

บทที่ 2

เอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

ลักษณะของหาดทราย

หาดทรายโดยทั่วไปจะมีขนาดและสีของเม็ดทรายต่างกันหาดทรายบางแห่งค่อนข้างจะละเอียด แต่บางแห่งค่อนข้างจะหยาบ สีของหาดทรายอาจมีสีขาว สีน้ำตาลอ่อนหรือแก่ ความสำคัญของหาดทรายทางด้านธรณีวิทยานั้นคือ เป็นที่สะสมของแร่ ส่วนทางด้านการท่องเที่ยว หาดทรายเป็นทรัพยากรการท่องเที่ยวที่สำคัญอย่างหนึ่ง หาดทรายที่สวยงามปราศจากโคลนตมและสิ่งสกปรกต่าง ๆ จะเป็นแหล่งดึงดูดนักท่องเที่ยวให้ไปเที่ยวหาดต่าง ๆ เพื่อพักผ่อนเล่นน้ำทะเล อาบแดด หรือเล่นกีฬาทางน้ำ (วรรณ วลัยวนิช, 2539)

หาดทรายนับว่าเป็นระบบนิเวศที่รู้จักกันดีและพบได้ทั่วโลกเพราะมนุษย์ได้ใช้ประโยชน์และมีกิจกรรมต่าง ๆ มากมาย โดยหาดทรายมีลักษณะเฉพาะซึ่งได้รับอิทธิพลจากปัจจัยสิ่งแวดล้อม 2 ปัจจัย คือ

1. คลื่น (wave) : มีความสำคัญมากที่สุดต่อสิ่งมีชีวิตในหาดทรายและมีผลต่อขนาดของดินตะกอน

2. อนุภาคทราย (sand particle size) : มีขนาดแตกต่างกันตามสถานที่และฤดูกาล ขนาดอนุภาคทรายสามารถเป็นตัวควบคุมปริมาณสารอาหารและสิ่งมีชีวิตได้ โดยทรายหยาบจะมีสารอินทรีย์น้อย มีกำลังการเคลื่อนที่ของน้ำและการระบายน้ำดี ทำให้มีการเติมออกซิเจนอย่างเพียงพอ สิ่งมีชีวิตจะอาศัยอยู่บริเวณที่ลึกลงไปจากผิวหน้า ส่วนทรายละเอียดจะมีความอุดมสมบูรณ์ของสารอินทรีย์มาก สัตว์จะอาศัยอยู่บริเวณผิวหน้าที่มีออกซิเจนเพียงพอ (Underwood & Chapman, 1995)

โดยปัจจัยเหล่านี้มีอิทธิพลต่อลักษณะของหาด และควบคุมความหลากหลายทางชีวภาพรวมถึงพฤติกรรมของสัตว์ในเขตต่าง ๆ ของหาด (McLachlan et al., 1995 อ้างถึงใน วิภูษิต มั่นทะจิตร และมนัสวงษ์ สวดใจ, 2543)

การจำแนกลักษณะของหาดทราย

การแบ่งเขตหาดทรายมีหลายระบบดังนี้

ซัลวัต (Salvat, 1964) ได้แบ่งเขตโดยใช้ปัจจัยทางกายภาพออกเป็น 4 เขต คือ

1. drying zone เป็นเขตทรายแห้งเหนือระดับน้ำขึ้นสูงสุด ได้รับความชื้นบ้างจากคลื่นกระเซ็น

2. retention zone เป็นเขตที่น้ำขึ้นถึงและมีความชื้นอยู่บ้างขณะน้ำลง โดยน้ำจะออกจากพื้นทรายโดยแรงดึงดูด

3. resurgence zone เป็นเขตทรายที่มีการไหลเวียนของน้ำระหว่างอนุภาคดิน (interstitial water) เนื่องมาจากระดับน้ำขึ้นน้ำลง

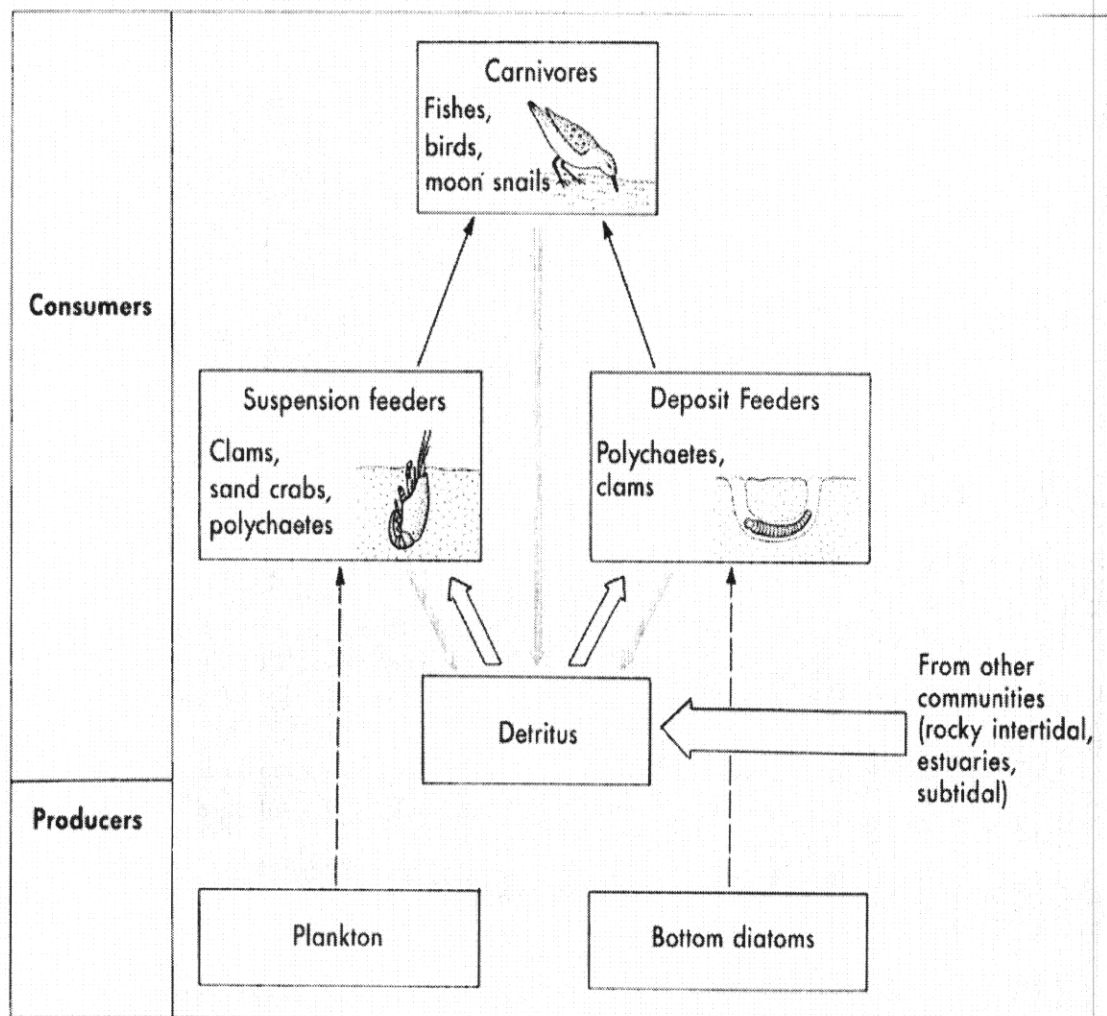
4. saturation zone เป็นเขตทรายที่มีน้ำอยู่เสมอตลอดเวลา โดยที่มีการไหลเวียนของน้ำระหว่างอนุภาคทรายน้อยมาก

ชอร์ต และไวรท์ (Short & Wright, 1983 cited in Brown & McLachlan, 1990) จำแนกตามอิทธิพลของคลื่นแบ่งออกเป็น 3 แบบ คือ

1. หาด reflective ได้รับอิทธิพลจากคลื่นขนาดเล็ก ด้านบนเป็นทรายหยาบมีความชันสูง เขตคลื่นแตกตัว (surf zone) แคบหรือไม่มี เป็นหาดที่มีความหลากหลายทางชีวภาพต่ำ สิ่งมีชีวิตที่พบได้แก่ แอมฟิพอด (amphipod) เพราะบริเวณน้ำขึ้นน้ำลงคลื่นมีความแรงมากและพื้นทรายจะไม่สามารถใช้เป็นที่ยึดเกาะได้

2. หาด intermediate ได้รับอิทธิพลของคลื่นขนาดปานกลาง องค์ประกอบเป็นทรายละเอียดถึงปานกลาง เขตคลื่นแตกตัวมักมีแนวสันทรายและร่องน้ำที่เกิดจากกระแสน้ำตามแนวสันทรายและร่องน้ำที่เกิดจากกระแสน้ำตามแนวชายฝั่ง มีความหลากหลายทางชีวภาพปานกลาง สัตว์ที่พบได้แก่ แอมฟิพอด ไอโซพอด (isopod)

3. หาด dissipative ได้รับอิทธิพลจากคลื่นขนาดใหญ่ หาดมีแนวคลื่นแตกตัวที่กว้างมาก องค์ประกอบเป็นทรายละเอียดทำให้ไม่มีการเปลี่ยนแปลงมากนัก (stable) จึงมีความหลากหลายทางชีวภาพสูง หาดทรายเหมาะกับการใช้ประโยชน์ของมนุษย์ สัตว์ที่พบได้แก่ แอมฟิพอด, ไอโซพอด, โคลเลปเทรา (coleptera), anomuran, ไส้เดือนทะเล (polychaetes), brachyura และหอยสองฝา (bivalve) เป็นต้น

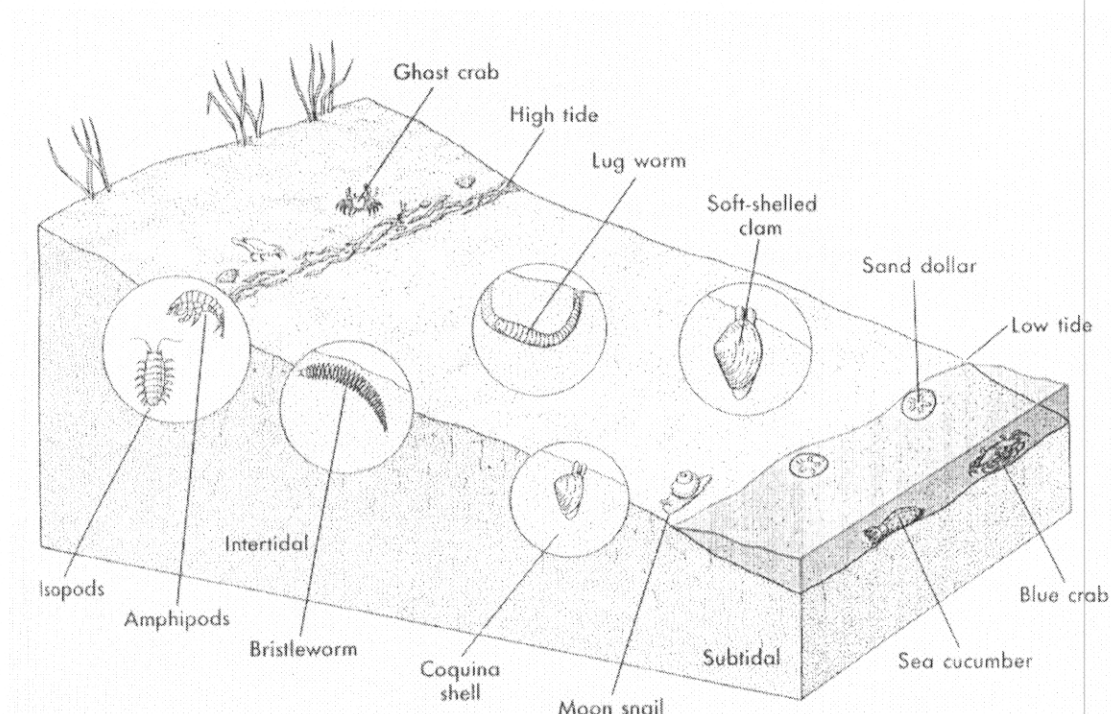


ภาพที่ 1 ตาข่ายอาหารในบริเวณหาดทราย (Casto & Huber, 1992)

คาสโต และฮูเบอร์ (Casto & Huber, 1992) ได้เสนอการแบ่งหาดทรายออกเป็นเขตตามระดับน้ำขึ้นน้ำลงซึ่งมีผลต่อการแพร่กระจายของสิ่งมีชีวิตเป็น 3 เขต คือ

1. ตอนบนของหาด เป็นบริเวณที่อยู่เหนือระดับน้ำขึ้นสูงสุด แต่จะมีการกระเซ็นของคลื่นขึ้นมาได้ บริเวณนี้ลักษณะดินมักจะเป็นทรายหยาบ แต่ในบางแห่งอาจเป็นทรายละเอียด สิ่งมีชีวิตที่พบ ได้แก่ ปูลม (ghost crab), แอมฟิพอด, ไอโซพอด (isopod) และผักบุ้งทะเล
2. ตอนกลางของหาด เป็นบริเวณที่อยู่ระหว่างน้ำขึ้นสูงสุดและน้ำลงต่ำสุด ลักษณะดินมักจะเป็นทรายปนโคลนหรือโคลนปนทราย สิ่งมีชีวิตที่พบ ได้แก่ ปูเสฉวน หอยฝาเดียว เช่น หอยทับทิม หอยสองฝา เช่น หอยคลับ ไส้เดือนทะเลบางชนิด หาดที่มีคลื่นรุนแรงจะพบจึกจั่นทะเลอยู่ตอนล่างของเขตนี้

3. ตอนล่างสุดของหาด เป็นบริเวณที่มีน้ำท่วมตลอดและพบสิ่งมีชีวิตมากมาย เช่น ไม้เดือนทะเลที่ฝังตัวและชนิดที่สร้างท่อ หอย ดาวทะเล อีแปะทะเล ปู ปลา กุ้ง เป็นต้น



ภาพที่ 2 การแพร่กระจายของสิ่งมีชีวิตบริเวณหาดทราย

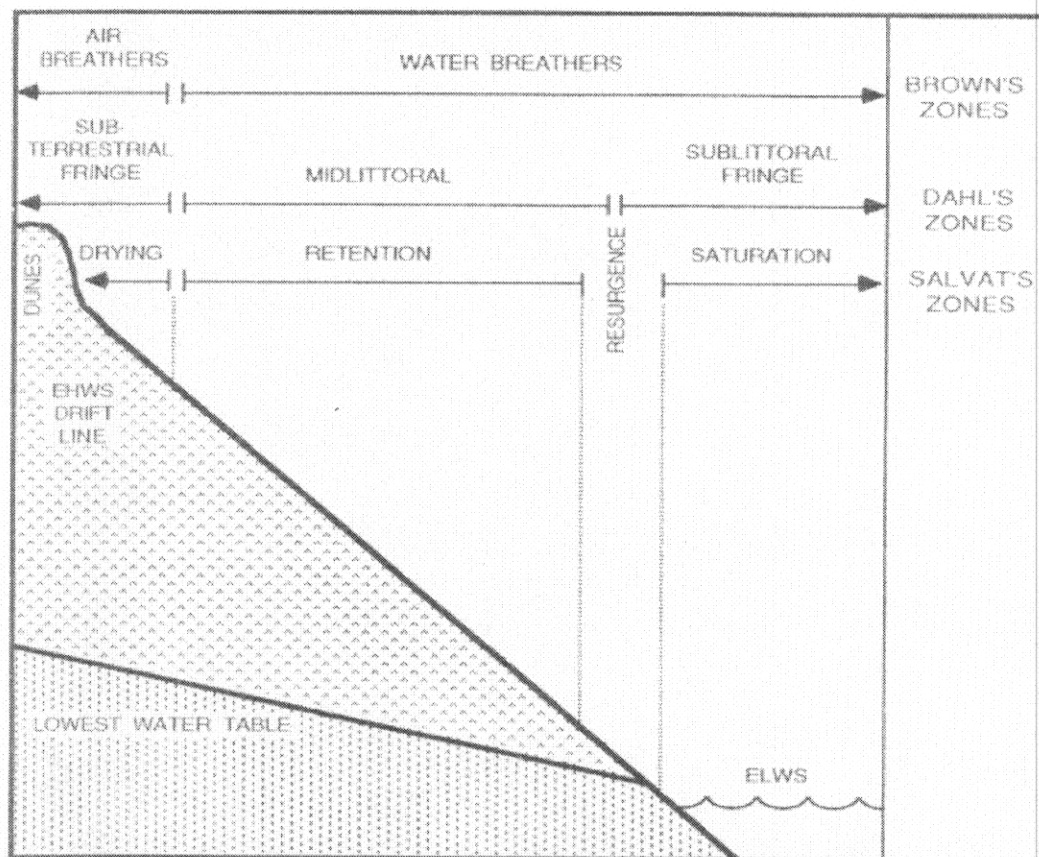
การแบ่งหาดทรายโดยดาร์ล (Dahl, 1952) ใช้ความหลากหลายของสิ่งมีชีวิตแบ่งหาดทรายออกเป็น 3 เขต คือ

1. subterrestrial fringe บริเวณนี้เป็นบริเวณที่ไม่ได้เกี่ยวข้องกับน้ำขึ้นน้ำลง และลม อาจจะมีอิทธิพลที่สำคัญบริเวณนี้ สิ่งมีชีวิตที่อาศัยอยู่บริเวณนี้ ได้แก่ พวกครัสตาเซียน (crustacean) ที่อาศัยอากาศในการหายใจ เช่น ocyopodid crabs (บริเวณ trophics และ subtrophics) talitrid amphipod (temperate beaches) และไอโซพอด *Tylos* ทั้งนี้เพราะครัสตาเซียนมีความสามารถในการเคลื่อนที่และขุดหลุม โดยสามารถทำได้ดีในบริเวณที่มีทรายหยาบ

2. midlittoral zone เป็นเขตที่อยู่ของสัตว์ที่หายใจจากน้ำ ซึ่งไม่เคยพบว่าอยู่เหนือแนวชัน (slope) แต่บางที่อาจพบอยู่บริเวณ subtidally การปะทะเป็นปัจจัยที่สำคัญในบริเวณนี้ ซึ่งจะมีผลต่อการเคลื่อนที่ของน้ำและอาหาร สิ่งมีชีวิตที่อาศัยอยู่บริเวณนี้ ได้แก่ แอมฟิพอด

3. sublittoral fringe เป็นบริเวณที่ได้รับการรบกวนอยู่ตลอด ขอบเขตถ้ากำหนดจากฝั่งแล้วเป็นส่วนที่ถัดจาก water table แต่ถ้ากำหนดจากทะเลจะสิ้นสุดที่บริเวณที่เป็นคลื่นหัวแตก กระแสน้ำที่เกิดขึ้นบริเวณเขตคลื่นแตกตัว (surf zone) ความไม่คงตัวของพื้นทะเล สันทราย (bars)

และร่อนน้ำ จะเปลี่ยนแปลงขึ้นอยู่กับลักษณะคลื่น (Swart, 1974) สิ่งมีชีวิตบริเวณนี้มักเป็นพวกที่เคลื่อนที่เร็ว เช่น มอลลัส (mollusks), ครัสตาเซียน และเป็นเขตที่อยู่ของสัตว์หลายชนิด



ภาพที่ 3 ภาพแสดงการแบ่งเขตบนหาดทราย 3 ระบบ (McLachlan, 1983 cited in Brown & McLachlan, 1990)

การใช้ประโยชน์จากหาดทราย

การใช้ประโยชน์บริเวณพื้นที่หาดทรายเพื่อตอบสนองความต้องการทางด้านต่าง ๆ ของมนุษย์นั้นวันจะยิ่งเพิ่มมากขึ้น โดยเป็น

1. แหล่งอาหาร
2. แหล่งท่องเที่ยวพักผ่อนหย่อนใจ
3. แหล่งที่ตั้งของชุมชน
4. แหล่งอุตสาหกรรม
5. ทำเลอบริเวณชายฝั่ง

6. การทำประมงชายฝั่ง
7. สาธารณูปโภคเพื่อรองรับการท่องเที่ยว

สำนักงานนโยบายและแผนสิ่งแวดล้อม (2540) ได้แบ่งลักษณะการใช้ที่ดินเป็นประเภทใหญ่ ๆ ได้ 4 ประเภท คือ

1. พื้นที่เกษตรกรรม
2. พื้นที่ป่าไม้และป่าชายเลน
3. ที่อยู่อาศัย ที่รกร้างว่างเปล่าและอื่น ๆ
4. พื้นที่ไม่ได้จำแนก

การใช้ที่ดินของพื้นที่ชายฝั่งทะเลมีการเปลี่ยนแปลงไปตามแนวโน้มของการพัฒนาพื้นที่ ตัวอย่างเช่น พื้นที่ชายฝั่งทะเลที่เป็นแหล่งท่องเที่ยวหรือมีแนวโน้มที่จะมีการพัฒนาเป็นแหล่งท่องเที่ยวจะมีการขยายตัวของชุมชนและการพัฒนาระบบสาธารณูปโภค ส่งผลให้การใช้ที่ดินอันเนื่องมาจากการพัฒนาต่าง ๆ ส่งผลให้เกิดการบุกรุก และการใช้ประโยชน์ที่ดินผิดประเภท อาจส่งผลกระทบต่อคุณภาพสิ่งแวดล้อมของพื้นที่ชายฝั่งทะเลและหาดทรายอย่างมากมายและต่อเนื่อง

ลักษณะของสัตว์หน้าดิน

สัตว์ที่อาศัยอยู่ในเขตน้ำตื้นหรือเขตน้ำขึ้นน้ำลงบริเวณหน้าดิน เรียกว่า benthos โดยกรอส (Gross, 1990) ได้แบ่งสัตว์ทะเลที่อาศัยอยู่บริเวณหน้าดิน (benthos) ในเขตน้ำขึ้นน้ำลงออกเป็น 3 ลักษณะ คือ

1. อาศัยโดยเกาะอยู่บนดิน (attachment to firm surfaces)
2. พวกที่เคลื่อนที่อิสระอยู่บนพื้น (free movement on the bottom)
3. ฝังตัวอยู่ในดิน (burrowing in sediments)

หรือบางครั้งอาจแบ่งสัตว์หน้าดินออกตามขนาดได้คือ (สมถวิล จริตควร, 2540)

1. macrofauna หมายถึง สัตว์หน้าดินที่มีขนาดตั้งแต่ 2 มิลลิเมตรขึ้นไป
2. microfauna หมายถึง สัตว์หน้าดินที่มีขนาดตั้งแต่ 0.5-1.0 มิลลิเมตร
3. micofauna หมายถึง สัตว์หน้าดินที่มีขนาดเล็กกว่า 0.5 มิลลิเมตร

สัตว์เหล่านี้มีความสามารถในการปรับตัวให้เข้าสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงได้ดีจากการเปลี่ยนแปลงที่กะทันหันหรือค่อยเป็นค่อยไป ไม่ว่าจะเป็นเรื่องของอุณหภูมิ, ความชื้น, ความเป็นกรด-เบส และรังสีที่แผ่มาจากดวงอาทิตย์

ความสำคัญของสัตว์หน้าดิน

1. เป็นแหล่งอาหารของสัตว์น้ำที่สำคัญทางการประมง เช่น กุ้งและปลาหน้าดิน ดังนั้นมวลชีวภาพของสัตว์หน้าดินในแต่ละบริเวณสามารถนำมาประเมินศักยภาพการผลิตของทรัพยากรสัตว์หน้าดินของแหล่งน้ำนั้น ๆ ได้ (Harkantra, 1982 อ้างถึงใน สุชาติ สว่างอารีรักษ์ และ ประจวบ โมฆรัตน์, 2542)

2. สัตว์หน้าดินหลายชนิดสามารถบ่งชี้คุณภาพของแหล่งน้ำได้ด้วย เนื่องจากสัตว์หน้าดินบางชนิดตายในขณะที่บางชนิดสามารถปรับตัวและทนต่อความเปลี่ยนแปลงเป็นเวลานาน ๆ (จุมพล สงวนสิน, 2531)

ปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมกับการปรับตัวพฤติกรรมสัตว์หน้าดิน

การตอบสนองทางด้านพฤติกรรมของสัตว์หน้าดินต่อภาวะบีบคั้นต่าง ๆ มักจะเรียกกันว่า การปรับตัวเพื่อช่วยให้ชีวิตอยู่รอด และสัตว์หน้าดินแต่ละชนิดจะปรับตัวได้ไม่เหมือนกัน ปัจจุบันจะเห็นได้ว่าความเปลี่ยนแปลงทางด้านนิเวศวิทยาเป็นไปอย่างรวดเร็ว ปัจจัยที่น่าสนใจมีดังนี้

1. อุณหภูมิ

1.1 การหลีกเลี่ยงความร้อน

สิ่งมีชีวิตในน้ำที่เกาะติดกับที่หรือที่เคลื่อนไหวน้ำช้า ปกติจะมีขอบเขตในการหลีกเลี่ยงความร้อนโดยพฤติกรรมอยู่น้อย อย่างไรก็ตาม นิสัยในการขุดโพรงอยู่ของสัตว์หน้าดินหลายรูปแบบ (เช่น หอยสองฝา กุ้ง และปู) จะฝังตัวอยู่ในทรายหรือโคลนที่มีความจุความร้อนสูง ซึ่งจะมีลักษณะเด่นจากการที่มีการผันผวนของอุณหภูมิน้อยกว่าน้ำที่อยู่เหนือขึ้นไป นี่เป็นสิ่งสำคัญโดยเฉพาะต่อสัตว์หน้าดินที่มีชีวิตอยู่บริเวณดินโคลนในช่วงระหว่างน้ำขึ้นน้ำลงหรือชายหาดที่ราบเรียบ ซึ่งน้ำตื้น ๆ จะอุ่นกว่าชั้นที่อยู่ข้างล่างลงไป 10-15 องศาเซนเซียส ในช่วงฤดูร้อนที่อากาศร้อน ความละเอียดอ่อนทางพฤติกรรมที่ลึกซึ้งของนิสัยพื้นฐานในการขุดโพรงอยู่นั้นยังมีอีกในกรณีของไส้เดือนทะเล (*Arenicola marina*) อาศัยอยู่ในโพรงที่รูปตัวยูในโคลนหรือทรายซึ่งอาจลึกกว่า 0.5 เมตร มันจะสูบน้ำผ่านโพรงเข้ามาเพื่อใช้ในการหายใจ แต่มันสามารถอยู่เฉย ๆ ที่ก้นโพรงแล้วอาศัยการเผาผลาญอาหารไปเป็นพลังงานแบบไม่ต้องอาศัยออกซิเจน เพื่อเลี่ยงการสูบน้ำที่เป็นอันตรายเข้ามา (เช่น น้ำที่ร้อนเกินไป) จากผิวหน้า (Wells, 1949 cited in Davenport, 1985) และอาจเป็นไปได้ว่าหอยสองฝาที่ขุดโพรงอยู่หลายชนิด (เช่น หอย *Scrobicularia plana*) สามารถ

จะหลีกเลี่ยงการสูบน้ำจากผิวหนังที่ร้อนผ่านโพรงในรอยพับของผนังลำตัวในลักษณะที่เปรียบเทียบกันได้ แต่การศึกษาที่เกี่ยวข้องดูเหมือนยังมีอยู่น้อย

1.2 การหลีกเลี่ยงการแข็งตาย

สัตว์หน้าดินที่ไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ในช่วงได้กระแสน้ำขึ้นน้ำลงไม่เคยมีที่ท้าวจะแข็งตาย ของเหลวในร่างกายของมันจะมีลักษณะออสโมติกเท่ากับระดับน้ำทะเล (iso-osmotic) จึงมีจุดเยือกแข็งเหมือนกับของเหลวในสัตว์กลาง (ประมาณ -18 องศาเซลเซียส) อย่างไรก็ตาม สัตว์หน้าดินที่ไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ในช่วงระหว่างน้ำขึ้นน้ำลงจะตกอยู่ในภาวะความเสี่ยง แม้แต่ในบริเวณอบอุ่นอุณหภูมิในเขตชายฝั่งทะเลอาจลดต่ำกว่าจุดเยือกแข็งในช่วงน้ำน้อยในฤดูหนาวในบริเวณมหาสมุทรอาร์กติกตอนล่างอุณหภูมิที่ต่ำลงถึงประมาณ -20 องศาเซลเซียส อาจพบได้ อุณหภูมิที่ต่ำกว่านี้ไม่น่าจะพบเนื่องจากเขตระหว่างน้ำขึ้นน้ำลงจะแห้งแล้งในบริเวณเส้นรุ้งมาก ๆ เนื่องมาจากการเคลื่อนผ่านของน้ำแข็ง ส่วนสัตว์หน้าดินที่เกาะอยู่กับที่ (เช่น หอยสองฝา หอยกาบคู่ เพรียง) สามารถทนการแข็งตัวของของเหลวในเซลล์ และมีชีวิตอยู่ได้ระหว่าง -4 ถึง -25 องศาเซลเซียส แต่สำหรับสัตว์หน้าดินที่เคลื่อนที่ เช่น ปู อาจอพยพออกไปนอกฝั่งระหว่างฤดูหนาว หรือเคลื่อนขึ้นลงระหว่างฝั่งขณะที่กระแสน้ำขึ้นลง สัตว์หน้าดินขนาดเล็ก (เช่น แอมฟิพอด หนอนตัวแบน) จะมีชีวิตรอดได้ที่ก้นแอ่งน้ำช่วงระหว่างน้ำขึ้นน้ำลง ซึ่งมีแนวโน้มที่จะเย็นลงอย่างช้ามากเมื่อแผ่นน้ำที่ลอยอยู่เหนือได้ก่อตัวขึ้น (Davenport, 1985) มีข้อสังเกตด้วยว่า *Gammarus duebeni* สามารถดีดตัวเองออกจากชั้นน้ำแข็งที่ลอยอยู่ได้ก่อนที่จะมีผลึกเล็ก ๆ จะสามารถล่องล่ำผ่านเนื้อเยื่อที่ปกคลุมร่างกายเข้าไปเพาะตัวในของเหลวในร่างกาย (และทำให้จับตัวแข็ง)

2. ความเค็ม

การตอบสนองทางสรีรวิทยาต่อความเค็มที่แตกต่างไปจากน้ำทะเลทั่วไปมีอยู่ 2 ชนิด คือ การตอบสนองของสัตว์ที่ปรับสภาพไปตามความเข้มข้นของโมลของสารละลาย (osmoconformer) และของสัตว์ที่ใช้การควบคุมความเข้มข้นของโมลของสารละลาย (osmoregulator) (Rankin & Davenport, 1981 cited in Davenport, 1985) สำหรับการตอบสนองแบบแรกจะไม่มี การควบคุมความเข้มข้นของโมลของสารละลายในร่างกาย ซึ่งจะมีแนวโน้มที่เพิ่มขึ้นในตัวกลางและจะลดลงในสารละลายที่เจือจางเนื่องจากการผสมปนเปกันของเกลือกับน้ำระหว่างของเหลวในร่างกายและตัวกลางภายนอก ส่วนการตอบสนองแบบหลังจะสามารถคงความแตกต่างระหว่างความเข้มข้นของโมลของสารละลายภายในและภายนอกไว้ได้ โดยวิธีการสูบเกลือที่อยู่บริเวณภายนอกเข้าไปในตัวกลาง

พวกหอยทากหอยโข่ง (gratropod) และพวกหนอนพยาธิ (errant polychaete) สามารถควบคุมความเข้มข้นของโมลของสารละลายได้ ส่วนพวกเพรียง หอยสองฝา ไบรโอซัว (bryozoa) ทูนิเคท (tunicate) หนอนพยาธิบางชนิด หอยฝาชี ถิ่นทะเล ใต้เคื่องทะเล สัตว์เหล่านี้ไม่มีชนิดใดที่สามารถหลีกเลี่ยงการเปลี่ยนแปลงของความเค็มโดยใช้ปฏิกิริยาในการหนี สัตว์ที่เกาะติดอยู่กับที่ส่วนใหญ่จะไม่สามารถทนต่อการที่เนื้อเยื่อสัมผัสกับความเค็มภายนอกระดับต่ำเป็นระยะเวลานาน ดังนั้นมันจึงต้องกระจายกลไกทางพฤติกรรมหลายอย่างเพื่อไปลดการสัมผัสลักษณะนี้ลงให้น้อยที่สุด (Davenport, 1985)

สัตว์ที่อาศัยอยู่ตามผิวน้ำโดยมีเปลือกแข็งหุ้มอยู่ (หอยสองฝา เพรียง หอยฝาชี และ ถิ่นทะเล) ไม่เป็นที่ชัดเจนว่าใครคือคนแรกที่สังเกตพบการปิดฝาหอยในพวกหอยสองฝาที่อยู่ตามเขตน้ำกร่อยในระหว่างช่วงระยะการสัมผัสกับความเค็มระดับต่ำ แต่เป็นที่แน่นอนว่าไมล์ (Milne, 1940 cited in Davenport, 1985) เป็นหนึ่งในบรรดาคนแรก ๆ ที่พบเมื่อเขาได้ศึกษา หอยแมลงภู่ (*Mytilus edulis*) ที่อาศัยอยู่ในแม่น้ำดี (Dee) ในแอมเบอร์ดินเชียร์ เขาพบว่าหอยชนิดนี้จะปิดฝาแน่นสนิทขณะที่ความเข้มข้นของน้ำทะเลลดน้อยลง และดังนั้นจะรักษาระดับความเค็มสูงไว้ภายในช่องว่างรอยพับของผนังลำตัว ฉะนั้น เนื้อเยื่อของมันจึงสัมผัสกับเศษเสี้ยวของระดับความเค็มภายนอกเท่านั้น การตอบสนองเช่นนี้ได้มีการศึกษาละเอียดยิ่งขึ้นนับแต่นั้นมา (Davenport, 1979, 1981, 1985) โดยการใช้อุปกรณ์ที่ทันสมัยช่วยเหลือซึ่งช่วยให้สามารถเลียนแบบอาการจักรความเค็มบริเวณน้ำกร่อยได้อย่างสะดวกภายในห้องปฏิบัติการ

กลุ่มพวกเพรียงก็เช่นเดียวกับหอยสองฝา คือ สามารถโคดเคี่ยวตัวเองจากสิ่งแวดล้อม โดยการปิดแผ่นฝาปิดเข้ามา ในสถานการณ์เขตน้ำกร่อย มันสามารถคงสภาพน้ำที่มีความเค็มสูง (>25%) ได้ทั้ง ๆ ที่สภาวะภายนอกเกือบเป็นน้ำจืดแล้ว (Cawthorne, 1979 cited in Davenport, 1985) บาร์นส์ และบาร์นส์ (Barnes & Barnes, 1958 cited in Davenport, 1985) ได้ให้หลักฐานยืนยันโดยตรงสำหรับการมีอยู่ของอวัยวะตรวจวัด (ซึ่งอาจจะเป็นเปลือกปากอ่อนนุ่มของแผ่นฝาปิด) ซึ่งมีความไวต่อความเค็มและไอออนที่เป็นอนินทรีย์ ถ้าหากหยดน้ำลงบนแผ่นฝาปิดของเพรียง *Balanus balanoides* มันก็จะเพียงแต่เปิดออกแล้วขึ้นอวัยวะที่เป็นดั่งสัมผัสออกมาถ้าหากความเค็มมีค่าสูงกว่าประมาณ 17%

สัตว์ลำตัวอ่อนที่อาศัยอยู่ตามผิวน้ำโดยเกาะติดอยู่กับที่ เช่น ฟองน้ำ ดอกไม้ทะเล ทูนิเคท และไบรโอซัว จะพบในเขตน้ำกร่อยน้อยกว่าสัตว์ที่มีเปลือกแข็ง เป็นที่เชื่อกันว่าสัตว์พวกนี้เป็นสัตว์ที่ปรับสภาพไปตามความเข้มข้นของโมลของสารละลาย และถ้าหากมันจะมีการตอบสนองใด ๆ อยู่จะทำให้เพียงลดการสร้างสมดุลให้เท่ากับความเค็มที่ไม่เหมาะสมกับมันให้ช้าลง โดยการจำกัดบริเวณพื้นผิวของเนื้อเยื่อที่สัมผัสกับตัวกลางภายนอกโดยทางพฤติกรรม

หรือโดยการหลังเมือกซึ่งจะช่วยทำให้ชั้นปกคลุมหนาขึ้นอย่างได้ผล และดังนั้นจึงไปช่วยลดการแผ่กระจายเข้ามาของไอออนให้ช้าลง ด้วยเหตุนี้ซัมเวย์ (Shumway, 1978 อ้างถึงใน Davenport, 1985) จึงได้แสดงให้เห็นว่าดอกไม้ทะเล (*Metridium senile*) จะขับน้ำออกจากทางเดินอาหารและหดตัวลงขณะที่ความเค็มลดลง และก็จะหดหวนเข้ามาซึ่งเป็นการช่วยลดบริเวณพื้นผิวที่ได้รับผลกระทบลงได้หลายเท่าตัว เช่นเดียวกันกับทูนีเคท (*Ciona intestinalis*) จะหยุดพ่นน้ำตามปกติและจะปิดอวัยวะคูดน้ำของมันแน่นเพื่อป้องกันไม่ให้น้ำที่ใช้ในการกรองเข้าไปเมื่อใดก็ตามที่ความเค็มภายนอกตกลงเหลือประมาณ 20% เป็นการทำให้เหลือบริเวณพื้นผิวของผิวหนังชั้นนอกที่หยาบหนาและแห้งเหนียว (และอาจทำให้น้ำซึมเข้าไปไม่ได้ด้วย) ของมันเพียงเล็กน้อยที่จะสัมผัสกับสื่อภายนอก

เวลส์ (Wells, 1949 cited in Davenport, 1985) ได้ตั้งสมมติฐานว่าบางส่วนของพฤติกรรมการขุดโพรงอันสลับซับซ้อนของตัวไส้เดือนทะเลเป็นการป้องกันการทดน้ำของโพรงโดยมีน้ำที่เป็นพิษติดเข้ามา ไส้เดือนทะเลเป็นสัตว์จำพวกที่ทนความเค็มได้ระดับปานกลาง แต่ไม่สามารถมีชีวิตอยู่ในน้ำที่มีความเค็มคงที่น้อยกว่า 10% และแม้ความเข้มข้นขนาดนั้นก็เพียงแต่ใช้ได้กับประชากรสัตว์ในทะเลบอลติกซึ่งอาจจะค่อย ๆ ปรับตัวมาแล้วเป็นเวลาหลายพันปีเท่านั้น ไส้เดือนทะเลเป็นตัวอย่างได้ดีที่มีการปรับสภาพความเข้มข้นของโมลของสารละลาย (Schleiper, 1929 cited in Davenport, 1985) และมันไม่มีการควบคุมความเข้มข้นหรือปริมาตรของของเหลวในร่างกายโดยวิธีการทางสรีรวิทยาในเขตนํ้ากร่อยนั้น ไส้เดือนทะเลอาจจะพบได้บนพื้นราบที่เป็นโคลน ซึ่งถูกชะด้วยน้ำจืดบริสุทธิ์ในบางขั้นตอนของน้ำขึ้นน้ำลง แม้ว่าความเค็มในช่องว่างที่แทรกอยู่จะยังคงมีระดับสูงก็ตาม

ความไวต่อความเค็มได้แสดงให้เห็นในกรณีของตัวอ่อนของเพรียงในเขตนํ้ากร่อยโดย คอว์ธอร์น และคาเวนพอร์ต (Cawthorne & Davenport, 1980 cited in Davenport, 1985) กรณีของตัวอ่อนของเพรียงเหล่านี้มีปัญหาค่อนข้างสลับซับซ้อน ขั้นตอนของตัวอ่อนที่ปล่อยออกมาจากช่องว่างระหว่างรอยพับของผนังลำตัวของแม่เพรียง คือ ขั้นตัวอ่อนแรกสุด (nauplius) อันเป็นขั้นที่ไม่มีสิ่งห่อหุ้ม ซึ่งไม่มีความสามารถที่จะโคดเคี้ยวตัวเองออกจากตัวกลางภายนอก และจำเป็นต้องถูกพัดพาไปตามกระแส น้ำสู่ทะเลถ้าหากว่าจะมีชีวิตรอดอยู่ได้ อย่างน้อยที่สุด มันก็ได้รับการเริ่มต้นที่ดี เพราะว่าแม่เพรียงจะไม่ปล่อยตัวอ่อนออกมาเป็นจำนวนมาก ๆ จากช่องว่างดังกล่าว (หลังจากที่ฟักตัวแล้ว) ถ้าหากว่าความเค็มภายนอกไม่สูงกว่า 25% คาเวนพอร์ต (Davenport, 1985) และคอว์ธอร์น (Cawthorne, 1978 cited in Davenport, 1985) ได้รายงานว่าการก่อรูปเป็นช่องเปิดสำหรับหายใจ (pneumostome) และพฤติกรรมการทดสอบ (Crisp & Southward, 1961 cited in Davenport, 1985) จะแสดงออกโดยแม่เพรียงเมื่อความเค็มภายนอกต่ำ และตัวอ่อนของเพรียง

จำนวนเล็กน้อยอาจหนีหลุดออกไปทางช่องนี้และสูญเสียชีวิตไป เมื่อคิดตามหลักเหตุผลแล้ว ดูเหมือนว่าชั้นของตัวอ่อนแรกสุดควรจะมีปฏิกิริยาต่อความเค็มที่ลดลงโดยการหยุดว่ายน้ำ โดยจะมีผลให้มันจมลงสู่ น้ำที่มีความเค็มสูง เป็นการรับรองการมีชีวิตรอดของมัน และต่อจากนั้นมันจะมุงออกสู่ทะเลตามกระแสน้ำขึ้นน้ำลง ขั้นตอนการตั้งหลักปักฐานของเพรียง (cyprid) จะแตกต่างอย่างสิ้นเชิงทางสัณฐานวิทยาจากขั้นตอนแรกสุดของมัน คือ มีความหนาแน่นกว่าและสามารถโคดเคียวตัวเองจากความเค็มที่เป็นอันตรายโดยการปิดลิ้นกระดุกที่เป็นเกราะหุ้ม สิ่งนี้จะช่วยให้ขั้นตอนการตั้งหลักปักฐานสามารถตอบสนองต่อความเค็มต่ำโดยการจมสู่ชั้นรองรับเพื่อหลีกเลี่ยงการถูกพัดพาไปทางต้นน้ำไหลเกินไปโดยกระแสน้ำขึ้นก่อนที่จะตั้งหลักปักฐานได้

3. แรงดึงดูดของออกซิเจน

ปกติสัตว์ที่หายใจเอาอากาศได้วิวัฒนาการลำดับแห่งการปรับตัวทางโครงสร้างหรือทางสรีรวิทยาหลายลำดับชั้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งในบริเวณที่มีแรงกดดันบางส่วนของออกซิเจนต่ำแบบกึ่งถาวร ทั้งปลาและสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังมีแนวโน้มในการเสริมให้โครงสร้างรองรับเหงือกแข็งแรงขึ้น การลดพื้นที่ภายนอก (ซึ่งมักหุ้มปิดโดยรอบ) ซึ่งทำหน้าที่คล้ายกับปอด การขยายปรับเปลี่ยนทางสรีรวิทยาและชีวเคมีมักจะอยู่ในหลายรูปแบบ แต่ที่มีความสำคัญโดยเฉพาะคือแนวโน้มในการใช้ยูเรียหรือกรดยูเรียมมากกว่าแอมโมเนียในรูปของสิ่งขับถ่ายที่เป็นไนโตรเจน เนื่องจากมันไม่มีพิษ และสามารถสะสมตัวในอากาศหรือขับถ่ายออกมาโดยมีการสูญเสียน้ำน้อยที่สุด (Davenport, 1985)

ปูชายฝั่ง (*Carcinus maenas*) จะเปลี่ยนจากการหายใจในน้ำมาเป็นการใช้ประโยชน์จากอากาศเมื่อแรงกดดันบางส่วนของออกซิเจนภายนอกลดลงเหลือ 20-60 มิลลิเมตรปรอท (เปรียบเทียบกับประมาณ 160 มิลลิเมตรปรอท ในน้ำทะเลที่อิ่มตัวด้วยอากาศ) มันทำเช่นนั้นโดยการเคลื่อนไปที่ริมโพรงหินแล้วยกส่วนหน้าของส่วนหัวและอก (cephalothorax) ให้พ้นน้ำหรือเป็นการโผล่ขึ้น โครงสร้างที่ช่วยระบายอากาศให้ช่องว่างภายในของปู (คือ อวัยวะพัดโบกให้น้ำไหลเข้าสู่ช่องเหงือก) ปกติจะติในทิศทางที่ทำให้น้ำไหลจากรอบ ๆ ฐานของขาที่ใช้เดินผ่านไปบนเหงือกแล้วออกไปทางด้านใดด้านหนึ่งของปาก สำหรับปูชายฝั่งที่โผล่ขึ้นมาบางส่วนนั้น ทิศทางเช่นนี้จะกลับกัน และอากาศจะเข้าไปในช่องเหงือกก่อนและแตกฟองออกไปรอบฐานขา ทำให้น้ำในช่องว่างภายในมีอากาศถ่ายเท (Taylor, Butler, & Sherlock, 1973 cited in Davenport, 1985) ในอุณหภูมิสูง ๆ นั้น ปูชนิดนี้จะปล่อยน้ำที่มีออกซิเจนต่ำ แม้ว่าพฤติกรรมการอพยพออกนี้จะไม่ลงเอยด้วยการหายใจเอาออกซิเจนเข้าไปเพิ่มก็ตาม (Taylor & Wheatly, 1979 cited in Davenport, 1985)

การตอบสนองทางพฤติกรรมเพื่อจะเสริมการหายใจเอาอากาศได้มีรายงานไว้ในชนิดของปูที่อยู่ตามชายเลนหลายชนิด (Warner, 1977 cited in Davenport, 1985) ตัวอย่างของปูแท้ *Uca* sp. และ *Sesarma* sp. ปูเสฉวน *Coenobita* sp. ถูกสังเกตพบว่ามันจะไต่ต้นไม้ชายเลนเพื่อหลีกเลี่ยงการจมน้ำในที่ที่มีแรงกดดันบางส่วนของการออกซิเจนต่ำ (partial pressure) ซึ่งเป็นปฏิกิริยาที่ค่อนข้างแปลกในสิ่งมีชีวิตที่อยู่ในน้ำโดยพื้นฐาน ปูที่อยู่บนบก *Gecarcinus lateralis* จะสามารถมีชีวิตอยู่ได้เพียงประมาณวันเดียวเมื่อจมน้ำทะเลเพราะว่ามันมีการปรับตัวเข้ากับการสกัดออกซิเจนจากน้ำไม่ดีเท่าอากาศ (Bliss, 1979 cited in Davenport, 1985)

หอยแมลงภู่ (*Modiolus demissus*) ในอเมริกาเหนือดำรงชีวิตในลักษณะเกือบฝังตัวอยู่ในชั้นรองรับข้างล่างซึ่งเป็นบึงเกลือที่สภาพคล้ายโคลน (อากาศลอยอยู่เหนือมีความชื้น) มันจะอำพรางหอยเล็กน้อยเมื่อน้ำลง แล้วปล่อยให้อากาศเข้าไปในช่องว่างในรอยพับของผนังลำตัว (Kuenzler, 1961 ; Lent, 1968 ; Davenport, 1985) ต่อมาดาเว็นพอร์ต (Davenport, 1985) ได้ศึกษาหอยแมลงภู่ (*Perna viridis*) ซึ่งอาศัยอยู่บนฝั่งที่เป็นโคลนในเขตร้อนของมหาสมุทรอินเดีย หอยชนิดนี้ไม่เหมือนกับหอยแมลงภู่ชนิดแรก คือ มันไม่สามารถจะอำพรางหอยได้เมื่อน้ำลง เพราะเสี่ยงต่อการแห้งเพราะเสียน้ำในที่ร้อน และมีความชื้นต่ำใกล้ผิวน้ำ ในหอยชนิดนี้ การหายใจในอากาศจะทำให้ได้โดยปฏิกิริยาในทางพฤติกรรมต่อไปนี้ คือ ทันทีที่หอยชนิดนี้โผล่พ้นจากกระแสน้ำ ฝาหอยก็จะถูกเปิดกว้างเพื่อปล่อยของเหลวออกจากช่องว่างภายในรอยพับของผนังลำตัว ต่อจากนั้น ฝาหอยก็จะถูกดึงปิดอย่างแน่นหนา จึงปิดกั้นฟองอากาศไว้ภายในช่องว่างในรอยพับดังกล่าว ฟองอากาศนี้จะทำให้เกิดออกซิเจนประมาณ 50 เท่าของที่มีอยู่ในปริมาตรที่เท่ากันของน้ำทะเลที่อุณหภูมิรายรอบสูงที่ชนิดดังกล่าวเผชิญอยู่ ฉะนั้น จึงแสดงถึงการสะสมออกซิเจนที่เป็นประโยชน์ที่สุดทางหนึ่ง

แกมเบิล (Gamble, 1969 cited in Davenport, 1985) ได้ใช้เครื่องมือเพื่อศึกษาการตอบสนองของแอมฟิพอดที่อยู่ในช่วงระหว่างน้ำขึ้นน้ำลงโดยการขุดโพรงอยู่ 2 ชนิด คือ *Corophium volutator* และ *Corophium arenarium* เขาสามารถแสดงให้เห็นว่า *Corophium arenarium* จะแสดงความชอบมากกว่าที่เด่นชัดสำหรับน้ำที่มีความจุออกซิเจนสูง (ประมาณ 160 มิลลิเมตรปรอท) ขณะที่ *Corophium volutator* แสดงความชอบมากกว่าไปในทางที่มีแรงดึงดูดของออกซิเจนต่ำ แกมเบิลได้พบว่าแอมฟิพอดทั้งสองชนิดสามารถทนต่อการขาดออกซิเจนอย่างสิ้นเชิงเป็นระยะเวลาหลายชั่วโมง แต่มีความแตกต่างกันอย่างชัดเจนในการจำแนกในภาคสนาม โดยที่ *Corophium arenarium* จะพบในทรายที่มีออกซิเจนผ่านอย่างดี ขณะที่ *Corophium volutator* ปกติจะพบในท่อรูปตัวยูในโคลนที่เอาออกซิเจนออกแล้ว (Meadows, 1964 cited in Davenport,

1985) การแสดงความชอบแรงกดของออกซิเจนมากกว่าโดยทางพฤติกรรมจึงอาจเป็นส่วนที่มีผลต่อการทำให้แอมฟิพอดทั้งสองชนิดอยู่ในแหล่งที่อยู่ทางนิเวศวิทยาที่แยกจากกัน

4. การเกิดความแห้ง

เห็นได้ชัดว่าในธรรมชาตินั้น สัตว์หน้าดินมักจะสามารมีชีวิตรอดอยู่ในโพรงหรือเว้าที่อากาศไม่ถ่ายเท ในที่อยู่อาศัยเช่นนี้ เกราะที่มีความชื้นรอบตัวมันจะช่วยถ่วงการเกิดความแห้งให้ช้าลง มอร์ตัน, บอนนี, และคอร์เนอร์ (Morton, Boney, & Corner, 1957 cited in Davenport, 1985) ศึกษาหอยสองฝาที่อุณหภูมิ 30 องศาเซนเซียสในเครื่องทำแห้ง ซึ่งตัวอย่างหอยที่เกาะกลุ่มกันประมาณ 200 ตัว จะถูกสกัดเอาน้ำส่วนเกินออกกักไว้ในอากาศนิ่ง หอยจำพวกหอยนางรม หอยแมลงภู่ (lamellibranch) มีชีวิตรอดในสภาพแวดล้อมเหล่านี้เป็นเวลา 12 ชั่วโมง สันนิษฐานได้ว่าเป็นเพราะเนื้อเยื่อของมันไม่ได้สัมผัสกับอากาศแห้ง แต่สัมผัสกับอากาศที่มีความชื้นซึ่งไอระเหยของน้ำค่อย ๆ แผ่กระจายผ่านเข้าไปสู่ตัวทำให้แห้งอย่างช้า ๆ ต่อมาเก็นสเลอร์ (Kuenzler, 1965 cited in Davenport, 1985) ศึกษาหอยสองฝาขนาดเล็กที่อยู่ระหว่างช่วงน้ำขึ้นน้ำลง (*Lasaea rubra*) และพบว่าในอากาศแห้งที่มีการถ่ายเท ความชื้นสัมพัทธ์ร้อยละ 0 ที่อุณหภูมิ 30 องศาเซนเซียส มันจะตายในเวลา 30 นาที

การเก็บกักน้ำเป็นวิธีที่นำมาใช้โดยสัตว์ที่อยู่ระหว่างช่วงน้ำขึ้นน้ำลงหลายชนิด โดยเฉพาะสัตว์ที่เคลื่อนไหวเข้าไปซ่อนตัวในโพรงหินหรือภายใต้สาหร่ายทะเลเมื่อน้ำลงไม่ได้เพียง หอยกาบ และหอยทากหอยโข่ง มีลักษณะโครงสร้างที่ช่วยให้มันคงปริมาณน้ำทะเลที่เปลี่ยนแปลงได้เมื่อสัมผัสกับเนื้อเยื่อของมัน แม้ว่าน้ำทะเลจะลดลงต่ำกว่าระดับที่อยู่อาศัยบนชายฝั่งก็ตาม พวกหอยสองฝาจะปิดฝา พวกหอยกาบหอยโข่งจะกลับเข้าไปเปลือกแล้วปิดขังตัวเองด้วยฝาปิด (operculum) ขณะที่เพรียงจะปิดกั้นช่องว่างระหว่างรอยพับด้วยฝาปิดของมัน เป็นที่ชัดเจนว่าลักษณะโครงสร้างมีความสำคัญต่อการตอบสนองเหล่านี้มาก แต่ย่ำว่าพวกอยู่บริเวณชายฝั่งที่อยู่ระหว่างเขตน้ำขึ้นน้ำลงมักจะมีโครงสร้างคล้ายกัน แต่จะไม่ใช่ในการเก็บกักน้ำเมื่อสัมผัสกับอากาศ เพรียงเป็นตัวอย่างที่ดีในแง่นี้ดังที่บาร์นส์ และบาร์นส์ (1957, cited in Davenport, 1985) กล่าวว่า ขณะที่ *Chthamalus stellatus*, *Elminius modestus* และ *Balanus balanoides* ที่อยู่ระหว่างช่วงน้ำขึ้นจะดึงอวัยวะที่เป็นดังสัมผัสเข้ามา แล้วปิดฝาเมื่อสัมผัสกับอากาศ *Balanus balanus* ที่อยู่บริเวณชายฝั่งและ *Balanus crenatus* ที่อยู่ต่ำลงไปอีกจะไม่ทำเช่นนั้นและจะสูญเสียตัวอย่างรวดเร็วแล้วตายไปเมื่อสัมผัสอยู่กับอากาศ *Mytilus edulis* ที่อยู่ระหว่างช่วงน้ำขึ้นน้ำลงสามารถปิดฝาไว้อย่างแน่นหนาเป็นเวลาหลายชั่วโมงในอากาศแห้ง แต่ *Modiolus modiolus* ที่อยู่บริเวณชายฝั่งจะไม่สามารถทำได้

สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ระหว่างช่วงน้ำขึ้นน้ำลงมากมายหลายชนิด จะแสดงการตอบสนองทางพฤติกรรมซึ่งทำให้มันต้องใช้ชีวิตส่วนใหญ่ในอากาศซึ่งมีค่าความอึดด้วยไอระเหยของน้ำเกือบร้อยละ 100 สัตว์ขนาดเล็กจะคลานเข้าไปหลบใต้ก้อนหิน หรือเข้าไปประหว่งสายเกาะยึดพื้นของสาหร่ายทะเลสีน้ำตาลขนาดใหญ่ (kelp) สัตว์ขนาดใหญ่กว่าอาจพบเห็นได้ในกองสาหร่ายทะเลทั่วไปหรือกองสาหร่ายที่ถูกพัดขึ้นมากองบนฝั่งและกำลังเน่าเปื่อย (Davenport, 1985)

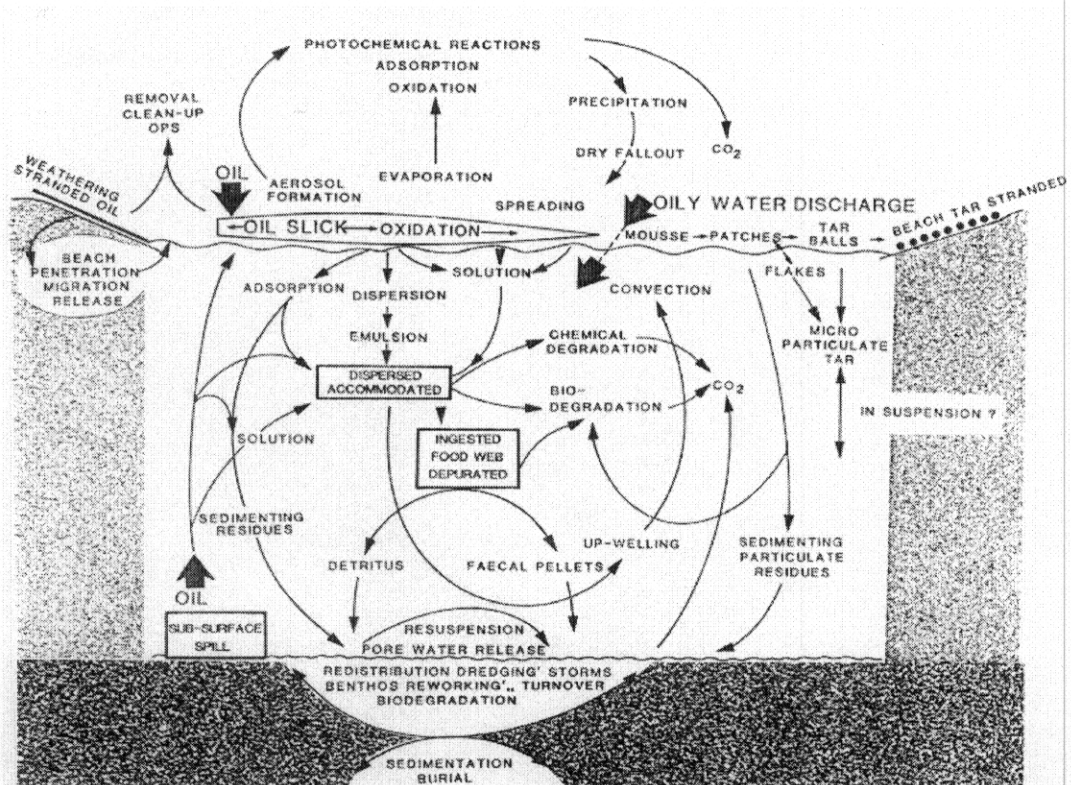
สัตว์ที่ขุดโพรงอยู่ไม่ทุกชนิดจะขุดโพรงที่เป็นโครงสร้างอันมีช่องว่างสำหรับอากาศภายใน สัตว์บางชนิดเพียงแต่ขุดลงไปในพื้นที่รองรับ จากนั้นก็จะกลบตัวมันไว้ และถ้าหากมีความชื้นก็อาจขุดลงสู่ระดับที่สามารถหาน้ำได้ ตัวอย่างที่ได้รับการศึกษาอย่างดีที่สุดอันหนึ่งคือตัวอย่างของ ปูเสฉวนที่อยู่บนบก (hermit crab-*Coenbita rugosa*) ที่ได้รับการศึกษาในประเทศโซมาเลียซึ่งอยู่ในเขตร้อนโดยวานินิ (Vannini, 1975 cited in Davenport, 1985) พบว่าในระหว่างกลางวัน ปูชนิดนี้จะฝังตัวอยู่ในทรายชั้น ส่วนใหญ่จะอยู่ภายใต้กองสาหร่ายทะเลที่อยู่บริเวณริมหาดที่ถูกกระแสน้ำพัดมาทิ้งไว้ หรืออยู่ภายใต้พุ่มไม้บนทางลาดของเนินทรายที่หันเข้าหาแผ่นดินในตอนกลางคืน มันจะเคลื่อนย้ายออกมาบนหาดเพื่อหาอาหารและน้ำ เมื่อมันกลับเข้าไปตอนเช้า มันจะไม่ขุดลงไปในพื้นที่แห้งสนิท แต่ยอมรับน้ำทะเลเพียง 1 ส่วนต่อทราย 1,000 ส่วน และจะเริ่มขุดลงไป กิจกรรมการขุดสูงสุดแสดงให้เห็นในทรายที่มีน้ำทะเล 30-150 ส่วนต่อทราย 1,000 ส่วน ที่ระดับความจุน้ำทะเลสูงกว่านี้ ปูจะหยุดขุดแล้วเริ่มคืบหน้า เป็นที่น่าสนใจว่าการตอบสนองต่อทรายที่ขึ้นด้วยการขุดโดยอัตราโนมิตีจะถูกทดแทนโดยจังหวะการเดินซึ่งเกิดขึ้นในสภาวะการทดลองที่มีแสงสว่างอยู่ตลอดเวลา ทรายชั้นจะก่อให้เกิดกิจกรรมการขุดในระหว่างช่วงโมงที่เป็นช่วงเวลากลางวันเท่านั้น

5. มลสาร

การให้คำจำกัดความของมลสารอย่างกระชับเป็นเรื่องยาก อาจอธิบายได้ว่าเป็นสารที่มีการสะสมตัวอย่างผิด ๆ เช่น น้ำมันที่เป็นผลผลิตตามธรรมชาติ และไฮโดรคาร์บอนที่เกิดขึ้นจากสิ่งมีชีวิตเข้าสู่สิ่งแวดล้อมในแต่ละปี สมิธ (Smith, 1954 cited in Davenport, 1985) ได้ประเมินการเกิดขึ้นในน้ำทะเลทั่วโลกว่าประมาณ 5 ตัน/ตร.กม./ปี จะมากกว่าการรั่วไหลของน้ำมันปิโตรเลียมที่เป็นผลจากการกระทำของมนุษย์อย่างมหาศาล

การศึกษาเพียงไม่กี่รายได้แสดงให้เห็นว่าการปนเปื้อนของน้ำมันมีผลกระทบต่อพฤติกรรมของสิ่งมีชีวิตในทะเล ส่วนใหญ่แล้วผลกระทบจะเป็นผลร้าย เช่น การกินอาหารจะลดลงในโคพิพอด (Berman & Heinle, 1980 cited in Davenport, 1985) ขณะที่บลูเมอร์ (Blumer, 1969 cited in Davenport, 1985) พบว่าน้ำมันจะหยุดการเลือกคู่และการตอบสนองโดยการหนีด้วย

อย่างไรก็ตาม เปรอร์ซี่ (Percy, 1976 cited in Davenport, 1985) ได้แสดงให้เห็นว่าแอมฟิพอดที่อยู่ตามก้นทะเลหรือว่ายน้ำไปมาสามารถตรวจจับและหลีกเลี่ยงน้ำมันดิบที่ปนเปื้อนมาใหม่ ๆ ได้



ภาพที่ 4 แสดงแผนผังโดยทั่วไปและกลไกของน้ำมันที่มีต่อระบบนิเวศทางทราย

การตอบสนองของสัตว์ที่อยู่ในช่วงระหว่างน้ำขึ้นน้ำลงโดยเกาะติดอยู่กับที่หรืออยู่ในที่เดียวต่อน้ำมันได้ก่อให้เกิดความสนใจนับตั้งแต่การอับปางลงของเรือทอร์เรย์ แคนยอน (The Torrey Canyon, 1967) ทำให้เกิดความสนใจผลจากการรั่วไหลของน้ำมันอย่างมากมาย สัตว์เหล่านี้ไม่สามารถหลบหนีการถูกน้ำมันหรือน้ำทะเลที่ถูกปนเปื้อนด้วยน้ำมันปิดคลุมอยู่ได้ขณะที่กระแสน้ำขึ้นและลง แต่สัตว์บางชนิดโดยเฉพาะพวกหอย สามารถจะลดการสัมผัสของเนื้อเยื่อได้โดยการโคดเดี่ยวตัวเองจากสิ่งแวดล้อมในระดับหนึ่ง ด้วยเหตุดังกล่าว หอยแมลงภู่ (*Mytilus edulis*) ซึ่งเป็นตัวอย่างหนึ่งจึงมีปฏิกิริยาต่อการมีอยู่ของน้ำมันดิบหรือน้ำมันดีเซลเบาโดยการปิดฝาไว้จนกว่าจะมีน้ำทะเลที่สะอาด (Swedmark, Granmo, & Kollberg, 1973 cited in Davenport, 1985)

กระบวนการอุตสาหกรรมใด ๆ ที่ต้องการน้ำสำหรับหล่อเย็นอาจได้รับผลกระทบจากการปนเปื้อน คือการอุดตันของระบบหล่อเย็นเนื่องจากสิ่งมีชีวิตในน้ำ (ส่วนใหญ่คือ ชนิดที่เกาะติดอยู่กับที่) ปัญหานี้ไม่ค่อยจะรุนแรงเมื่อน้ำเย็นเป็นตัวหล่อเย็น แต่จะมีความรุนแรงมากถ้า

หากใช้น้ำทะเล ที่อาจได้รับความเสียหายโดยเฉพาะก็คือโรงงานไฟฟ้าบริเวณชายฝั่งซึ่งการขยายตัวของสิ่งมีชีวิตแบบลำตัวอ่อนนิ่ม (พวกซีเลนเทอเรท, ไบรโอซัว, ทูนิเคท) ที่ทำให้น้ำสกปรก และแบบมีเปลือกแข็ง (เพรียง เม่นทะเล โพลีทิท) อาจไปอุดตันผ่านศูนย์กลางของท่อส่ง ท่อน้ำและหลอดควบแน่นจนเหลือเศษเสี้ยวของค่าที่ถูกต้องในชั่วเพียงไม่กี่เดือน จากแง่ของสิ่งมีชีวิตที่มีให้น้ำสกปรกนั้น ระบบหล่อเย็นสถานีไฟฟ้าเป็นเครื่องแสดงถึงสิ่งแวดล้อมในอุดมคติ กล่าวคือ ปริมาณน้ำทะเลมหาศาลที่มีตะกอนอยู่จะมีป้อนให้แก่สัตว์ล่าสัตว์อื่นเป็นอาหาร (เช่น ปลา ปู) ส่วนใหญ่จะถูกแยกออกโดยแผ่นกรองน้ำเข้า เมื่อน้ำร้อนขึ้นหลังจากผ่านเครื่องควบแน่น มันมีแนวโน้มที่จะไปเสริมการปนเปื้อนยิ่งขึ้น (Davenport, 1985)

โลหะหนักต่าง ๆ เช่น สังกะสี ทองแดง แคดเมียม โครเมียม เป็นธาตุที่เป็นประโยชน์และจริง ๆ แล้วเป็นสิ่งจำเป็นเมื่อมีการสะสมตัวต่ำ แต่จะเป็นพิษอย่างสูงเมื่อมีอยู่มากเกินไป ทั้งบทบาทที่เป็นและผลกระทบที่เป็นพิษของมันจะติดตามมาจากความสามารถที่จะก่อตัวเป็นสารประกอบเชิงซ้อนกับโปรตีน ความเป็นพิษของโลหะแตกต่างกันไป โปรทและทองแดงมีความเป็นพิษอย่างรุนแรง ขณะที่สังกะสีและโครเมียมโดยทั่วไปแล้วจะทำความเสียหายให้น้อยกว่า ความไวของสัตว์ต่อโลหะก็แตกต่างกันไป เช่น ทองแดงเพียง 20 ส่วน/พันล้านส่วน ก็สามารถฆ่าหอยแมลงภู่ได้ภายในหนึ่งเดือน (Martin, 1979 ; Manley, 1980 ; Davenport, 1985) ความแตกต่างในความไวนี้ส่วนหนึ่งถือได้ว่าเป็นผลจากระดับชนิดเฉพาะรายละเอียดของสัตว์จำพวกหอยจะมีกลไกในการสะสมตัวเป็นอย่างคิติเดียว การสะสมในเนื้อเยื่อจึงอาจมีขนาดมากกว่าการสะสมในตัวกลางแวดล้อมถึง 3-4 เท่า

โดยทั่วไป ปริมาณโลหะหนักที่สะสมตัวจนอาจก่อให้เกิดอันตรายแก่สัตว์นั้นค่อนข้างจะตรวจจับยาก ดังนั้น การตอบสนองทางพฤติกรรมโดยการปรับตัวจึงไม่มี และสัตว์ที่ได้รับผลกระทบจะสามารถอาศัยได้เพียงแต่กลไกการกำจัดพิษทางชีวเคมีหรือทางสรีรวิทยาเพื่อการอยู่รอด อย่างไรก็ตาม มีข้อมูลว่าหอยอยู่จำนวนมาก และล้วนดูเหมือนจะเกี่ยวข้องกับโลหะหนักเพียง 2 ชนิด คือ ทองแดงและสังกะสี การศึกษาเป็นชุดติดต่อกันที่ทำกับพวกหอยสองฝาในทะเล (รวมทั้ง *Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus*, *Ostrea edulis* และ *Scrobicularia plana*) ได้แสดงให้เห็นการตอบสนองต่อทองแดงโดยการปิดฝาหรือการหดอวัยวะคูดน้ำเข้าออก (Davenport, 1977 ; Davenport & Manley, 1978 ; Manley & Davenport, 1979 ; Akberali & Black, 1980 ; Akberali, 1981 ; Manley, 1983 ; Davenport, 1985) การตอบสนองส่วนใหญ่จะเห็นได้เฉพาะที่ระดับการสะสมตัวของทองแดงสูงเท่านั้น (>100 ส่วน/พันล้านส่วน) ซึ่งจะเกิดขึ้นเฉพาะในบริเวณที่เกิดมลภาวะอย่างรุนแรงเฉพาะที่เท่านั้น อย่างไรก็ตามแมนลีย์ (Manley, 1983 cited in Davenport, 1985) ได้พิสูจน์ให้เห็นการลดลงอย่างคงที่ในการถ่ายเทอากาศของหอยแมลงภู่ที่สัมผัสทองแดง

เพียง 20 ส่วน/พันล้านส่วน จะไปชะลอการสะสมตัวของทองแดงในถิ่นที่อยู่สัมผัสกับมลภาวะจากทองแดงเพียงชั่วเป็นระยะ ๆ ให้ช้าลง ทองแดง 20 ส่วน/พันล้านส่วนอยู่ในขอบเขตระดับสิ่งแวดล้อมที่เกิดในบริเวณที่ได้รับผลกระทบจากทางน้ำที่ใช้ในอุตสาหกรรม (Davenport & Redpath, 1984 cited in Davenport, 1985) สำหรับปฏิกิริยาการหลีกเลี่ยงอื่น ๆ ต่อมลสารนั้น อวัยวะตรวจวัดหรือแกนกลางของการตรวจวัดเช่นนี้ยังไม่ทราบกันอย่างแท้จริง อย่างไรก็ตามเนื่องจากทองแดงเหมือนกับโลหะอื่น ๆ คือ มีผลกระทบอย่างลึกซึ้งต่อเอ็นไซม์และมีการแสดงว่ามันจะไปลดระดับแอดิโนซีน ไตรฟอสเฟต (Adenosine triphosphate) ใน *Mytilus edulis* ลง (Viarengo, Pertica, Mancinelli, Capelli, & Orunesu, 1981 cited in Davenport, 1985) จึงเป็นไปได้ที่จะคาดคะเนว่าที่สถานีไอออนที่พื้นผิวของเซลล์อวัยวะตรวจวัดถูกแทรกแซงเมื่อมีทองแดงอยู่

ผลงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

1. ผลงานวิจัยในต่างประเทศ

ชุมชนของสัตว์หน้าดินขนาดใหญ่แต่ละชนิดมีการเปลี่ยนแปลงไปตามเวลา มาเดะและทานากะ (Maeda & Tanaka, 1982) ทำการศึกษาการแพร่กระจายในแนวตั้งของสัตว์หน้าดินบริเวณ Collembolan เมืองฟูกูโอกะ (Fukuoka) พบว่ามีสัตว์หน้าดินอยู่ 6 ชนิด ได้แก่ *Priosotoma* sp.1, *Priosotoma* sp.2, *Folsomia onychiurina*, *Parafolsomia* sp.1, *Acherontiella* sp. และ *Onychiurus* sp. โดยพวก *Acherontiella* sp., *Priosotoma* sp.2, *Folsomia onychiurina* และ *Parafolsomia* sp.1 พบอยู่บริเวณผิวดินในเดือนเมษายนถึงเดือนตุลาคม และจะอาศัยอยู่บริเวณใต้ดินในฤดูหนาว ส่วน *Onychiurus* sp. จะอาศัยอยู่ใต้ดินในช่วงฤดูร้อน ในฤดูอื่นจะอาศัยอยู่บนดิน และพวก *Priosotoma* sp.1 จะอาศัยอยู่บนดินทั้งฤดูร้อนและฤดูหนาว จากนั้นได้มีการศึกษาการเปลี่ยนแปลงของสัตว์หน้าดินไปตามฤดูกาลอีก โดยวัลดาร์ฮัง และเกรย์ (Valdarhaug & Gray, 1988) พบว่าสัตว์หน้าดินพวก deposit feeder เป็นพวกที่พบมากในบริเวณหน้าดินของอ่าว Oslofjord ประเทศนอร์เวย์ ซึ่งหลังจากนั้นเวลาผ่านไป 2 ปี มีการเปลี่ยนแปลงความอุดมสมบูรณ์และระดับมวลชีวภาพ เนื่องจากมีผู้ล่าขนาดใหญ่เข้ามา

การผันแปรตามฤดูกาลเกิดขึ้นเพราะสิ่งมีชีวิตอพยพเองตามธรรมชาติหรือเกิดผลกระทบจากสิ่งแวดล้อม ซึ่งความผันแปรตามเวลาจะมี 2 ลักษณะ คือ จากการตอบสนองต่อฤดูกาลและการกระตุ้นจากปัจจัยแวดล้อมที่เห็นได้ชัดเจนและการแบ่งเขตของพวกสัตว์ กรณีการผันแปรตามฤดูกาลของสัตว์หน้าดินบริเวณหาดทราย เช่น การเคลื่อนที่ห่างออกไปของสิ่งมีชีวิตหลายชนิดระหว่างการเกิดพายุในฤดูหนาวหรือช่วงมรสุม (McLachlan & Jaramillo, 1995) ดังกรณีที่พบใน

ประเทศอินเดีย เมื่อมีลมมรสุมเกิดขึ้น สัตว์หน้าดินจะไม่ปรากฏให้เห็นเลย (McLusky et al., 1979 cited in Brown & McLachlan, 1990) ไฮเนส และควินน์ (Haynes & Quinn, 1995) ทำการศึกษา สัตว์หน้าดินในเขตน้ำขึ้นน้ำลงของ Cape Paterson ประเทศออสเตรเลีย พบว่าเกิดการเปลี่ยนแปลงการกระจายพันธุ์ของสัตว์หน้าดินระหว่างเขตต่าง ๆ ในรอบปี และสรุปว่าผลของเวลา ทำให้เกิดการอาศัยคร่อมเขตที่อยู่

ส่วนโครงสร้างของพื้นที่ที่มีความสัมพันธ์กับชุมชนสัตว์หน้าดินเช่นกัน การศึกษาเกี่ยวกับโครงสร้างสังคมสัตว์หน้าดินบริเวณ Scottish Sea-lochs โดยทำการศึกษาทั้งหมด 7 สถานี โดยพบว่า บริเวณที่มีการกวาดตัวของคลื่นและกระแสน้ำซึ่งทำให้พื้นที่มีลักษณะเป็นโคลนปนทรายจะมีความอุดมสมบูรณ์ของสัตว์หน้าดินมากกว่าบริเวณที่คลื่นลมสงบและพื้นที่เป็นโคลนอ่อนนุ่ม (Somerfield & Gage, 2000) และได้มีการศึกษาความแตกต่างของสัตว์หน้าดินขนาดใหญ่ที่อาศัยอยู่บนพื้นที่อ่อนนุ่ม (soft-sediment) ในขนาดพื้นที่ที่ต่างกัน พบว่าสัตว์หน้าดินที่พบในพื้นที่ขนาดเล็กมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญมากกว่าพื้นที่ที่มีขนาดใหญ่ (Morrissey, Howitt, Underwood, & Stark, 1992) ส่วนในเรื่องความลาดชันของพื้นที่ พบว่ามีการลดลงของประชากรสัตว์หน้าดินเมื่อความชันของหาดทรายเพิ่มมากขึ้น (Sheppard, Price, & Roberts, 1992)

2. ผลงานวิจัยในประเทศไทย

ในพื้นที่ของจังหวัดชลบุรีพบงานวิจัยเกี่ยวกับสัตว์หน้าดินของเสาวภาคย์ ประจางการ และ สมถวิล จริตควร (2536) ที่ได้ทำการศึกษาความหนาแน่น มวลชีวภาพ และการแพร่กระจายของสัตว์ทะเลหน้าดินในเขตน้ำขึ้น-น้ำลง ชายหาดบางแสน จังหวัดชลบุรี ระหว่างเดือนกรกฎาคม ถึง เดือนสิงหาคม โดยเก็บตัวอย่างทั้งสิ้น 20 สถานี วัดค่าปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่สำคัญบางประการ ได้แก่ ความเค็ม อุณหภูมิ ความเป็นกรด-ด่าง ของน้ำทะเล และน้ำที่แทรกในดิน ตลอดจนการวิเคราะห์หาปริมาณอินทรีย์สารในดินตะกอน ชนิดและขนาดของอนุภาคดินตะกอน รวมทั้งลำดับความลาดชัน การศึกษาพบสัตว์ทะเลหน้าดินทั้งสิ้น 6 กลุ่ม กลุ่มที่พบเสมอและมีจำนวนมาก ได้แก่ ไส้เดือนทะเล ครัสตาเซียน หอย จากนั้นได้มีทำการศึกษาสังคมสัตว์หน้าดินขนาดใหญ่บนหาดทรายของหาดบางแสน และหาดวอนนภา จังหวัดชลบุรี พบว่าหาดทรายบางแสนและหาดวอนนภาเป็นแบบ Intermediate ที่ได้รับอิทธิพลของคลื่นขนาดเล็กถึงขนาดกลาง การศึกษากลุ่มสัตว์หน้าดินขนาดใหญ่พบสัตว์ 6 กลุ่ม ตามความชุกชุม คือ หอยเสียบ หอยทับทิม ไส้เดือนทะเล ปูเสฉวน ปูการ์ตูน และหอยตลับ ลักษณะการกระจายพันธุ์ของสัตว์หน้าดินมีความผันแปรขึ้นกับเขตที่อยู่ หาด และเวลา ทั้งนี้การกระจายพันธุ์ของสัตว์แต่ละกลุ่มจะมีรูปแบบเฉพาะตัว และขึ้นกับองค์ประกอบของอนุภาคทรายเป็นสำคัญ (วิภูษิต มั่นทะจิตร และมนัสวงษ์ ฮวดใจ, 2543)

วิญญัติ มัณฑะจิตร (2540ข) ได้ทำการศึกษาเบื้องต้นในการหาแผนการเก็บตัวอย่างที่เหมาะสมในการประมาณความชุกชุมของหอยเลียบ (*Donax faba*) บริเวณหาดทรายของบางแสน ทั้งนี้เพื่อใช้เป็นแนวทางสำหรับการศึกษาสังคมสัตว์บนหาดทรายต่อไป การศึกษากลุ่มสัตว์ทะเลหน้าดินขนาดเล็ก (meiofauna) ทำการศึกษาโดยยุทธนา สุคันทรกุล (2541) บนหาดทราย 7 แห่งของจังหวัดชลบุรี ได้แก่ อ่างศิลา, หาดวอนนภา, หาดบางแสน, บางพระ, ศรีราชา และบางละมุง พบสัตว์ทะเลหน้าดินขนาดเล็กรวม 10 กลุ่ม ตามลำดับความชุกชุมดังนี้ หนอนตัวกลม, โคพิพอด, ไส้เดือนทะเล, *Tradigrada*, ออสตราคอด, แมลงกับแมง, ไอโซพอด, นอเพเลียส, และไข่กับหอย

งานวิจัยในเขตจังหวัดภาคใต้ ได้แก่ สุชาติ สว่างอารียักษ์ (2539) ได้ศึกษาสัตว์พื้นทะเลในคลองป่าเลน บริเวณคลองโคกไทร อำเภอทับปุด จังหวัดพังงา โดยทำการศึกษาเป็นประจำทุกเดือน มีการแบ่งสถานีศึกษาเป็น 3 สถานีตามระดับความเค็มของน้ำทะเลในคลอง พบสัตว์พื้นทะเลอย่างน้อยจำนวน 153 ชนิด โดยพบว่าไส้เดือนทะเลมีจำนวนเฉลี่ยของความหนาแน่นและมวลชีวภาพมากที่สุดทั้ง 3 สถานี อุณหภูมิน้ำทะเลในระหว่างที่ทำการศึกษาทั้ง 3 สถานี พบว่ามีค่าระหว่าง 26.8-31.6 องศาเซลเซียส ส่วนค่าความเค็มของน้ำทะเลมีความแตกต่างกันในแต่ละฤดูมรสุม ฤดูมรสุมตะวันออกเฉียงใต้พบค่าความเค็มสูงถึงประมาณ 30-32 ส่วนในพันส่วน และฤดูมรสุมตะวันตกเฉียงใต้พบค่าความเค็มลดลงต่ำสุดที่ประมาณ 20 ส่วนในพันส่วน ลักษณะของพื้นทะเลเฉลี่ยเป็นทรายละเอียดถึงปานกลางทั้ง 3 สถานี

ศศิวรรณ โตเชื้อ และคณะ (2540) ศึกษาการแพร่กระจายและความชุกชุมของสัตว์หน้าดินขนาดเล็กบริเวณหาดทราย จังหวัดนครศรีธรรมราช และจังหวัดสงขลา โดยมีพื้นที่ศึกษาคือบริเวณหาดทราย อำเภอหัวไทร อำเภอรโนด อำเภอสทิงพระ และอำเภอสิงหนคร โดยทำการเก็บตัวอย่าง 2 ครั้ง คือ ในเดือนสิงหาคม 2538 (มรสุมตะวันตกเฉียงใต้) และเดือนมกราคม 2539 (มรสุมตะวันออกเฉียงเหนือ) พบสัตว์หน้าดินขนาดเล็ก 18 กลุ่ม คือ *Sarcomastigophora*, *Ciliophora*, *Nematoda*, *Turbellaria*, *Gnathostomutida*, *Nemertida*, *Polychaete*, *Tardigrada*, *Copepoda*, *Gastrotricha*, *Insecta*, *Oligochaeta*, *Kinorhyncha*, *Priapulida*, *Halacaroida*, *Rotifera*, copepod nauplius และ eggs of unknown origin ในเดือนสิงหาคมมีความชุกชุมของสัตว์หน้าดินขนาดเล็กมากกว่าเดือนมกราคม เทา *Nematode* เป็นกลุ่มที่มีความชุกชุมมากที่สุดในทุกพื้นที่ ในเดือนสิงหาคมมีความชุกชุมในแต่ละระดับความลึก (10 เซนติเมตร) มากที่สุดที่อำเภอรโนด ความหลากหลายของกลุ่มสัตว์หน้าดินขนาดเล็กในเดือนสิงหาคมมีมากกว่าเดือนมกราคม และสัตว์หน้าดินขนาดเล็กส่วนใหญ่มีการแพร่กระจายตามแนวตั้งโดยพบว่ามีความชุกชุมลดลงตามความลึกระดับน้ำขึ้นน้ำลงเป็นปัจจัยที่ควบคุมการแพร่กระจายด้วย

578.777
06197
000