตกลุ่มอื่นๆ เข้าครอบครองพื้นที่ได้ ดังนั้นลำดับการครอบครองพื้นที่ของสิ่งมีชีวิตในบริเวณดังกล่าว จะเกิดการเปลี่ยนแปลงไปแบบสุ่มและไม่มีลักษณะที่คาดการณ์ได้ (Keever, 1950; Begon et al., 1996; Wootton, 2002)

การเปลี่ยนแปลงแทนที่สามารถแบ่งออกเป็น 2 แบบคือ

1. **การเปลี่ยนแปลงแทนที่แบบปฐมภูมิ (primary succession)** คือ การเปลี่ยนแปลงแทนที่ที่เกิดขึ้นในบริเวณที่ไม่เคยมีสิ่งมีชีวิตใดลงเกาะและครอบครองพื้นที่อยู่ก่อน หรือบริเวณเดิมถูกรบกวนอย่างรุนแรงจนไม่มีสิ่งมีชีวิตใดๆ เหลืออยู่เลย เช่น การเกิดภูเขาไฟระเบิด การเปลี่ยนแปลงแทนที่ที่เกิดขึ้นเมื่อพื้นที่นั้นถูกเปิดพื้นที่ขึ้นใหม่ หรือเกิดบนแผ่นคอนกรีตอิฐ หรือ แผ่นกระเบื้อง ที่นำไปวางไว้ในบริเวณเขตน้ำขึ้นน้ำลงเพื่อศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสิ่งมีชีวิตทางทะเล

2. **การเปลี่ยนแปลงแทนที่แบบทุติยภูมิ (secondary succession)** คือ การเปลี่ยนแปลงแทนที่ที่เกิดขึ้นบนพื้นผิวธรรมชาติที่เคยมีสิ่งมีชีวิตเข้ามาครอบครองพื้นที่อยู่ก่อน แล้วถูกเปลี่ยนแปลงพื้นที่หรือถูกรบกวน ทั้งที่เกิดขึ้นเองโดยธรรมชาติหรือเกิดจากการกระทำของมนุษย์ เช่น การเปิดพื้นที่ว่างโดยการตัดผ่านหรือก่อนปะการังตายและโชดหิน รอยครูดกินของปลา การรบกวนจากนักดำน้ำ หรือการทิ้งสมอเรือ เป็นต้น

Connell and Slatyer (1977) ได้เสนอแนวคิดเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ในระบบนิเวศไว้

3 แนวคิดโดยศึกษาจากกลไกของสิ่งมีชีวิตกลุ่มแรกที่ส่งผลต่อสิ่งมีชีวิตกลุ่มอื่นๆ ที่เข้ามาครอบครองพื้นที่คือ

1. Facilitation model เป็นกลไกที่สิ่งมีชีวิตกลุ่มแรกที่เข้ามาครอบครองพื้นที่ (early colonist) จะช่วยปรับเปลี่ยนสภาพแวดล้อมและพื้นที่ให้มีสภาพที่เหมาะสมต่อการเข้ามาใช้พื้นที่ของสิ่งมีชีวิตกลุ่มถัดไป (later colonist) โดยลำดับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของแนวคิดนี้จะมีลำดับขั้นตอนที่แน่นอนและสามารถคาดคะเนลำดับการเปลี่ยนแปลงได้ จนสุดท้ายคือชุมชนพืชจะเข้าสู่การเปลี่ยนแปลงแทนที่ขั้นสุด ซึ่งสอดคล้องกับแนวคิดของ Clements

2. Tolerance model เป็นกลไกของการปรับเปลี่ยนสภาพแวดล้อมและพื้นที่ของสิ่งมีชีวิตกลุ่มแรกซึ่งการปรับเปลี่ยนนั้นส่งผลน้อยหรือไม่ส่งผลเลยต่อกลุ่มสิ่งมีชีวิตกลุ่มถัดมาที่จะเข้ามาครอบครองพื้นที่

3. Inhibition model เป็นกลไกที่สิ่งมีชีวิตกลุ่มแรกที่เข้ามาถึงพื้นที่ว่างนั้น จะยับยั้งไม่ให้สิ่งมีชีวิตกลุ่มถัดมาสามารถเข้ามาครอบครองพื้นที่นั้นได้ หรือยับยั้งการลงเกาะ หรือลดการเจริญเติบโตของสิ่งมีชีวิตกลุ่มอื่นๆ โดยลำดับการเปลี่ยนแปลงเกิดขึ้นแบบสุ่มและไม่สามารถคาดคะเนลำดับการเปลี่ยนแปลงได้

มีการศึกษาและทดสอบแนวคิดเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ในระบบนิเวศต่างๆ โดยเฉพาะในระบบนิเวศทางทะเล ซึ่งมีการศึกษาโครงสร้างชุมชนพืชของสิ่งมีชีวิตบริเวณเขตน้ำขึ้นน้ำลง (intertidal zone) จากการศึกษพบว่า Inhibition model เป็นรูปแบบที่เด่นและพบได้บ่อยที่สุดของการศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสิ่งมีชีวิตทางทะเล (Connell and Slatyer, 1977; Sousa, 1979a) ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาของ Sousa (1984) พบว่าสาหร่ายกลุ่มแรกที่เข้ามาลงเกาะและครอบครองพื้นที่ เช่น สาหร่ายสีเขียวสกุล *Ulva*

และสาหร่ายสีแดงสกุล *Porphyra* จะยับยั้งไม่ไห้สาหร่ายกลุ่มถัดมาคือสาหร่ายสีน้ำตาลสกุล *Fucus* เข้ามาลงเกาะในช่วง 1 ปีแรกหลังจากพื้นที่ถูกรบกวน ส่วน Facilitation และ Tolerance model เป็นรูปแบบที่พบได้ยากในธรรมชาติและมีการศึกษาทดสอบแนวคิดนี้น้อย (Kim, 1997)

การเปลี่ยนแปลงแทนที่ในระบบนิเวศทางทะเล

ตั้งแต่ ค.ศ. 1920 เริ่มมีการศึกษาเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสิ่งมีชีวิตทางทะเลทั้งในบริเวณเขตน้ำขึ้นน้ำลง (Wilson, 1925; Dayton, 1971, 1975; Lubchenco and Menge, 1983; Paine and Levin, 1981; Dayton et al., 1984; Dethier, 1984; Underwood, 1999; Connell and Anderson, 1999) และในแนวปะการัง (Glynn, 1976; Loya, 1976) ซึ่งมีการศึกษาเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลเป็นส่วนใหญ่อจากการศึกษาพบว่า เมื่อมีพื้นที่ว่างเกิดขึ้น สาหร่ายกลุ่มแรกที่เข้ามาลงเกาะคือ สาหร่ายสีเขียว แล้วจะถูกแทนที่ด้วยสาหร่ายสีแดง และความหลากหลาย (species richness) จะเพิ่มขึ้นในช่วงแรกของการเปลี่ยนแปลงแทนที่ อย่างไรก็ตามรูปแบบของการเปลี่ยนแปลงแทนที่ยังขึ้นอยู่กับปัจจัยต่างๆ เช่น ความถี่ของการเกิดการรบกวน การเกิดและขนาดของพื้นที่ว่าง ซึ่งได้มีการศึกษาผลของการรบกวนต่อการเปลี่ยนแปลงแทนที่และโครงสร้างของชุมชนพืช เช่น การศึกษาเกี่ยวกับความถี่ของการเกิดการรบกวน (frequency of disturbance) (Connell, 1978; Sousa, 1979a, b; Miller, 1982) ขนาดของพื้นที่ (Sousa, 1984; Benedetti-Cecchi and Cinelli, 1993) ผลของฤดูกาลและช่วงเวลาของการเกิดการรบกวน (Foster, 1975; Benedetti-Cecchi and Cinelli, 1996; Kim and DeWreede, 1996; Foster et al., 2003)

ผลของสัตว์กินพืชและการครูดกินของสัตว์กินพืชต่อลำดับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ (Lubchenco, 1983; Jara and Moreno, 1984; Farrell, 1991; Anderson and Underwood, 1997; Underwood, 1998; Hata et al., 2002, Hata and Kato, 2003; Mayakun, 2006; Mayakun et al., 2010) โดยจากการศึกษาข้างต้น พบว่ารูปแบบของการเปลี่ยนแปลงแทนที่ที่มีความผันแปรเชิงเวลาและสถานที่ ขึ้นอยู่กับชนิด ช่วงเวลา ความถี่ของการเกิดการรบกวน รวมถึงการมีพร้อมของชนิดหน่อพันธุ์ของสิ่งมีชีวิต (availability of propagules) และลำดับการครอบครองพื้นที่ของสิ่งมีชีวิต จะเกิดแบบสลับและไม่สามารถคาดการณ์ได้

การเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล (seaweed succession)

พื้นที่ว่างถือเป็นปัจจัยจำกัดปัจจัยหนึ่งของสิ่งมีชีวิตจำพวกยีสต์เกาะ (Kim and DeWreede, 1996) โดยเฉพาะอย่างยิ่งสำหรับสาหร่ายทะเล หากมีพื้นที่ว่างเกิดขึ้น สาหร่ายทะเลจะเป็นสิ่งมีชีวิตกลุ่มแรก (pioneer species) ที่สามารถลงเกาะและครอบครองพื้นที่ว่างได้ เมื่อเวลาผ่านไป จะถูกแทนที่ด้วยสาหร่ายกลุ่มที่สอง (mid-successional species) และสาหร่ายกลุ่มสุดท้าย (late-successional species) ตามลำดับ โดยเหตุการณ์ดังกล่าวเรียกว่าการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่าย (Connell and Slatyer, 1977; Olson, 1985) ซึ่งการเปลี่ยนแปลงแทนที่ที่มีความสำคัญต่อการศึกษาคอนสตรัคชันของชุมชนของสาหร่ายทะเล (Littler and Littler, 1985)

ปัจจัยที่ส่งผลให้เกิดพื้นที่ว่างขึ้นในระบบนิเวศทางทะเลนั้น สามารถแบ่งออกเป็น 2 ปัจจัยหลักคือ

1. ปัจจัยที่เกิดขึ้นตามธรรมชาติ เช่น การเกิดภัยธรรมชาติ เช่น แผ่นดินไหว พายุ คลื่นแรง การครูดกินของปลา การฟอกขาวของปะการัง หรือการเกิดโรคในแนวปะการัง เป็นต้น ซึ่งส่งผลให้มีการเปิดพื้นที่ว่างใหม่เกิดขึ้น

2. ปัจจัยที่เกิดขึ้นจากการกระทำของมนุษย์ เช่น การเปิดพื้นที่ว่างใหม่โดยเกิดจากการดำน้ำเหยียบแนวปะการัง การทิ้งสมอเรือ ใบพัดเรือ การทำประมงในแนวปะการัง เป็นต้น

การศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล สามารถทำการศึกษได้จาก

1. **พื้นที่ธรรมชาติ (natural substrata)** เช่น การขีดแผ่นหรือก้อนปะการังตาย และโชดหิน โดยในการศึกษาที่ผ่านมาได้มีการขีดแผ่นปะการังตายหรือก้อนหินเพื่อเปิดพื้นที่ว่าง แล้วใช้ไฟเผาหรือโซดาไฟในการทำความสะอาดพื้นที่ว่างนั้น เพื่อไม่ให้มีสิ่งมีชีวิตใดๆ เหลืออยู่ (Kitching, 1937; Rees, 1940; Northcraft, 1948; Saito et al., 1976; Niell, 1979; Sousa, 1979a; Kim et al., 1992; Mayakun, 2006; Mayakun et al., 2010)

2. **พื้นที่เทียม (artificial substrata)** เช่น การวางและยึดแผ่นคอนกรีต อิฐ หรือ แผ่นกระเบื้องไว้บนก้อนหินหรือปะการังตาย (Breitburg, 1985; Dean and Connell, 1987a, b; Serisawa and Ohno, 1995a, b; Hixon and Brostoff, 1996; Serisawa et al., 1998; Somsueb et al., 2001)

จากการศึกษาการใช้พื้นที่ที่แตกต่างกันดังกล่าว พบว่าส่งผลต่อการลงเกาะและองค์ประกอบชนิดของสาหร่าย เนื่องจากพื้นที่ทั้งสองมีความแตกต่างกันในเรื่องของ การสะท้อนแสง สี คุณสมบัติทางเคมี ความขรุขระและความหยาบละเอียดของพื้นผิวและ

การรื้อฟื้นของน้ำ (Foster, 1975; Harlin and Lindbergh, 1977)

Hixon and Brostoff (1981, 1982) ศึกษาเปรียบเทียบการลงเกาะและองค์ประกอบชนิดของสาหร่ายบนพื้นที่ธรรมชาติโดยใช้ก้อนปะการังตาย กับพื้นที่เทียมสองชนิดที่ทำจากแผ่น polyvinyl chloride (PVC) และแผ่นปะการังตายที่ถูกตัดและปรับพื้นผิวให้เรียบ จากการศึกษาพบว่าพื้นที่เทียมทั้งสองชนิดมีจำนวนชนิดของสาหร่ายคล้ายคลึงกัน แต่ในขณะที่พื้นที่ธรรมชาติมีจำนวนชนิดมากกว่า สาเหตุที่ทำให้พื้นที่ธรรมชาติมีจำนวนชนิดของสาหร่ายมาก อาจเป็นเพราะพื้นที่ธรรมชาติหรือแผ่นปะการังตายนั้น มีความซับซ้อนของพื้นผิวมาก ทำให้มีถิ่นอาศัยย่อยๆ (microhabitats) เป็นจำนวนมาก ซึ่งส่งผลดีในการกักเก็บความชื้น มีพื้นที่มากพอสำหรับการลงเกาะของสาหร่าย และลดการถูกรบกวนจากสัตว์กินพืชได้ แต่อย่างไรก็ตามวิธีการศึกษาและชนิดของวัสดุพื้นที่ที่จะใช้จะต้องเหมาะสมกับคำถามของงานวิจัยและลักษณะของพื้นที่ศึกษา

Sousa (1979a) ได้ศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลบริเวณชายฝั่งตอนใต้ของรัฐแคลิฟอร์เนีย สหรัฐอเมริกา และได้แบ่งระยะของการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลออกเป็น 3 ระยะหลักๆ (รูปที่ 1) คือ

1. การเปลี่ยนแปลงแทนที่ระยะต้น (initial stage หรือ early successional stage)

สาหร่ายกลุ่มแรก (early successional species หรือ pioneer species) ที่มีความสามารถใน

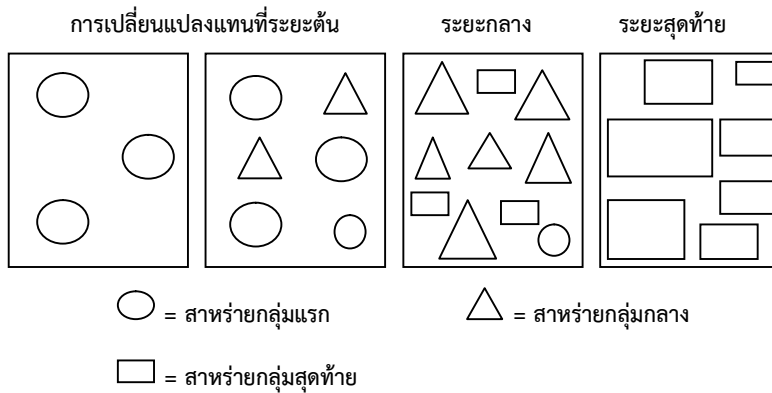
การลงเกาะและครอบครองพื้นที่ว่างได้ดี จัดเป็นพวก r-selected species คือ ชนิดที่มีขนาดเล็ก มีความสามารถในการแพร่กระจายได้กว้าง มีอัตราการเจริญเติบโตดี สืบพันธุ์เร็ว มีการสร้างเซลล์สืบพันธุ์จำนวนมาก และมีช่วงอายุสั้น โดยในการศึกษาครั้งนี้ พบสาหร่ายสีเขียวสกุล *Ulva* (*Enteromorpha*) เป็นสาหร่ายกลุ่มแรกที่เข้ามาลงเกาะและในช่วงท้ายของระยะนี้ พบสาหร่ายสีแดงซึ่งเป็นสาหร่ายกลุ่มกลางเริ่มลงเกาะและครอบครองพื้นที่ โดยการเปลี่ยนแปลงแทนที่ระยะต้นนี้ใช้เวลาทั้งสิ้น 1 ปี

2. การเปลี่ยนแปลงแทนที่ระยะกลาง (middle stage)

ในระยะกลาง พบความหลากหลายชนิดของสาหร่ายในพื้นที่มากขึ้น พบสาหร่ายสีแดงสกุล *Gigartina* *Gelidium* *Rhodoglossum* และ *Laurencia* เป็นกลุ่มเด่นในระยะนี้ ลงเกาะและครอบครองพื้นที่ปนอยู่กับสาหร่ายสีเขียวกลุ่มแรก ซึ่งสาหร่ายสีแดงจะปกคลุมพื้นที่เพิ่มมากขึ้น และพบสาหร่ายสีน้ำตาลเริ่มลงเกาะในช่วงท้ายของระยะนี้

3. การเปลี่ยนแปลงแทนที่ระยะสุดท้าย (late successional stage)

สาหร่ายที่พบในระยะสุดท้าย (late successional species) จัดเป็นพวก K-selected species ที่มีอัตราการเจริญเติบโต การแพร่กระจาย และการลงเกาะต่ำ มีขนาดใหญ่ และมีช่วงอายุยาว โดยพบสาหร่ายสีน้ำตาลพวกสาหร่ายเคลป์ (Kelp) เป็นสาหร่ายกลุ่มเด่น



รูปที่ 1 การเปลี่ยนแปลงแทนที่และกลุ่มสาหร่ายทะเลที่พบใน 3 ระยะ (ดัดแปลงจาก Begon et al., 1996)

สาหร่ายกลุ่มแรกและกลุ่มสุดท้ายมีความแตกต่างกันในด้านต่างๆ (ตารางที่ 1) เช่น สาหร่ายกลุ่มแรกจะเป็นกลุ่มสาหร่ายที่มีขนาดเล็ก มีช่วงชีวิตสั้น มีการสืบพันธุ์เร็ว มีการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ได้จำนวนมาก สามารถสืบพันธุ์ได้ตลอดทั้งปี มีความสามารถในการลงเกาะบนพื้นที่ว่างได้เร็ว และมีการแพร่กระจายได้ไกล ส่วนสาหร่ายกลุ่มสุดท้าย (late species) จะเป็น

สาหร่ายกลุ่มที่มีขนาดใหญ่ มีช่วงชีวิตยาว มีการสืบพันธุ์ช้า มีฤดูกาลของการสืบพันธุ์ สร้างเซลล์สืบพันธุ์ได้จำนวนน้อย ความสามารถในการลงเกาะต่ำ และมีการแพร่กระจายได้ในระยะใกล้ๆ ต้นพ่อแม่ จึงทำให้พบชนิดของสาหร่ายแตกต่างกันในแต่ละระยะของการเปลี่ยนแปลงแทนที่

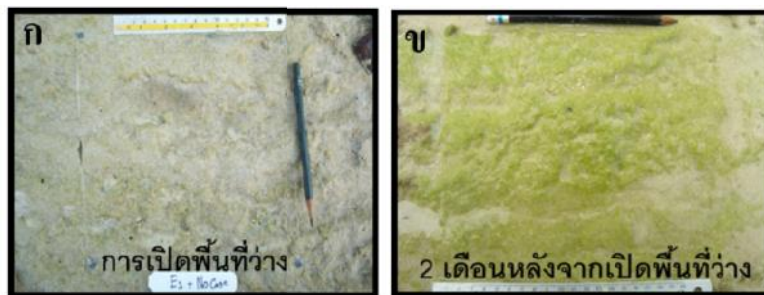
ตารางที่ 1 เปรียบเทียบลักษณะต่างๆของสาหร่ายกลุ่มแรกและกลุ่มสุดท้าย (ดัดแปลงจาก Begon et al., 1996)

ลักษณะ	สาหร่ายกลุ่มแรก	สาหร่ายกลุ่มสุดท้าย
การสืบพันธุ์	เร็ว	ช้า
จำนวนของเซลล์สืบพันธุ์	มาก	น้อย
ช่วงเวลาของการสืบพันธุ์	ทั้งปี (บางชนิด)	ฤดูกาล
ช่วงอายุ	สั้น	ยาว
อัตราการหายใจ	สูง	ต่ำ
อัตราการสังเคราะห์ด้วยแสง	สูง	ต่ำ
การลงเกาะ	เร็ว	ช้า
การแพร่กระจาย	ไกล	ใกล้
ขนาด	เล็ก	ใหญ่
ปริมาณแสง	ทนแสง	ไม่ทนแสง

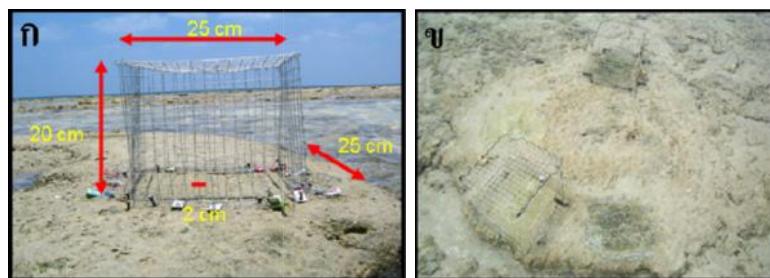
งานวิจัยเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลในประเทศไทย

ในประเทศไทย การศึกษาวิจัยเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลยังมีอยู่น้อยมาก มีเพียง 2 งานวิจัยเท่านั้น ได้แก่ Mayakun (2006) และ Mayakun et al. (2010) ที่ศึกษาเกี่ยวกับผลของการกินของสัตว์กินพืชและฤดูกาลของการเปิดพื้นที่ว่างต่อองค์ประกอบชนิดและการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล บริเวณเขตน้ำขึ้นน้ำลง ณ อุทยานแห่งชาติสิรินาถ จังหวัดภูเก็ต ในการศึกษาดังกล่าว ได้จัดแผ่นปะการังตาย ขนาด 20x20 ตารางเซนติเมตร (รูปที่ 2 ก) เพื่อเปิดพื้นที่ว่างและราดด้วยโซดาไฟเพื่อให้พื้นที่ว่างปราศจากสปอร์ของสาหร่าย และสิ่งมีชีวิตขนาดเล็กอื่นๆ รวมถึงสาหร่ายที่เป็นพวกยึดเกาะ (epiphyte) โดยจัดแผ่นปะการังตายในสอง

ช่วงเวลา คือ ช่วงต้นฤดูร้อนและฤดูฝน เพื่อศึกษาผลของฤดูกาลของการเปิดพื้นที่ว่าง และใช้กรงขนาด 25x25x20 ลูกบาศก์เซนติเมตร ที่มีตาข่ายขนาด 2x2 ตารางเซนติเมตร เพื่อศึกษาผลของการกินของสัตว์กินพืช (รูปที่ 3) โดยเปรียบเทียบกับกลุ่มควบคุมที่ไม่มีการจัดแผ่นปะการังตาย เก็บตัวอย่างสาหร่ายทุกๆ 2 เดือน โดยวัดปริมาณการปกคลุมพื้นที่ของสาหร่ายแต่ละชนิดที่ลงเกาะบนแผ่นปะการัง ศึกษาเปรียบเทียบองค์ประกอบชนิดและการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่าย ผลการศึกษาพบว่า ในระยะแรกมีเพียงสาหร่ายสีเขียวชนิดเดียว คือ *Ulva paradoxa* ที่เข้ามาลงเกาะและครอบครองพื้นที่ได้ดีที่สุดภายใน 2 เดือนแรกหลังจากการจัดแผ่นปะการังตาย และมีการปกคลุมพื้นที่สูงที่สุดตลอดในช่วงระยะเวลา 10 เดือน (รูปที่ 2ข)



รูปที่ 2 ก. และ ข. *Ulva paradoxa* เป็นสาหร่ายชนิดแรกที่เข้ามาลงเกาะและมีการปกคลุมพื้นที่สูงที่สุดภายใน 2 เดือนหลังจากการเปิดพื้นที่ว่าง (ดัดแปลงจาก Mayakun, 2006)



รูปที่ 3 ก. และ ข. กรงขนาด 25x25x20 ลูกบาศก์เซนติเมตร เพื่อศึกษาผลของการกินของสัตว์กินพืช (ดัดแปลงจาก Mayakun, 2006)

และถูกแทนที่ด้วยสาหร่ายสีแดงชนิด *Polysiphonia sphaerocarpa* ซึ่งเป็นสาหร่ายชนิดที่สองที่สามารถเข้ามาลงเกาะและปกคลุมพื้นที่เป็นส่วนใหญ่ ภายใน 10 เดือนถึง 1 ปีหลังจากการขัดแผ่นปะการังตาย โดยจะพบสาหร่ายสีน้ำตาลสกุล *Padina* ลงเกาะด้วย แต่พบสาหร่ายสีน้ำตาลได้น้อย และอยู่ในระยะ *Dictyosphaerula* stage of *Padina* หรือ ระยะ *Vaughaniella* การเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายในบริเวณนี้ อยู่ในช่วงระยะกลาง หรือ middle stage และมีรูปแบบของการเปลี่ยนแปลงแทนที่ เป็นแบบ “inhibition model” โดยพบว่าสาหร่ายสีเขียว *U. paradoxa* ยับยั้งการลงเกาะของสาหร่ายสีแดง *P. sphaerocarpa*

จากการศึกษาผลของฤดูกาลของการเปิดพื้นที่ว่าง พบว่าความหลากหลายและปริมาณของสาหร่ายมีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับฤดูกาลของการเปิดพื้นที่ว่าง ในฤดูร้อนพบความหลากหลายชนิดของสาหร่ายสูงกว่าในฤดูฝน เนื่องจากในฤดูร้อนเป็นช่วงที่คลื่นลมสงบ สาหร่ายได้รับผลกระทบน้อยจากการกระทำของคลื่น จึงสามารถลงเกาะและปกคลุมพื้นที่ว่างได้ และจากการศึกษาผลของการกินของสัตว์กินพืช พบว่า สัตว์กินพืชไม่มีผลต่อปริมาณของสาหร่าย อาจเป็นเพราะในบริเวณที่ศึกษา มีพลาสติกหินที่ป้องกันไม่ให้สัตว์กินพืชกลุ่มอื่นๆ เข้ามาครูดกินสาหร่ายในอาณาเขต ส่งผลให้มีปริมาณสาหร่ายมาก อย่างไรก็ตาม จากการศึกษาพบว่าสาหร่าย *Ulva* มีเปอร์เซ็นต์ปกคลุมภายในกรงน้อย ซึ่งอาจจะเป็นเพราะ ผู้บริโภคขนาดเล็ก เช่น ปลาบู๋ หอยฝาเดียว และปูขนาดเล็ก สามารถเข้าไปครูดกินสาหร่ายภายในกรงได้ จึงทำให้มีการปกคลุมพื้นที่น้อย

โดยกลุ่มสาหร่ายที่พบในแต่ละระยะของการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเลมีรูปแบบคล้าย

กับการศึกษาของ Sousa (1979a) คือ สาหร่ายสีเขียวเข้ามาลงเกาะและครอบครองพื้นที่ว่างเป็นกลุ่มแรก ตามด้วยสาหร่ายสีแดงซึ่งเป็นสาหร่ายกลุ่มกลาง ปกคลุมพื้นที่เพิ่มมากขึ้น และพบสาหร่ายสีน้ำตาลเริ่มลงเกาะในช่วงท้าย แต่ชนิดของสาหร่ายที่พบในแต่ละระยะนั้น มีความแตกต่างกันขึ้นอยู่กับชนิดหน่อพันธุ์ (propagule) ของสาหร่ายทะเล

อย่างไรก็ตาม ในการศึกษาการเปลี่ยนแปลงแทนที่ของสาหร่ายทะเล ควรมีการศึกษาเพิ่มเติมเกี่ยวกับปัจจัยการรบกวนต่างๆ เช่น บทบาทของสัตว์กินพืชและการเพิ่มขึ้นของปริมาณสารอาหารระดับของการรบกวน รวมถึงสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง เช่น ภาวะน้ำทะเลมีค่า pH ลดลง (ocean acidification) ต่อการเปลี่ยนแปลงแทนที่และองค์ประกอบชนิดของสาหร่ายทะเล เพื่อให้มีความเข้าใจที่ตีความขึ้นและเป็นประโยชน์ในการอธิบายความสัมพันธ์ในเชิงนิเวศวิทยาระหว่างสาหร่ายทะเลและปัจจัยต่างๆ รวมถึงผลกระทบของปัจจัยต่อการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างของชุมชนสาหร่ายทะเล และสามารถทราบถึงช่วงเวลาการลงเกาะและการเปลี่ยนแปลงแทนที่ชนิดของสาหร่ายทะเล เพื่อปรับใช้ในการเก็บเกี่ยวและการใช้ประโยชน์จากสาหร่ายทะเลต่อไป

กิตติกรรมประกาศ

ผู้เขียนขอขอบคุณ รศ.ลัดดา เอกสมทรา-เมษฐ์ และ รศ.ดร.อัญญา ประเทพ ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ สำหรับคำแนะนำในการจัดทำบทความครั้งนี้

เอกสารอ้างอิง

- Anderson, M.J. and Underwood, A.J. (1997). Effects of gastropod grazers on recruitment and succession of an estuarine assemblage : a multivariate and univariate approach. *Oecologia* 109: 442-453.
- Begon, M., Harper, J.L. and Townsend, C.R. (1996). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd edition. Oxford: Blackwell Scientific publications. pp. 1068.
- Benedetti-Cecchi, L. and Cinelli, F. (1993). Early patterns of algal succession in a midlittoral community of the Mediterranean sea: a multifactorial experiment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 169: 15-31.
- Benedetti-Cecchi, L. and Cinelli, F. (1996). Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135: 145-161.
- Breitburg, D.L. (1985). Development of a subtidal epibenthic community: factors affecting species composition and the mechanisms of succession. *Oecologia* 65: 173-184.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 199: 1302-1310.
- Connell, S.D. and Anderson, M.J. (1999). Predation by fish on assemblages of intertidal epibiota: effects of predator size and patch size. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241: 15-29.
- Connell, J.H. and Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural Communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.
- Dayton, P.K. (1971). Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.
- Dayton, P.K. (1975). Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 45: 137-159.
- Dayton, P.K., Currie, V., Gerrodette, T. Keller, B.D., Rosenthal, R. and Tresca, D.V. (1984). Patch dynamics and stability of some California kelp communities. *Ecol. Monogr.* 54: 253-289.
- Dean, R.L. and Connell, J.H. (1987a). Marine invertebrates in an algal succession I. Variations in Abundance and diversity with succession. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109: 195-215.
- Dean, R.L. and Connell, J.H. (1987b). Marine invertebrates in an algal succession II. Tests of hypotheses to explain changes in diversity with succession. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109: 217-247.
- Dethier, M.N. (1984). Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. *Ecol. Monogr.* 54: 99-118.
- Farrell, T.M. (1991). Models and mechanisms of succession: An example from a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 61: 95-113.
- Foster, M.S. (1975). Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* Forest. *Mar. Biol.* 32: 313-329.
- Foster, M.S., Nigg, E.W., Kiguchi, L.M., Hardin, D.D. and Pearse, J.S. (2003). Temporal variation and succession in an algal-dominated high intertidal assemblage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 289: 15-39.
- Glynn, P.W. (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecol. Monogr.* 46: 431-456.

- Harlin, M.M. and Lindbergh, J.M. (1977). Selection of substrata by seaweeds: optimal surface relief. *Mar. Biol.* 40: 33-40.
- Hata, H., Nishihira, M. and Kamura, S. (2002). Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepède) on the community structure of benthic algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 280: 95-116.
- Hata, H. and Kato, M. (2003). Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 263: 159-167.
- Hixon, M.A. and Brostoff, W.N. (1981). Fish grazing and community structure of Hawaiian reef algae. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 2: 507-514.
- Hixon, M.A. and Brostoff, W.N. (1982). Differential Fish grazing and benthic community structure on Hawaiian reefs. In Cailliet, G.M. and Simenstad, C.A. (eds.). *Fish Food Habit Studies. Univ. Wash. Sea Grant Progr.* pp. 249-257.
- Hixon, M.A. and Brostoff, W.N. (1996). Succession and herbivory: effects of differential fish grazing on Hawaiian Coral-Reef Algae. *Ecol. Monogr.* 66: 67-90.
- Jara, H.F. and Moreno, C.A. (1984). Herbivory and structure in a midlittoral rocky community: a case in southern Chile. *Ecology* 65: 28-38.
- Keever, C. (1950). Causes of Succession on old Fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecol. Monogr.* 20: 229-250.
- Kim, J.H. (1997). The role of herbivory, and direct and indirect interactions, in algal succession. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 217: 119-135.
- Kim, J.H. and DeWreede, R.E. (1996). Effects of size and season of disturbance on algal patch recovery in a rocky intertidal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133: 217-228.
- Kim, Y.H., Yoo, J.S. and Kim, J.H. (1992). Marine algal succession in a perturbed intertidal community. *Kor. J. Phycol.* 7: 131-137.
- Kitching, J.A. (1937). Studies in sublittoral ecology. II. Recolonization at upper margin of the sublittoral region, with a note on the denudation of *Laminaria* forest by storms. *J. Ecol.* 25: 482-495.
- Littler, M.M. and Littler, D.S. (1985). *Handbook of Phycological Methods: Ecological Field Methods : Macroalgae.* New York: Cambridge University Press. pp. 617.
- Loya, Y. (1976). Recolonization of Red Sea corals affected by natural catastrophes and man-man perturbations. *Ecology* 57: 278-289.
- Lubchenco, J. and Menge, B.A. (1978). Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monogr.* 48: 67-94.
- Mayakun, J. (2006). Effects of herbivory and season of clearing on species composition and algal succession at Sirinat Marine National Park, Phuket Province, Thailand. M. Sc. Thesis in Ecology (International), Prince of Songkla University, Songkhla, Thailand. pp. 65.
- Mayakun, J., Kim, J.H. and Prathep, A. (2010). Effects of herbivory and the season of disturbance on algal succession in a tropical intertidal shore, Phuket, Thailand. *Phycol. Res.* 58: 88-96.
- Miller, T.E. (1982). Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *Am. Nat.* 120: 533-536.
- Niell, F. X. (1979). Structure and succession in rocky algal community of temperature intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 36: 185-200.
- Northcraft, R.D. (1948). Marine algal colonization on the Monterey Peninsula. *Amer. J. Bot.* 35: 396-404.

- Olson, A.M. (1985). "Early succession in Beds of the Red Alga, *Iridaea cornucopiae* Post. & Rupr. (Gigartinaceae): Alternate Pathways". Master's thesis, Oregon State University. pp. 86.
- Paine, R.T. and Levin, S.A. (1981). Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 51: 145-178.
- Rees, T.K. (1940). Algal colonization at Mumbles Head. *J. Eol.* 28: 403-437.
- Saito, Y., Sasaki, H. and Watanabe, K. (1976). Succession of algal communities on the vertical substratum faces of breakwaters in Japan. *Phycologia* 15: 93-100.
- Serisawa, Y. and Ohno, M. (1995a). Succession of seaweed communities on artificial reefs in Tei, Tosa Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 61: 854-859.
- Serisawa, Y. and Ohno, M. (1995b). Succession of seaweed communities on artificial reefs in the inlet of Tosa Bay, Japan. *Suisanzoshoku* 43: 437-443.
- Serisawa, Y., Taino, S., Ohno, M. and Arugn, Y. (1998). Succession of seaweed on the experimental plates immersed during seasons in Tosa Bay. *Japan. Bot. Mar.* 41: 321-328.
- Somsueb, S., Ohno, M. and Kimura, H. (2001). Development of seaweed communities on suspended substrata with three slope angles. *J. Appl. Phycol.* 13: 109-115.
- Sousa, W.P. (1979a). Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 49: 227-254.
- Sousa, W.P. (1979b). Disturbance in marine intertidal boulder fields: the non-equilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60: 1225-1239.
- Sousa, W.P. (1984). Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65: 1918-1935.
- Underwood, A.J. (1998). Grazing and disturbance: an experimental analysis of patchiness in recovery from a severe storm by the intertidal alga *Hormosira banksii* on rocky shores in New South Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 231: 291-306.
- Underwood, A.J. (1999). Physical disturbances and their direct effect on an indirect effect: responses of an intertidal assemblage to a severe storm. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 232: 125-140.
- Wilson, O.T. (1925). Some experimental observations of marine algal succession. *Ecology* 6: 303-311.
- Wootton, J.T. (2002). Mechanisms of successional dynamics: Consumers and the rise and fall of species dominance. *Ecol. Res.* 17: 249-260.

