

# 1. บทนำ

## บทนำต้นเรื่อง

หนึ่งในปัญหาวิกฤติของโลกคือการสูญพันธุ์อย่างรวดเร็ว อันเป็นผลจากการทำลายป่าดิบชื้นเขตร้อน ปัญหาในการทำลายป่าดิบชื้นประกอบด้วย การลักลอบตัดไม้ การทำให้ป่าแยกแตกเป็นผืนเล็กผืนน้อย และการลักลอบล่าสัตว์ ซึ่งนอกจากเป็นการทำลายชนิดพันธุ์และแหล่งอาศัยของสิ่งมีชีวิตโดยตรงแล้ว ยังส่งผลกระทบต่อสิ่งมีชีวิตชนิดอื่นที่เหลืออยู่ในชุมชนสิ่งมีชีวิตของป่าดิบชื้นด้วย ทั้งนี้เนื่องจากความอยู่รอดของชนิดพันธุ์ขึ้นกับความสามารถในการถ่ายทอดพันธุกรรมไปยังรุ่นต่อไป เพื่อให้สามารถเจริญขึ้นมาทดแทนประชากรเดิมที่ล้มตาย แต่ประชากรของแต่ละชนิดพันธุ์ไม่ได้เกิดขึ้นและดำรงอยู่อย่างโดดเดี่ยว หากแต่อยู่ร่วมกันกับชนิดพันธุ์อื่นๆ ในชุมชนของสิ่งมีชีวิต และมีปฏิสัมพันธ์ต่อกันอย่างซับซ้อน หากสิ่งมีชีวิตชนิดใดชนิดหนึ่งในชุมชนสิ่งมีชีวิตลดจำนวนลงหรือสูญพันธุ์ ย่อมส่งผลกระทบต่อความสามารถในการดำรงอยู่และสืบทอดเผ่าพันธุ์ของชนิดพันธุ์อื่นๆ ด้วย ซึ่งส่งผลให้ชุมชนสิ่งมีชีวิตนั้นเสื่อมสลายและสูญพันธุ์ได้

สิ่งมีชีวิตที่เป็นผู้ผลิตขั้นต้นที่สำคัญในป่าดิบชื้นคือ ต้นไม้ ซึ่งสืบพันธุ์โดยการสร้างเมล็ดที่หล่นใต้ต้นแม่จะมีโอกาสในการอยู่รอดและเจริญเติบโตขึ้นเป็นต้นใหม่ น้อยกว่าเมล็ดที่กระจายออกไปไกลจากต้นแม่ ดังนั้นต้นไม้ชนิดต่างๆ จึงมีวิธีการในการแพร่กระจายเมล็ดให้ออกไปจากต้นแม่โดยวิธีการที่แตกต่างกันเช่น มีปีกบินเพื่อกระจายเมล็ดไปตามลม (wind-dispersed seeds) หรือมีเนื้อหุ้มเมล็ดที่เรียกว่าเป็นผลแบบผลสด (fleshy fruits) เพื่อดึงดูดให้สัตว์เข้ามากินและช่วยกระจายเมล็ดออกไป ต้นไม้ที่ปรากฏอยู่ในเขตต่างๆ ของโลก จะมีสัดส่วนการสร้างผลในรูปแบบที่แตกต่างกัน โดยต้นไม้ในป่าเขตร้อนชื้น 50 - 75% สร้างผลที่มีลักษณะเป็นแบบผลสด (Howe and Smallwood, 1982) ซึ่งเป็นอาหารของสัตว์กินผลไม้ และสัตว์เหล่านี้จะช่วยแพร่กระจายเมล็ด ทำให้เมล็ดที่ถูกสัตว์กินมีโอกาสงอกและประสบความสำเร็จในการเจริญเติบโตทดแทนต้นที่ล้มตายไปมากขึ้น ดังนั้นสัตว์กินผลไม้ที่ช่วยแพร่กระจายเมล็ด จึงมีความสำคัญต่อพลวัตของชุมชนสิ่งมีชีวิตของป่าในเขตร้อนชื้นมาก

มีสัตว์หลายกลุ่มที่มีบทบาทเป็นสัตว์กินผลไม้ ดังนั้นไม้ผลและสัตว์ที่ช่วยแพร่กระจายเมล็ดจึงมักมีลักษณะร่วมที่จำเพาะ (syndrome) ระหว่างกลุ่มของสัตว์กับลักษณะของผลไม้ ไม่ว่าจะเป็น ลักษณะของผล ขนาด สี และสารอาหารภายในผลไม้ (Fleming, 1979 ; Howe and Westley, 1991) สัตว์กินผลไม้แต่ละชนิดจะมีระดับความจำเพาะต่อผลไม้แตกต่างกัน โดยอาจขึ้น

กับลักษณะทางสัณฐานวิทยาและพฤติกรรมการกินอาหาร (Janson, 1983; Noma and Yumoto, 1997) นอกจากนั้นลักษณะร่วมที่จำเพาะระหว่างไม้ผล และสัตว์กินผลไม้ ยังมีความแตกต่างกันไปในแต่ละพื้นที่ (Leigh *et al.*, 1982)

การตัดไม้ในป่าดิบชื้นหรือการทำให้ป่าผืนใหญ่แตกออกเป็นหย่อมป่าขนาดเล็ก (forest fragmentation) จะส่งผลให้อาหารของสัตว์กินผลไม้มีน้อยลง และอาจไม่เพียงพอต่อการดำรงชีพในช่วงที่ผลไม้ขาดแคลน (lean period) อาจเป็นสาเหตุสำคัญให้ประชากรสัตว์กินผลไม้ลดลง ส่วนการล่าสัตว์หรือการทำให้สัตว์บางชนิดสูญพันธุ์จะส่งผลย้อนกลับถึงโอกาสในการแพร่กระจายเมล็ดไปจากต้นแม่และโอกาสในการงอกของไม้ผล โดยเฉพาะต้นไม้ที่สร้างผลขนาดใหญ่ จะมีโอกาสสูญพันธุ์ได้มาก

ในชุมชนสิ่งมีชีวิตของป่าดิบชื้นในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ ชะนีมือขาว (*Hylobates lar*) เป็นสัตว์กินผลไม้ที่มีความสำคัญมากชนิดหนึ่ง โดยเฉพาะต่อไม้ผลที่มีลำต้นสูงใหญ่ และไม้เลื้อยที่ออกผลในชั้นเรือนยอด (Gittins and Raemaekers, 1980; Kanwatanakid, 2000; สุพัชรินทร์, 2544) เนื่องจากชะนีมีลักษณะทางสัณฐานวิทยาที่แตกต่างจากสัตว์อื่น ทำให้ชะนีสามารถเคลื่อนที่โดยการห้อยโหน (brachiation) และอาศัยอยู่บนต้นไม้สูงในชั้นเรือนยอดของป่าได้อย่างมีประสิทธิภาพมากกว่าไพรเมตชนิดอื่น (Carpenter, 1967; Gittins and Raemaekers, 1980; Cannon and Leighton, 1994) การที่ชะนีอาศัยอยู่บนชั้นเรือนยอดและกินผลไม้จากต้นไม้สูง ทำให้มีบทบาทสำคัญในการช่วยแพร่กระจายเมล็ดของพรรณไม้เหล่านี้ และทำให้เมล็ดมีโอกาสงอกและอยู่รอดมากขึ้น (Whittington, 1990; Vimuktayon, 2001)

นอกจากชะนียังมีสัตว์อื่นที่มีบทบาทเป็นสัตว์กินผลไม้ที่สำคัญซึ่งใช้พื้นที่ร่วมกันในพื้นที่อาศัยของชะนี เช่นที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ซึ่งมีสภาพป่าเป็นป่ามรสุม (seasonal forests) มีช้าง หมู กวาง ลิง ชะมด กระรอก และนกในกลุ่มนกเงือก และนกปรอด เป็นต้น (Kitamura *et al.*, 2002) โดยสัตว์กินผลไม้เหล่านี้ใช้พื้นที่หากินซ้อนทับกัน โดยสัตว์กินผลไม้ในกลุ่มสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมักอาศัยอยู่ในพื้นที่เดิมตลอดปี ส่วนนกจะแวะเวียนเข้ามาใช้ประโยชน์เพียงบางช่วงของปีเท่านั้น (Herrera, 1982; Noma and Yomoto, 1997)

เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าโตงช้าง เป็นพื้นที่ป่าต้นน้ำสำคัญแห่งหนึ่งของภาคใต้ ที่หล่อเลี้ยงชุมชนทั้งในพื้นที่ อำเภอหาดใหญ่ อำเภอรัตภูมิ จ.สงขลา และอำเภอควนกาหลง จ.สตูล ในปัจจุบันพื้นที่ป่าผืนนี้ยังมีความอุดมสมบูรณ์ของพรรณไม้อยู่มาก (ประกาศ, 2541) แม้ว่าการจัดการของเจ้าหน้าที่สามารถควบคุมปัญหาการบุกรุกพื้นที่ป่า ในเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าฯ ไว้ได้ในระดับหนึ่ง แต่ก็ยังมีการลักลอบล่าสัตว์ และการจับสัตว์ป่าออกมาขาย ซึ่งอาจมีผลกระทบต่อ

ประชากรสัตว์ป่าในธรรมชาติ ตัวอย่างเช่น นกปรอดหัวโขน (*Pycnonotus jocosus*) ซึ่งเป็นสัตว์กินผลไม้ ที่จัดเป็นนกประจำถิ่นที่พบบ่อยและเคยมีปริมาณมากทั่วประเทศไทย (Lekagul and Round, 1991; โอบาส, 2544b) แต่ปัจจุบันไม่มีรายงานการพบนกชนิดนี้ในพื้นที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าไถนงาซ้าง (นุชจะรินทร์, 2541; นิกรและนุชจะรินทร์, 2543; นุชจะรินทร์, 2545) ซึ่งยังไม่สามารถอธิบายผลกระทบจากการหายไปของสัตว์ชนิดนี้ที่มีต่อป่าธรรมชาติได้อย่างชัดเจน ทั้งนี้เป็นเพราะยังขาดข้อมูลจากการศึกษาวิจัยถึงความสัมพันธ์ ระหว่างพืชและสัตว์ที่อาศัยอยู่ในพื้นที่เดียวกัน

ในการศึกษาครั้งนี้ เป็นการศึกษาเบื้องต้นถึงความสัมพันธ์ระหว่างต้นไม้ที่สร้างผลแบบผลสด และสัตว์กินผลไม้ที่เข้ามาใช้ประโยชน์ร่วมกันในพื้นที่อาศัย (home range) ของชะนีมือขาวซึ่งเป็นสัตว์กินผลไม้ที่มีสัดส่วนการกินผลไม้สูงตลอดปี และมีอาณาเขตแน่นอนอยู่ในพื้นที่เดิมตลอดปี โดยมีเป้าหมายเพื่อติดตามการเปลี่ยนแปลงชีพลักษณะของต้นไม้ในพื้นที่อาศัยของชะนีมือขาว โดยเฉพาะช่วงเวลาในการออกผล (fruiting time) และศึกษาการเข้ามาใช้ประโยชน์จากแหล่งอาหารร่วมกันระหว่างสัตว์กินผลไม้ชนิดต่างๆ ในพื้นที่อาศัยของชะนีมือขาวในรอบปี ที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าไถนงาซ้าง จ.สงขลา ข้อมูลเหล่านี้จะเป็นความรู้พื้นฐานสำคัญในการอธิบายความสัมพันธ์ระหว่างกลุ่มสัตว์กินผลไม้และสังคมพืชในป่าเขตร้อนชื้น ซึ่งจำเป็นอย่างยิ่งในการจัดการป่าธรรมชาติเพื่ออนุรักษ์สัตว์กินผลไม้ รวมถึงการนำข้อมูลชีพลักษณะของพรรณไม้ในท้องถิ่นไปประยุกต์ใช้ในการฟื้นฟูป่าเสื่อมโทรมหรือปลูกป่าทดแทนเพื่อดึงดูดสัตว์กินผลไม้ที่จะเป็นผู้กระจายเมล็ดพันธุ์ให้เข้าไปในพื้นที่มากขึ้น (หน่วยวิจัยการฟื้นฟูป่า, 2543)

## การตรวจเอกสาร

### ความสำคัญของระบบการแพร่กระจายเมล็ด

การที่ชุมชนสิ่งมีชีวิตในป่าดิบนั้นดำรงความหลากหลายและซับซ้อนไว้ได้ เนื่องจากต้นไม้แต่ละชนิดสามารถผลิตต้นใหม่ขึ้นมาทดแทนต้นไม้เดิมที่ล้มตายลง (regeneration) โดยกระบวนการทดแทนของพรรณพืชจะประสบความสำเร็จหรือไม่ขึ้นกับกระบวนการผลิตเมล็ด (production of variable seed) การแพร่กระจายเมล็ดออกจากต้นแม่ (dispersal of seed) การงอก (germination) การตั้งตัวของต้นกล้า (establishment) และการเจริญเติบโต (onward growth) (Grime, 1979) เพื่อให้กระบวนการเหล่านี้ประสบความสำเร็จพืชชั้นสูงจะสร้างเมล็ดที่มีเนื้อเยื่อห่อหุ้ม ซึ่งนอกจากช่วยป้องกันอันตรายกับเมล็ดแล้ว ยังช่วยในการแพร่กระจายไปจากต้นแม่อีกด้วย

ปัจจุบันยังไม่ทราบถึงปัจจัยคัดเลือก (selective force) ที่ชัดเจนว่าทำไมพืชจึงวิวัฒนาการมาให้เมล็ดส่วนใหญ่แพร่กระจายออกไปจากต้นแม่

Howe และ Smallwood (1982) ได้สรุปสมมุติฐานที่อธิบายถึงประโยชน์ของการแพร่กระจายเมล็ดไปจากต้นแม่ 3 สมมุติฐานคือ (1) Escape Hypothesis อธิบายว่าสภาพแวดล้อมใต้ต้นแม่ไม่เหมาะสม เมล็ดและต้นกล้าที่อยู่ใกล้ต้นแม่จะมีอัตราการตายสูงอันเนื่องมาจากมีความหนาแน่นมาก (Density-dependent mortality) เช่นอาจถูกทำลายโดยแมลงและหนูที่เข้ามากัดกินโดยตรง การติดเชื้อซึ่งแพร่ระบาดได้ง่าย หรือการตายอันเกิดจากการแข่งขันระหว่างต้นกล้า (2) Colonization Hypothesis ได้อธิบายถึงประโยชน์ของเมล็ดที่แพร่กระจายไปจากต้นแม่ว่าเป็นโอกาสในการค้นพบพื้นที่ที่มีความเหมาะสมในการงอกและเจริญเติบโต เช่นพื้นที่ช่องว่างภายในป่าที่มีแสงเพียงพอต่อการเจริญเติบโต (3) Direct Dispersal Hypothesis สมมุติฐานนี้อธิบายการแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์ ซึ่งเชื่อว่าการที่สัตว์แพร่กระจายเมล็ดไม่ได้เป็นไปอย่างสะเปะสะปะ แต่สัตว์จะช่วยนำเมล็ดให้แพร่กระจายออกไปยังพื้นที่ที่เหมาะสมในการงอกและเจริญเติบโต ซึ่งจะทำให้ประสบความสำเร็จในการแพร่กระจายเมล็ดยิ่งขึ้น

แม้ผลไม้จะมีลักษณะสัณฐานภายนอกที่แตกต่างกัน แต่โดยทั่วไปผลไม้ประกอบด้วยส่วนของ เอมบริโอ เอนโดสเปิร์ม และเนื้อเยื่อส่วนอื่นๆ ของต้นแม่ที่ห่อหุ้มเมล็ด โดยเนื้อเยื่อที่ห่อหุ้มเมล็ดนี้อาจพัฒนามาจากเนื้อเยื่อเริ่มต้นหลายบริเวณ เช่น เยื่อหุ้มเมล็ด เอนโดคาร์ป หรือผนังรังไข่ เป็นต้น (Howe and Smallwood, 1982) ลักษณะสัณฐานของผลไม้จะสอดคล้องกับวิธีการแพร่กระจายออกไปจากต้นแม่ โดยทั่วไปแบ่งผลไม้ตามกลไกการแพร่กระจายเมล็ดเป็น 4 รูปแบบคือ แพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์ ลม น้ำ และแพร่กระจายเมล็ดด้วยตัวเอง เช่นอาศัยการติดตัวของแรงอัด (Howe and Smallwood, 1982)

ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยลม เมล็ดจะมีรูปร่างเป็นก้อนน้ำหนักที่มีสมมาตรหลายระนาบติดแน่นกับปีกซึ่งหมุนได้ดี (Murray, 1986) Howe และ Smallwood (1982) พบว่าพรรณพืชที่แพร่กระจายเมล็ดโดยลมมักแพร่กระจายอยู่ในพื้นที่แห้งและมีชั้นเรือนยอดสูง Elliott และคณะ (1993) ศึกษาชีพลักษณ์ของพรรณไม้ในป่าดิบแล้งที่อุทยานแห่งชาติดอยสุเทพ-ปุย พบว่าผลไม้ที่อาศัยลมในการแพร่กระจายเมล็ดมักจะมีผลสุกเต็มที่ในเดือนเมษายนซึ่งเป็นช่วงหน้าแล้ง Cordeiro และ Howe (2001) ได้เปรียบเทียบการเจริญแทนที่ของลูกไม้บริเวณป่าผืนใหญ่ และหย่อมป่าขนาดเล็ก (เล็กกว่า 10 ไร่) ที่ถูกแยกจากกันเป็นเวลานานกว่า 80 ปี ที่ประเทศแทนซาเนีย พบว่าการเจริญแทนที่ของลูกไม้ชนิดที่แพร่กระจายเมล็ดโดยลมในสองพื้นที่ไม่แตกต่างกัน

พรรณพืชที่แพร่กระจายเมล็ดโดยอาศัยน้ำ พบบริเวณที่เปิดสู่ทะเลและพื้นที่ลุ่มน้ำที่มีน้ำท่วมขังหรือน้ำหลากอย่างสม่ำเสมอ (Murray, 1986) ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดไปในน้ำจะมีความหนาแน่นต่ำ อาจมีขนหรือเมือกปกคลุมที่ผิว หรือมีเส้นใยหนาและมีช่องอากาศมาก ทำให้สามารถลอยน้ำได้ดี (Howe and Smallwood, 1982) ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยน้ำ อาจลอยไปกับกระแสน้ำและงอกในพื้นที่ใหม่ เช่น มะพร้าว (*Cycas revolute*) และพรรณไม้ป่าชายเลนหลายชนิด

ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยตัวเอง (self dispersal) คือต้นแม่จะขับต้นเมล็ดออกไป เช่น ผล *Geranium bicknelii* จะมีก้านแบบ 'Spring limb' ซึ่งเมื่อผลสุกเต็มที่ก้านจะดีดส่งเมล็ดออกไป (Murray, 1986)

ส่วนผลไม้ที่อาศัยสัตว์ช่วยแพร่กระจายเมล็ดจะมีรางวัลดึงดูดสัตว์ให้เข้ามากิน โดยอาจเป็นอาหารสะสมในเมล็ดหรือ เนื้อเยื่อหุ้มเมล็ด (Howe and Smallwood, 1982) เช่น ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยมดในออสเตรเลียจะมีแป้ง หรือไขมันที่ดึงดูดให้มดเข้ามาเคลื่อนย้ายเมล็ด (Howe and Westley, 1991) ส่วนผล Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) ในพื้นที่ลุ่มน้ำอเมซอน ประเทศบราซิล เมื่อหล่นลงในน้ำแล้วจะถูกกินโดยปลา Characin fish ซึ่งจะช่วยแพร่กระจายเมล็ด (Murray, 1986) ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยกิ้งก่าที่ประเทศนิวซีแลนด์ เป็นผลสดที่มีสีขาวหรือสีฟ้าและมีขนาดผลที่สัมพันธ์กับขนาดร่างกายของกิ้งก่า (Herrel et al., 2004; Lord and Marshall, 2001) ผลไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมและนกมักเป็นผลสดที่มี แป้ง ไขมัน หรือโปรตีนสูง (Howe and Westley, 1991) ผลไม้บางชนิดสามารถแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์หลายชนิด ในขณะที่ผลไม้บางชนิดมีสัตว์ที่แพร่กระจายเมล็ดเพียงชนิดเดียวเท่านั้น เช่น การศึกษาของ Yumoto และ Maruhashi (1995) ที่ประเทศแอฟริกา พบว่า ผลของ African *solanum* แพร่กระจายเมล็ดโดยอาศัย ช้างแอฟริกัน (*Loxodonta africana cyclotis*) เท่านั้น ในหัวข้อต่อไปได้รวบรวมการศึกษาการแพร่กระจายเมล็ดโดยมุ่งไปที่นก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่หากินกลางวัน

### การแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์

การปรากฏของผลไม้มีความไม่สม่ำเสมอทั้งเชิงพื้นที่และเวลา โดยในแต่ละพื้นที่ในเขตภูมิศาสตร์ต่างกันต้นไม้จะสร้างผลที่มีลักษณะต่างกัน และในพื้นที่สังคมป่าเดียวกันต้นไม้ไม่ได้ให้ผลผลิตอย่างสม่ำเสมอตลอดปี แต่จะมีช่วงเวลาที่มีผลมากเพียงบางฤดูกาลเท่านั้น ซึ่งคุณสมบัติเหล่านี้ได้ผ่านกระบวนการคัดเลือกมายาวนานและอาจมีความสัมพันธ์กับสัตว์กินผลไม้ที่อาศัยอยู่ในพื้นที่นั้นๆ

ต้นไม้ที่ปรากฏในบริเวณต่างๆ จะสร้างผลที่มีกลไกในการแพร่กระจายเมล็ดแตกต่างกันทั้งในระดับเขตภูมิภาคของโลก และในระดับแหล่งนิเวศย่อยๆ พบว่าในเขตอบอุ่นต้นไม้ส่วนใหญ่มักสร้างผลที่เป็นผลมีเปลือกแข็งเมล็ดเดี่ยว (nuts) แต่สำหรับต้นไม้ในป่าเขตร้อนชื้นส่วนใหญ่จะสร้างผลแบบผลสดคือ ลักษณะเป็นผลไม้ที่มีเนื้อสามารถกินได้ (fleshy fruits) ซึ่งจะดึงดูดสัตว์ให้เข้ามากินและช่วยแพร่กระจายเมล็ด (Snow, 1971; Howe and Smallwood, 1982) ในขณะที่ Webb และคณะ (1999) ศึกษาในป่าดิบชื้นที่มีลักษณะภูมิประเทศแตกต่างกันพบว่า พรรณไม้ที่ให้ผลเป็นอาหารของนกมักอยู่บริเวณไหล่เขามากกว่าสันเขา และในหุบเขาตามลำดับ Howe และ Smallwood (1982) สรุปว่าพรรณพืชที่กระจายเมล็ดโดยสัตว์ขึ้นในพื้นที่ชุ่มชื้นและมีเรือนยอดอยู่ในชั้นเรือนยอดด้านล่าง (subcanopy)

ในพื้นที่ป่าดิบชื้นพรรณไม้ส่วนใหญ่ให้ผลแบบผลสด ซึ่งแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์ พรรณไม้เหล่านี้ส่วนใหญ่มีผลสุกในช่วงฤดูฝนหรือฤดูหนาว ซึ่งจะสอดคล้องกับช่วงเวลาที่นกกอพยพเข้ามาในพื้นที่มากขึ้น ในฤดูแล้งจะเป็นช่วงที่ผลไม้ขาดแคลน ดังนั้นผลไม้ที่ออกผลในช่วงนี้จึงมีความสำคัญต่อสัตว์กินผลไม้เป็นอย่างยิ่ง นอกจากนี้ในช่วงเวลาที่ผลไม้ขาดแคลนนี้สัตว์กินผลไม้ที่อาศัยประจำในพื้นที่มักเปลี่ยนไปกินอาหารประเภทอื่นเพิ่มขึ้น Leck (1972) ได้ศึกษาช่วงเวลาในการออกผล (fruiting phenology) และลักษณะร่วมที่จำเพาะในการแพร่กระจายเมล็ด ที่ปานามา พบว่าพรรณไม้ส่วนใหญ่แพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์ และช่วงเวลาที่ผลไม้สุกพร้อมกันมากๆ คือ ปลายฤดูร้อน-ต้นฤดูฝน (มีนาคม-สิงหาคม) เช่นเดียวกับการศึกษาของ Griz และ Machado (2001) ในป่าดิบแล้งทางตอนเหนือของประเทศบราซิล พบว่าพรรณไม้ส่วนใหญ่จะออกผลในฤดูฝน ส่วนในฤดูแล้งจัดว่าเป็นช่วงที่อาหารขาดแคลนของสัตว์กินผลไม้ และ Elliott *et al.* (1993) พบว่าที่อุทยานแห่งชาติดอยสุเทพ-ปุย ผลไม้ที่อาศัยสัตว์ในการแพร่กระจายเมล็ดส่วนใหญ่ออกผลในช่วงเดือนกรกฎาคม - สิงหาคม ซึ่งเป็นช่วงหน้าฝน ซึ่งสอดคล้องกับช่วงที่มี นกกอพยพเข้ามาในพื้นที่มากขึ้น ส่วนการศึกษาของ Noma และ Yomoto (1997) ที่เกาะยาคุชิม่า ประเทศญี่ปุ่น พบว่าต้นไม้ส่วนใหญ่จะออกผลในฤดูหนาว ซึ่งเป็นช่วงที่มีสัตว์กินผลไม้อพยพเข้ามาอาศัยอยู่ในพื้นที่เพิ่มมากขึ้นเช่นกัน

ในช่วงที่อาหารขาดแคลนยังมีผลไม้บางชนิดที่เป็นแหล่งอาหารสำคัญของสัตว์กินผลไม้ โดย Gautier- Hion และ Michaloud (1989) พบว่าที่ประเทศกาบอง ทวีปแอฟริกา ในช่วงผลไม้ขาดแคลน ยังมีผลไม้ของพืชในวงศ์ Myristicaceae 2 ชนิด และจากวงศ์ Annonaceae 1 ชนิด ซึ่งมีผลสุกออกมาอย่างสม่ำเสมอตลอดช่วงเวลาที่ผลไม้อื่นขาดแคลน เป็นแหล่งอาหารสำคัญสำหรับลิงและนกกินผลไม้ขนาดใหญ่

ไพรเมตมีความยืดหยุ่นในการแสดงบทบาทการกินอาหารได้มาก Dietz *et al.* (1997) พบว่าลิง Golden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*) ที่ประเทศบราซิลกินผลไม้เป็นส่วนใหญ่ (frugivore) และเปลี่ยนไปกินดอกไม้มากขึ้น (folivore) ในช่วงที่อาหารขาดแคลน เช่นเดียวกับการศึกษาของ Pavelka และ Knopff (2004) รายงานว่าลิง Black Howlers (*Alouatta pigra*) ในอเมริกากลางได้เปลี่ยนพฤติกรรมจากการกินผลไม้เป็นอาหารหลักโดยกินใบไม้ 86% ในช่วงที่ผลไม้ขาดแคลน (มกราคม – มีนาคม) ไปกินผลไม้เป็นอาหารหลักโดยกินผลไม้ 67% ในช่วงที่มีผลไม้อุดมสมบูรณ์ (เมษายน- กรกฎาคม) ในช่วงที่กินผลไม้เป็นหลักลิง howler มีพฤติกรรมเคลื่อนที่เพิ่มขึ้น และพฤติกรรมสังคมลดลงเล็กน้อย แต่สัดส่วนเวลาที่ใช้ในการแสดงพฤติกรรมพักผ่อน (Inactive behavior) ไม่ได้เปลี่ยนแปลงไป Bronikowski และ Altmann (1996) ศึกษาในลิงบาบูน (*Papio cynocephalus*) ที่ประเทศเคนยาพบว่าเมื่ออาหารขาดแคลน จำเป็นต้องใช้เวลาในการหาอาหารมากขึ้น ลิงบาบูนจะลดพฤติกรรมการพักผ่อนลงในขณะที่พฤติกรรมสังคมไม่แตกต่างจากเดิมมากนัก

### ลักษณะร่วมที่จำเพาะระหว่างผลไม้และสัตว์กินผลไม้

สัตว์แต่ละชนิดมีลักษณะทางกายวิภาคที่แตกต่างกัน ดังนั้นผลไม้ที่ดึงดูดสัตว์แต่ละชนิดจึงมีลักษณะแตกต่างกัน Janson (1983) ศึกษาลักษณะผลไม้ในป่าดิบชื้นโลกใหม่ที่ระบุพบว่า พืชจะสร้างผลไม้ที่มีการปรับตัวเป็น 2 กลุ่ม โดยสอดคล้องกับความสามารถในการมองเห็น สัณฐานของฟันและโครงสร้างปากของสัตว์กินผลไม้ 2 กลุ่ม คือ สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมและนก เขาได้เรียกลักษณะทางสัณฐานวิทยาของพืชที่มีความจำเพาะกับสัตว์ที่แพร่กระจายเมล็ดนี้ว่า Syndrome (Syndrome = Disperser-specific morphologies) และมีรายงานลักษณะผลไม้ที่จำเพาะกับไพรเมตและนกดังที่สรุปไว้ในตารางที่ 1

โดยภาพรวมนกจะเลือกกินผลไม้ที่มีสีแดง และสีดำ นอกจากนั้นอาจมีสีขาว น้ำเงิน ชมพู ม่วง เหลือง ส้ม มีเปลือกบาง มีขนาดผลและขนาดเมล็ดแตกต่างกันไปตามพื้นที่แต่จะมีขนาดเล็กกว่าขนาดที่ไพรเมตกิน ส่วนไพรเมตจะกินผลไม้ที่มีสีเขียว เหลือง น้ำตาล ส้ม ขาว แดง ม่วง โดยสีที่ไพรเมตกินแต่ไม่มีรายงานการกินในนกคือ สีเขียวและน้ำตาล นอกจากนั้นไพรเมตยังสามารถกินผลไม้ที่มีเปลือกหนาและมีขนาดผลและเมล็ดใหญ่กว่านกในทุกพื้นที่ ทั้งนี้มีรายงานว่านกจะเลือกกินผลไม้ที่มีขนาดของผลและเมล็ดที่สัมพันธ์กับขนาดของปาก ทั้งความกว้างของปาก (gape width) (Noma and Yomoto, 1997; Wheelwright, 1985; Corlett, 1998b; Clout and Hay, 1989) และความยาวของปาก (culmen lengths) (Rybczynski and Riker, 1981)

**ตารางที่ 1** แสดงลักษณะผลไม้ที่เป็นอาหารของไพรเมตและนก

สี		เปลือก		ขนาดผล(mm)		ขนาดเมล็ด(mm)		เอกสารอ้างอิง
นก	ไพรเมต	นก	ไพรเมต	นก	ไพรเมต	นก	ไพรเมต	
แดง ชมพู ขาว ดำ น้ำเงิน ม่วง และ Mixed color	เขียว เหลือง น้ำตาล ส้ม	บาง	หนา	14	>14	-	-	Janson(1983)
ดำ แดง ขาว	-	-	-	-	-	-	-	Wheelwright และ Janson (1985)
ดำ น้ำเงิน แดง ส้ม ขาว	น้ำตาล เขียว ขาว ส้ม เหลือง	-	-	<10	-	-	-	Howe และ Westley (1991)
ดำ แดง ม่วง	ดำ แดง เหลือง	-	-	23- 59	ก.พ.-84	0.1- 20	0.1-28	Kitamura และ คณะ (2002)
แดง ดำ ขาว น้ำ เงิน ชมพู ม่วง เหลือง ส้ม	เขียว น้ำตาล เหลือง ส้ม แดง ม่วง	บาง	หนา	-	-	-	-	Voigt และคณะ (2004)
แดง ดำ ขาว น้ำ เงิน ชมพู ม่วง เหลือง ส้ม	เขียว น้ำตาล เหลือง ส้ม แดง ม่วง ขาว	บาง	หนา	<10- 59	ก.พ.-84	0.1- 20	0.1-28	ภาพรวม

หมายเหตุ สัญลักษณ์ - = ไม่มีข้อมูล

### พฤติกรรมการกินผลไม้

เนื่องจากสัตว์กินผลไม้มีหลายชนิด และสัตว์แต่ละชนิดจะมีพฤติกรรมการกินอาหารแตกต่างกัน โดยสัตว์ที่กินผลไม้อาจมีพฤติกรรมการแพร่กระจายเมล็ดหรือทำลายเมล็ดก็ได้ ขึ้นกับลักษณะผลไม้แต่ละชนิด รวมถึงโครงสร้างทางสัณฐานและพฤติกรรมของสัตว์กินผลไม้ซึ่งแตกต่างกันไปในแต่ละภูมิภาค ดังนั้นในการทำความเข้าใจความสัมพันธ์ของการแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์ในสังคมป่าดิบชื้น จึงมักเป็นการศึกษาเชิงเปรียบเทียบพฤติกรรมการกินผลไม้และบทบาทในการแพร่กระจายเมล็ดทั้งในระดับท้องถิ่น และระหว่างภูมิภาค โดยแบ่งสัตว์กินผลไม้ตามพฤติกรรมการกินออกเป็น 2 กลุ่ม คือสัตว์ที่กินผลไม้แล้วทำลายเมล็ดหรือทำให้เมล็ดมีโอกาสรอดต่ำลง (seed destroyer) และสัตว์กินเฉพาะส่วนเนื้อของผลไม้แล้วกลืนเมล็ดไปโดยไม่ทำลายเมล็ด เป็น

การช่วยแพร่กระจายเมล็ดทำให้เมล็ดมีโอกาสรอดมากขึ้น (seed disperser) (Raemaekers *et al.*, 1980)

สัตว์กินผลไม้ที่อาศัยอยู่ในชุมชนเดียวกันจะเลือกกินผลไม้ที่มีความแตกต่างกัน ซึ่งจะช่วยแพร่กระจายเมล็ดให้กับต้นไม้ต่างชนิดกัน จากการเปรียบเทียบการกินอาหารที่ซ้อนทับกันของไพรเมต 5 ชนิด กับนกเงือก 2 ชนิด ที่ประเทศ Cameroon พบว่านกเงือกจะเลือกกินผลไม้ในชั้นเรือนยอดที่สูงกว่าไพรเมต และเลือกกินเฉพาะผลไม้ที่มีสีม่วง แดง และเหลืองเท่านั้น (Poulsen *et al.*, 2001) ส่วนไพรเมตสามารถกินผลไม้ได้หลากหลายทั้งขนาด สี และลักษณะผล ไพรเมตแต่ละชนิดมีวิธีการจัดการกับเมล็ดหลายแบบประกอบด้วย บ้วนเมล็ด (spitting seed) ทิ้งเมล็ด (dropping seeds) เคี้ยวเมล็ด (masticating seeds) และ กลืนเมล็ด (swallowing seeds) ซึ่งส่งผลต่อการงอกของเมล็ดต่างกัน Lembert และ Garber (1998) พบว่าที่ประเทศอูกานดา ชิมแปนซี (*Pan troglodytes*) จะกลืนเมล็ดผลไม้ที่มันกินถึง 82% ในขณะที่ลิงบาบูน 2 ชนิด (*Cercopithecus mitis* และ *C. ascanius*) มีการเก็บอาหารในถุงที่กระพุ้งแก้มหลังจากเสร็จกระบวนการในปากแล้ว จะบ้วนทิ้งเมล็ดเป็นส่วนใหญ่ เมื่อพิจารณาพฤติกรรมการทำลายเมล็ดโดยตรงพบว่า ลิงบาบูน *Cercopithecus ascanius* และลิง mangabey (*Cercocebus albigena*) ทำลายเมล็ดประมาณ 25% ของผลไม้ที่กินทั้งหมด ในขณะที่ชิมแปนซีทำลายเมล็ดเพียง 2 % ของผลไม้ที่กินเท่านั้น Poulsen และคณะ (2001) ศึกษาบทบาทการแพร่กระจายเมล็ดของไพรเมต 7 ชนิดที่ประเทศ Cameroon พบว่าไพรเมตในกลุ่มวานรขนาดใหญ่ (Great ape) 2 ชนิดคือ ชิมแปนซี (*Pan troglodytes*) และกอริลลา (*Gorilla gorilla*) และลิง Cercopithecidae 4 ชนิด ได้แก่ Grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*), Moustached monkey (*Cecrophithecus cephus*), White-nosed guenon (*C. nictitans*) และ Crowned guenon (*C. mona*) มีบทบาทในการแพร่กระจายเมล็ดที่สำคัญ โดยพบว่าเมล็ดผลไม้ในกอมุด และเมล็ดส่วนใหญ่มีอัตราการงอกสูง ในขณะที่ลิง Colobidae ได้แก่ Black และ White Colobus (*Colobus guereza*) กินเฉพาะเมล็ดที่พัฒนาไม่เต็มที่ เป็นการทำลายเมล็ด

พฤติกรรมการกินอาหารของสัตว์ในกลุ่มที่ใกล้ชิดกันมากอาจมีความแตกต่างกันได้ เช่น ลิงบาบูน 2 ชนิดที่จัดเป็น superspecies คือ ลิง *Theropithecus pogonias* ซึ่งอาศัยอยู่ที่ประเทศกาบอง และ ลิง *T. wolffi* ซึ่งอาศัยอยู่ที่ประเทศแอฟริกา มีพฤติกรรมการกินแตกต่างกัน ทั้งนี้พบว่าสัมพันธ์กับความหลากหลายของพืชในท้องถิ่นนั้น คือสังคมป่าที่ประเทศกาบองมีพืชที่สร้างผลแบบผลสดมากกว่าที่ประเทศแอฟริกา ลิง *T. pogonias* มีบทบาทแพร่กระจายเมล็ด คือจะกิน

เนื้อผลไม้ที่สร้างผลแบบผลสดเป็นส่วนใหญ่ ส่วนลิง *T. wolfi* จะมีบทบาททำลายเมล็ด คือกินเมล็ด หรือไปไม่เป็นส่วนใหญ่ (Gautier-Hion *et al.*, 1993)

ผลไม้ชนิดเดียวกันอาจถูกกินโดยสัตว์หลายชนิด สัตว์กินผลไม้แต่ละชนิดอาจมีบทบาทแพร่กระจายเมล็ด หรือทำลายเมล็ด ขึ้นกับพฤติกรรมการกินอาหารของสัตว์เหล่านั้น Bonaccorso และคณะ (1980) พบว่าที่ Barro Colorado Island ประเทศปานามา มีสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมหลายชนิดเข้ามากินผล *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) โดยสัตว์แต่ละกลุ่มมีพฤติกรรมในการกินผลไม้ต่างกัน ไพรเมต (Red spider monkey: *Ateles geoffroyi* , Black howler monkey: *Alouatta palliate*, White-face monkey: *Cebus capucinus*) จะนำผลไม้ออกไปกินบริเวณขอบของเรือนยอด วิธีกินคือปอกเปลือกโดยใช้ฟัน จากนั้นกินเนื้อและทิ้งเมล็ดบริเวณนั้น บางครั้งพบว่าไพรเมตจะนำผลไม้ออกไปไกลจากต้นแม่ถึง 60 เมตรโดยถือไปกับมือ หรืออมไว้ในปาก ซึ่งเป็นการแพร่กระจายเมล็ดที่มีประสิทธิภาพดี ในขณะที่สัตว์ฟันแทะส่วนใหญ่มีพฤติกรรมทำลายเมล็ดโดยการกัดกินเมล็ดโดยตรง แต่พบว่าเมล็ดที่ถูกทำลายบางส่วนก็สามารถงอกได้ และบางครั้งพบว่ากระรอกนำเมล็ดไปไกลจากต้นแม่ถึง 100 เมตร ส่วนการศึกษาของ Gathua (2000) ได้ศึกษาลักษณะการกินผล *Azelia quanzensis* (Leguminosae) ของกระรอก 2 ชนิด ลิง Syke' monkey และลิงบาบูนในประเทศเคนยา โดยวิธีเฝ้าสังเกตพฤติกรรมการกินโดยตรงและนับร่องรอยของผลไม้ พบว่าลิงบาบูนและกระรอกทั้ง 2 ชนิด มักจะมากินผลไม้ชนิดนี้ตั้งแต่ผลยังไม่พัฒนาเต็มที่ (immature fruits) นอกจากนั้นลิงบาบูนมักจะใช้ฟันเขี้ยวกัดแทะเปลือกซึ่งทำให้เมล็ดถูกทำลายเป็นส่วนใหญ่ จึงจัดให้สัตว์ทั้ง 3 ชนิดนี้เป็น สัตว์กินผลไม้ที่ทำลายเมล็ดของต้น *A. quanzensis* แต่สำหรับลิง Syke' monkey จะกินผล *A. quanzensis* ที่มีความสมบูรณ์แล้ว (mature fruits) เท่านั้น โดยใช้ฟันกัดแทะเปลือกออกโดยไม่ทำลายเมล็ด และกลืนเมล็ดไป แสดงว่า ลิง Syke' monkey เป็นสัตว์กินผลไม้ที่ทำหน้าที่แพร่กระจายเมล็ด Kitamura และคณะ (2004a) พบว่าผลของต้น *Aglaiia spectabilis* ที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ มีชนิดสัตว์เข้ามากิน 8 ชนิดเป็นนก 6 ชนิด และกระรอก 2 ชนิด โดยมีเพียงนกเงือกและนกพิราบป่าเท่านั้นที่กลืนเมล็ด (เป็นผู้แพร่กระจายเมล็ด) ส่วนนกโพระดกหูเขียว และกระรอกจะกินเฉพาะส่วนเนื้อและทิ้งเมล็ดไว้ได้โคนบางครั้งก็กัดเมล็ดด้วย(ทำลายเมล็ด) เมล็ดที่ถูกทิ้งไว้ได้โคนนี้จะถูก ลิ่น (*Hystrix brachyuran*) หนู (*Maxomys surifer*) และกระรอกหลากสี (*Callosciurus finlaysonii*) มาแทะกิน

ในการทำงานกลับกันสัตว์ที่กินผลไม้ชนิดเดียวจะส่งผลต่อพืชแต่ละชนิดแตกต่างกัน เช่นนกเงือกที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ ซึ่งกินผลไม้หลายชนิดในฤดูสร้างรัง พบว่าเมล็ดของผลไม้ที่เป็นอาหารของนกเงือกจะหล่นบริเวณใต้โคนที่มีรั้งมากกว่าบริเวณอื่น ทำให้บริเวณนี้มีความหนาแน่น

ของเมล็ดมาก ซึ่งมีเมล็ดของ *Cinnamomum subavenium* เท่านั้นที่สามารถเจริญได้ดีในบริเวณนี้ นอกจากนั้นมักมีอัตราการตายของเมล็ดและต้นอ่อนสูงมาก โดยเมล็ดของไทยจะไม่งอกเลย (Kitamura *et al.*, 2004b)

หลังจากที่ผลไม้ถูกกินเข้าไปในทางเดินอาหารของสัตว์แล้วจะส่งผลต่อเมล็ดแตกต่างกัน โดยขึ้นกับลักษณะทางสัณฐาน และสรีระของทางเดินอาหารของสัตว์แต่ละชนิด Martinez del Rio และ Restrepo (1993) เสนอว่าในพืชชนิดเดียวกันที่ถูกกินโดยนกต่างชนิด เมล็ดอาจถูกจัดการต่างกัน (seed handling) เช่น นก Euphonias ซึ่งไม่มีกระเพาะบด (gizzard) หลังจากกินผลไม้แล้วจะขับถ่ายเมล็ดออกมา ในขณะที่นก tanagers มีกระเพาะบดซึ่งมีบทบาทให้สามารถบ้วนเมล็ดออกมาได้ ดังนั้นในการพิจารณาปฏิกริยาร่วมระหว่างผลไม้และสัตว์กินผลไม้ จำเป็นต้องพิจารณาถึงวิธีการกินอาหาร ทางเดินอาหารที่ซับซ้อนของสัตว์ด้วย Raemaekers และคณะ (1980) ได้ทดลองเพาะเมล็ดที่ผ่านทางเดินอาหารของ ลิง ค่าง และชะนี ซึ่งมีความซับซ้อนของทางเดินอาหารแตกต่างกัน พบว่าเมล็ดที่ผ่านทางเดินอาหารของชะนีมีอัตราการงอกมากที่สุด ส่วนเมล็ดที่ผ่านทางเดินอาหารของค่างมีอัตราการงอกน้อยที่สุด

Fleming และ Sosa (1994) สรุปร่วมว่าแม้สัตว์กินผลไม้บางชนิดจะทำลายเมล็ด หรือทำให้เมล็ดมีอัตราการรอดลดลง แต่เป็นเพียงส่วนน้อย สัตว์กินผลไม้ส่วนใหญ่สามารถแพร่กระจายเมล็ดได้อย่างถูกต้อง และมีประสิทธิภาพ

การศึกษาเปรียบเทียบสัตว์กินผลไม้ในพื้นที่ต่างเขตภูมิภาค (region) ซึ่งมีความหลากหลายของชนิดของสัตว์กินผลไม้แตกต่างกัน ทำให้เข้าใจบทบาทของสัตว์กินผลไม้แต่ละกลุ่มได้ชัดเจนขึ้น Bleher and Bohning-Gaese (2001) ได้เปรียบเทียบผลกระทบหลังจากการแพร่กระจายเมล็ดของต้นไม้ในสกุล *Commiphora* ที่อเมริกาใต้และมาดากัสการ์ พบว่าที่อเมริกาใต้ซึ่งมีนกเป็นสัตว์กินผลไม้ที่สำคัญ นกเหล่านี้มีพฤติกรรมกลืนเมล็ด ต้น *Commiphora* spp. จะมีอัตราการแพร่กระจายผลไม้ไปจากต้นแม่ไม่มากกว่า มีระยะทางในการเจริญเติบโตไกลจากต้นแม่ และทั้งต้นแม่ไม้และต้นลูกไม้ที่อเมริกาใต้มีการกระจายแบบสะเปะสะปะมากกว่าที่มาดากัสการ์ซึ่งมีสัตว์กินผลไม้และต้นลูกไม้ที่อเมริกาใต้มีการกระจายแบบสะเปะสะปะมากกว่าที่มาดากัสการ์ซึ่งมีสัตว์กินผลไม้และต้นลูกไม้ที่อเมริกาใต้มีการกระจายแบบกลุ่ม นอกจากนั้น Voigt และคณะ (2004) พบว่าที่มาดากัสการ์ซึ่งมีลีเมอร์เป็นสัตว์ที่แพร่กระจายเมล็ดเป็นหลัก ผลไม้จะมีลักษณะเป็น Primate fruits คือผลไม้สุกจะมีเส้นใยมาก และมีสัดส่วนผลไม้สีเขียวและน้ำตาลมากกว่า ส่วนที่อเมริกาใต้ซึ่งมีนกเป็นตัวแพร่กระจายเมล็ดที่สำคัญ ผลไม้จะมีลักษณะเป็น Bird fruits คือผลไม้สุกจะมีปริมาณน้ำตาลสูง และผลไม้ส่วนใหญ่มีสีแดงและดำ

### การเลือกแหล่งอาหารของสัตว์กินผลไม้

ในผลไม้ชนิดเดียวกัน แต่ละต้นจะมีปริมาณผลสุกต่างกันซึ่งส่งผลถึงการคัดเลือกของสัตว์แตกต่างกัน เช่นต้น *Casearia corymbosa* (Flacurtiaceae) ที่คอสตาริกา พบว่ามีสัตว์เข้ามากินหลายชนิด โดยนกเป็นผู้ช่วยในการแพร่กระจายเมล็ดที่สำคัญที่สุด นกนำเมล็ดออกไปจากต้นถึง 91% ซึ่งต้นที่มีผลตกปานกลางจะมีอัตราการแพร่กระจายเมล็ดออกไปจากต้นมากที่สุด (Howe, 1979) ส่วนการศึกษาที่ประเทศเปรู พบว่า Spider monkeys (*Ateles paniscus*) จะเข้าไปกินและแพร่กระจายเมล็ดให้กับต้น *Virola calophylla* (Myristicaceae) โดยขึ้นกับปริมาณผลสุกในต้นนั้น ส่วนนกอีก 7 ชนิดจะเข้าไปกินผล *V. calophylla* เฉพาะต้นที่มีสัดส่วนของเนื้อต่อเมล็ดมีค่าสูงเท่านั้น (Russo, 2003)

นกกินผลไม้จะมีการเคลื่อนที่ไปตามแหล่งอาหารตามปริมาณของผลไม้ที่ปรากฏในพื้นที่นั้น (Elliott *et al.*, 1993 ; Noma and Yumoto, 1997) Loiselle และ Blake (1991) พบว่าที่คอสตาริกาปริมาณผลไม้สุกแต่ละช่วงในรอบปีจะแตกต่างกันไปตามระดับความสูงของพื้นที่ โดยป่าในพื้นที่สูง (highland forest) จะมีผลไม้สุกชุกชุมในเดือนมีนาคม- พฤษภาคม ส่วนป่าในพื้นที่ต่ำ (lowland forest) จะมีผลไม้สุกชุกชุมในเดือนสิงหาคม- ตุลาคม ซึ่งสอดคล้องกับการอพยพของนกกินผลไม้ระหว่างสองพื้นที่ นอกจากนั้น Levey และ Moermond (1984) พบว่านอกจากความชุกชุมของแหล่งอาหารแล้วระยะทางระหว่างแหล่งอาหารมีผลต่อการเลือกเข้าไปใช้ประโยชน์ โดยแหล่งอาหารที่มีผลไม้น้อยแต่อยู่ใกล้กว่าอาจดึงดูดนกกินผลไม้ได้มากกว่าแหล่งอาหารที่มีผลไม้มากแต่อยู่ห่างไกลออกไป Carlo และคณะ (2003) พบว่าจำนวนนกที่พบสัมพันธ์กับช่วงที่ผลไม้แต่ละชนิดสุกในปริมาณมาก แต่ปริมาณของเมล็ดที่ถูกนำออกไปโดยนกกินผลไม้ อาจขึ้นกับปริมาณผลไม้สุกที่ปรากฏหรือไม่ก็ได้ เช่นเดียวกับการศึกษาของ Saracco และคณะ (2004) ซึ่งพบว่านกสามารถค้นหาแหล่งอาหารที่สมบูรณ์ได้ โดยนกที่เป็นพวกกินผลไม้จำเพาะเจาะจง และนกที่เป็นพวกกินผลไม้ได้ทั่วไป มีการหากินร่วมกันและเคลื่อนที่ไปหาแหล่งอาหารใหม่พร้อมกัน ซึ่งกลไกนี้สามารถนำไปอธิบายถึงพฤติกรรมการรวมกลุ่มกันหาอาหารระหว่างนกหลายชนิดที่ช่วยให้ค้นหาแหล่งอาหารที่กระจายอยู่เป็นหย่อมๆ ได้ง่ายขึ้น และแสดงถึงศักยภาพในการรวมกลุ่มระหว่างนกหลายชนิดในการใช้แหล่งอาหารที่มีอยู่ร่วมกัน

### การศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างสัตว์กินผลไม้และสังคมพืชในด้านชีววิทยาเชิงอนุรักษ์

สิ่งสำคัญในการวางแผนการจัดการป่าดิบชื้น นอกจากความรู้เกี่ยวกับจำนวนและความหลากหลายของชนิดพันธุ์แล้ว ความหลากหลายของความสัมพันธ์ระหว่างสิ่งมีชีวิตในชุมชนสิ่งมี

ชีวิต (Biotic interactions) โดยเฉพาะบทบาทในกระบวนการผสมเกสร และการแพร่กระจายเมล็ด ก็เป็นสิ่งจำเป็นอย่างยิ่ง (Hubbell and Foster, 1992) ในหัวข้อนี้จะได้รวบรวมผลการศึกษาราย บทบาทของสัตว์กินผลไม้ และผลกระทบต่อสังคมพืชเมื่อสัตว์กินผลไม้ลดลง

### บทบาทของสัตว์กินผลไม้

บทบาทที่สำคัญของสัตว์กินผลไม้มี 4 ประการคือ (1) ลดการทำลายเมล็ดทั้งก่อนและหลัง การแพร่กระจายจากต้นแม่ (2) ช่วยเพิ่มอัตราการงอกของเมล็ด และ (3) ช่วยให้ต้นกล้าประสบความสำเร็จในการทดแทนมากยิ่งขึ้น (4) ช่วยนำเมล็ดพรรณจากป่าปฐมภูมิไปยังป่าทุติยภูมิทำให้ การฟื้นตัวของป่าเป็นไปได้รวดเร็วขึ้น

Estrada และ Coates- Estrada (1986) และ Estrada และ Coates- Estrada (1991) ได้ แสดงให้เห็นว่าที่ประเทศเม็กซิโก อเมริกากลาง ลิง howler (*Alouatta palliata*) มีบทบาทเป็นผู้แพร่ กระจายเมล็ดให้กับต้นไม้ ไม่ต่ำกว่า 10 families การที่ลิง howler กินผลไม้และกลืนเมล็ดของผล ไม้เหล่านั้นเข้าไปมีประโยชน์คือ ช่วยลดโอกาสในการกินโดยสัตว์ชนิดอื่นที่มีพฤติกรรมการกินผล ไม้ที่ทำลายเมล็ด ซึ่งจะทำลายเมล็ดก่อนจะแพร่กระจายไปจากต้นแม่ เมล็ดที่ถูกลิง howler กินจะ ถูกนำออกไปจากต้นแม่เป็นระยะทางตั้งแต่ 10 – 914 เมตร จากนั้นจะถูกด้วงมูลสัตว์จัดการใช้ ประโยชน์และสร้างที่วางไข่ ซึ่งช่วยลดการทำลายเมล็ดหลังจากแพร่กระจายจากต้นแม่ได้ ส่วน เมล็ดที่ถูกทิ้งไว้ที่ผิวดิน โดยไม่ถูกฝังกลบ จะถูกมดและหนูเข้ามากินและทำลายเมล็ด (Perry and Fleming, 1980) หรือต้นกล้าที่งอกขึ้นมาภายใต้ความหนาแน่นสูงอาจถูกทำลายโดยสัตว์และเชื้อรา (Howe and Smallwood, 1982)

หลังจากสัตว์กินผลไม้และเมล็ดผ่านทางเดินอาหารของสัตว์กินผลไม้แล้วทำให้อัตราการ อกเพิ่มขึ้น Estrada และ Coates- Estrada (1986) และ Estrada และ Coates- Estrada (1991) พบว่าเมล็ดที่ผ่านทางเดินอาหารของลิง howler (*Alouatta palliata*) แล้วจะมีอัตราการงอกมากขึ้น เช่นเดียวกับการศึกษาของ Figueiredo (1993) ในลิง Brown Howler (*Alouatta fusca*) ที่ ประเทศบราซิล ซึ่งพบว่าผล *Ficus enormis* ที่ถูกลิงกิน จะมีเปอร์เซ็นต์การงอกสูงกว่าเมล็ดที่ไม่ ถูกกิน ส่วนที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ Whittington (1990) ได้ทดลองเพาะเมล็ดจากมูลชะนี และ เมล็ดที่หล่นโดยไม่ถูกกิน พบว่ามีเมล็ดพืชบางชนิด ที่เมื่อผ่านทางเดินอาหารของชะนีแล้วทำให้มี อัตราการงอกสูงมากขึ้น บางชนิดที่มีอัตราการงอกไม่แตกต่างกันกับที่ไม่ถูกชะนีกิน แต่ไม่พบว่าการกินผลไม้ของชะนีจะทำให้เกิดการทำลายเมล็ดเลย

การแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์กินผลไม้ช่วยให้เมล็ดไปตกในสถานที่ที่เหมาะสม และต้น อ่อนประสบความสำเร็จในการเจริญเติบโตขึ้นทดแทนประชากรเดิมมากขึ้น Vimuktayon (2001)

ได้ศึกษานิเวศวิทยาการแพร่กระจายเมล็ดพันธุ์ของเงาะป่า (*Nephelium melliferum*) โดยชะนีมือขาว (*Hylobates lar*) ที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ พบว่าเมล็ดของเงาะป่าที่ถูกชะนีมือขาวกลืนลงไป จะช่วยให้เมล็ดแพร่กระจายออกไปไกลจากต้นแม่ และต้นอ่อนจากเมล็ดเหล่านี้จะมีโอกาสรอดตายมากกว่าต้นอ่อนที่งอกอยู่ใต้ต้นแม่ เช่นเดียวกับการศึกษาของ Howe (1993) ซึ่งพบว่าสาเหตุการตายของต้นกล้าของต้น *Virola nobilis* (Myristicaceae) ในประเทศปานามา เมล็ดและต้นกล้า 30- 35% ตายในช่วง 12 สัปดาห์แรกหลังจากเมล็ดหล่นจากต้นแม่ โดยสาเหตุการตายของเมล็ดและต้นกล้าที่เกิดจากการทำลายโดยแมลงจะขึ้นกับระยะทางที่ห่างจากต้นแม่ โดยเมล็ดและต้นกล้าที่ตกห่างจากต้นแม่ไม่เกิน 15 เมตรจะถูกแมลงทำลายเป็นส่วนใหญ่ ส่วนการทำลายโดยสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมขึ้นไม่ขึ้นกับระยะทางที่ห่างจากต้นแม่

เนื่องจากสภาพป่าดิบชื้นมีพื้นที่หลากหลาย บางส่วนเป็นป่าสมบูรณณ์ในขณะที่บางบริเวณถูกทำให้เสื่อมโทรมจากทั้งปัจจัยทางธรรมชาติและกิจกรรมของมนุษย์ ไพรเมตซึ่งเป็นสัตว์กินผลไม้ที่มีอาณาเขตในการเคลื่อนที่ไปตามพื้นที่หลายแบบ จะช่วยเคลื่อนย้ายเมล็ดจากพื้นที่ป่าสมบูรณณ์ไปยังป่าทุติยภูมิช่วยให้ป่าทุติยภูมิฟื้นตัวได้เร็วขึ้น Dietz และคณะ (1997) ได้ศึกษานิเวศวิทยาการหาอาหารและการใช้พื้นที่ของ Goden Lion Tamarins (*Leontopithecus rosalia*) ที่ประเทศบราซิล พบว่าส่วนใหญ่ลิง Tamarins จะใช้พื้นที่ซึ่งเป็นป่าสมบูรณณ์ที่มีเรือนยอดแน่นที่มากกว่าป่าที่อยู่ในระยะเริ่มต้นของการฟื้นตัวจากการถูกทำลาย อย่างไรก็ตามถึงเกือบทุกฝูงจะมีการเคลื่อนที่ผ่านและใช้ประโยชน์พื้นที่ทุกลักษณะ ตั้งแต่ป่าสมบูรณณ์บนสันเขา (Hilltop forest) ป่าทุติยภูมิบนไหล่เขา (Hillside forest) ซึ่งมีช่องว่างภายในป่ามากเนื่องจากกระแสลมแรงและมีน้ำหลากในบางช่วง พื้นที่ไร้ง่ามที่เป็นรอยต่อ (Corridor) ระหว่างไหล่เขากับป่าพรุ ป่าพรุสมบูรณณ์ (Swamp forest) มีน้ำขังตลอดปี มีเรือนยอดแน่นที่บ มีพืชในกลุ่มปาล์มและไม้เลื้อยมาก ป่าชิง (Gingers) ซึ่งเป็นบริเวณที่มีน้ำขึ้นแฉะและมีพืชในวงศ์ขิงเป็นไม้เด่น และพื้นที่ทุ่งหญ้าเลี้ยงสัตว์ (Pasture) ซึ่งมีการรบกวนจากมนุษย์มากและมีไฟไหม้เป็นประจำ Oliveira และ Ferrari (2000) ได้รายงานว่าการ Black-handed tamarins (*Saguinus midus*, Callitrichinae) ซึ่งเป็นสัตว์กินผลไม้ที่ Eastern Amazonia จะกินผลและกลืนเมล็ดจากป่าปฐมภูมิ ไปถ่ายไว้ในป่าทุติยภูมิ ซึ่งการแพร่กระจายเมล็ดนี้เป็นกระบวนการสำคัญที่ช่วยให้ป่าทุติยภูมิสามารถฟื้นตัวกลับมาสู่สภาพใกล้เคียงป่าดั้งเดิมได้เร็วขึ้น

### ผลกระทบเมื่อสัตว์ป่าลดลง

การล่าสัตว์และการทำให้หย่อมป่ามีขนาดเล็กลง จะส่งผลให้ความหลากหลายของสัตว์ลดลงโดยสัตว์บางชนิดอาจสูญพันธุ์ไปจากพื้นที่ ซึ่งทำให้การแพร่กระจายเมล็ดของพรรณไม้บางชนิด

ลดลง ส่งผลต่อความสำเร็จในการทดแทนของพรรณพืชในป่าปฐมภูมิ และประสิทธิภาพในการฟื้นตัวของป่าทุติยภูมิลดลง

Peres และ Doman (2000) เปรียบเทียบสังคมของไพรเมตในพื้นที่ป่าที่ซึ่งอนุญาตให้มีการล่าสัตว์และไม่มี การล่าสัตว์ในป่าเมซอน ประเทศบราซิล เปรู โบลิเวีย Guyana Surinam และ French Guiana พบว่าพื้นที่ซึ่งอนุญาตให้มีการล่าสัตว์ ไพรเมตที่ร่างกายขนาดใหญ่จะมีความหนาแน่นต่ำ หรือถูกทำให้สูญพันธุ์ไปจากพื้นที่นั้น Waterhouse และคณะ (2002) พบว่าจำนวนนกในป่าทุติยภูมิ หรือป่าที่เป็นหย่อมป่าขนาดเล็กมีจำนวนไม่แตกต่างจากป่าปฐมภูมิ แต่ในป่าปฐมภูมิจะมีความหลากหลายของนกสูงกว่ามาก Reed (2004) ทำการวิเคราะห์โอกาสการอยู่รอดของประชากร (PVA) พบว่าเมื่อป่าถูกทำให้แยกจากกันเป็นหย่อมป่าที่มีขนาดเล็กจะส่งผลกระทบต่อโดยตรงต่อสถานภาพ และขนาดประชากรของสัตว์ป่า ทำให้สัตว์หลายชนิดมีแนวโน้มสูญพันธุ์ได้ง่ายขึ้น

การที่สัตว์กินผลไม้ที่มีขนาดใหญ่ลดจำนวนลงหรือสูญพันธุ์ไปจากพื้นที่ป่า จะส่งผลกระทบต่อ การแพร่กระจายเมล็ด Howe (1993) พบว่านกขนาดใหญ่จะสามารถนำเมล็ดออกไปได้ไกลกว่า 40 เมตร แต่นกขนาดเล็กและลิงมักจะนำเมล็ดออกไปไม่ไกล โดยมักทิ้งเมล็ดไว้ใกล้ๆ หรือใต้ทรงพุ่ม นอกจากนี้ Kitamura และคณะ (2002) พบว่าพรรณไม้ที่ให้ผลขนาดใหญ่ และมีเมล็ดเดียว จะไม่ถูกแพร่กระจายเมล็ดโดยสัตว์กินผลไม้ขนาดเล็ก ซึ่งจะส่งผลกระทบต่อทดแทนของพรรณไม้บางชนิดในป่าปฐมภูมิ โดย Cordeiro และ Howe (2001) ได้ศึกษาเปรียบเทียบความสำเร็จในการทดแทนของพรรณไม้ในหย่อมป่าที่ขาดจากกัน ในประเทศแทนซาเนีย พบว่าในป่าปฐมภูมิที่ถูกทำให้มีขนาดเล็ก (เล็กกว่า 9 เฮกแตร์) เป็นเวลานาน จะมีการทดแทนของต้นไม้ที่แพร่กระจายเมล็ดโดยอาศัยสัตว์กินผลไม้ น้อยกว่าป่าที่มีพื้นที่ต่อเนื่องขนาดใหญ่ (ใหญ่กว่า 30 เฮกแตร์) 3 เท่า แต่เมื่อพิจารณาเฉพาะต้นไม้ประจำถิ่น (endemic species) 10 ชนิดที่แพร่กระจายเมล็ดโดยอาศัยสัตว์กินผลไม้ พบว่ามีการทดแทนต่ำกว่าถึง 40 เท่า ทั้งนี้สอดคล้องกับจำนวนชนิดของสัตว์กินผลไม้ที่หากินกลางวันทั้งสัตว์ตระกูลลิง และนก ที่น้อยลงเมื่อผืนป่ามีขนาดเล็กลง

สัตว์กินผลไม้มีความสำคัญอย่างยิ่งในการฟื้นตัวของป่า โดยเฉพาะนกกินผลไม้ที่ช่วยแพร่กระจายเมล็ดของต้นไม้ที่เป็นพืชเบิกนำ (pioneer species) โดยพบว่า ในพื้นที่เป็นช่องว่างภายในป่า และบริเวณขอบป่าจะมีนกกินผลไม้ในชั้นใต้เรือนยอด เข้ามาใช้ประโยชน์และกินผลไม้มากกว่าป่าด้านใน ซึ่งนกกลุ่มนี้จะช่วยขนย้ายเมล็ดพันธุ์ไปมาระหว่างป่าด้านใน ช่องว่างภายในป่า และขอบป่า ซึ่งจะช่วยให้ป่าสามารถฟื้นตัวได้เร็วขึ้น (Restrepo *et al.*, 1999) ส่วน Moran และคณะ (2004) พบว่าเมื่อนกที่มีความสามารถในการกินผลไม้ขนาดใหญ่ลดลง หรือสูญหายไปจากพื้นที่ที่

เป็นหย่อมป่าในรัฐควีนแลนด์ ประเทศออสเตรเลีย ทำให้ประสิทธิภาพในการแพร่กระจายเมล็ดขนาดใหญ่จะลดลงกว่าในพื้นที่ป่าสมบูรณ์ แม้ว่าในพื้นที่หย่อมป่าที่เพิ่งเกิดใหม่ มีนกบางชนิดที่เพิ่มจำนวนมากขึ้น ตามโมเดล

'cut-and-past assemblage' แต่นกชนิดที่เพิ่มขึ้นนี้ไม่ใช่ชนิดที่กินผลไม้เป็นอาหารหลัก

การที่สัตว์กินผลไม้ประจำถิ่น (endemic) ลดลงจะส่งผลกระทบต่อพรรณไม้ประจำถิ่น เช่น ต้น *Ryparosa* sp. เป็นพรรณไม้ที่มีน้อย (rare) ในประเทศออสเตรเลีย ต้นไม้ชนิดนี้จะผลิตผลไม้ที่มีขนาดใหญ่ และเมื่อผลสุกจะมีสารประกอบ cyanogens ซึ่งเป็นสารพิษอยู่ในเนื้อเยื่อสูงมาก สัตว์ที่กินผลไม้ชนิดนี้คือ นกคาสซอวารี ซึ่งเป็นสัตว์ที่มีแนวโน้มใกล้สูญพันธุ์ (endanger species) จากการศึกษาของ Webber และ Woodrow (2004) พบว่าผลของ *Ryparosa* sp. มักถูกแมลงเข้าไปวางไข่ ตัวอ่อนแมลงจะกินอาหารสะสมในเมล็ดทำให้อัตราการงอกของเมล็ดต่ำลง แต่เมื่อผลไม้ถูกนกคาสซอวารีกินและเมล็ดผ่านทางเดินอาหารไปพบว่าอัตราการรอดของเมล็ดสูงขึ้น ดังนั้นการลดลงของนกคาสซอวารีจะส่งผลกระทบต่อชะตากรรมของต้น *Ryparosa* sp. โดยตรง

### สัตว์กินผลไม้ในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้

ในพื้นที่เอเชียตะวันออกเฉียงใต้ การทำลายป่าเป็นไปอย่างรวดเร็ว ทำให้เกิดพื้นที่ป่าที่เป็นหย่อมป่าผืนเล็ก และพื้นที่ป่าเสื่อมโทรมจากการหาของป่าและล่าสัตว์ ในพื้นที่หย่อมป่าและพื้นที่เสื่อมโทรมเหล่านี้ สัตว์กินผลไม้ขนาดใหญ่จะมีโอกาสถูกล่าและสูญหายไปจากพื้นที่ เหลือเพียงสัตว์กินผลไม้ขนาดเล็กซึ่งไม่สามารถกินผลไม้ที่เป็นผลไม้ใหญ่เมล็ดเดี่ยวได้ ส่งผลกระทบต่อประสิทธิภาพการแพร่กระจายเมล็ดของพืชกลุ่มนี้ อย่างไรก็ตาม องค์ความรู้เกี่ยวกับบทบาทของสัตว์กินผลไม้ในภูมิภาคนี้มีน้อยมาก ดังนั้นการประเมินคุณค่าการแพร่กระจายเมล็ดโดยธรรมชาติของสัตว์กินผลไม้ทุกกลุ่มจำเป็นต้องดำเนินการอย่างเร่งด่วน ทั้งทั้งภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ (Kitamura *et al.*, 2002)

พรรณไม้ส่วนใหญ่ในพื้นที่ป่าดิบชื้นในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ให้ผลแบบผลสด จากการศึกษาที่ Pasoh Forest Reserve ประเทศมาเลเซีย พบว่าในพื้นที่ 50 เฮกเตอร์ มีพรรณไม้ซึ่งให้ผลที่สามารถกินได้ถึง 76 ชนิด ตัวอย่างเช่น มะม่วง 12 ชนิด (*Mangifera*, Anacardiaceae) มังคุด 13 ชนิด (*Garcinia*, Clusiaceae) ขนุน 10 ชนิด (*Artocarpus*, Moraceae) และเงาะ 5 ชนิด (*Nephelium*, Sapindaceae) เป็นต้น (Saw *et al.*, 1991) ลักษณะทั่วไปของผลไม้ในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ คือ มีผลขนาดเล็ก หรืออาจมีผลขนาดใหญ่แต่มีเนื้อนุ่ม และมีหลายเมล็ด ซึ่งมีสัตว์กินผลไม้หลายชนิดสามารถกินผลไม้เหล่านี้ได้ ต่างจากผลไม้ที่มีขนาดใหญ่และมีเมล็ดใหญ่เมล็ด

เดียวที่มีขนาดใหญ่ ซึ่งจะมีสัตว์กินผลไม้เพียงไม่กี่ชนิดที่กินและแพร่กระจายเมล็ดได้ (Kitamura *et al.*, 2002)

พื้นที่ป่าในเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ มีสัตว์กินผลไม้หลายชนิด เช่น ชะนี ช้าง หมี กวาง ลิง ชะมด กระรอก และนกในกลุ่มนกเงือก และนกปรอด เป็นต้น (Kitamura *et al.*, 2002) แต่ชนิดที่มีการศึกษามากที่สุด คือ ชะนี พบว่าชะนีทุกชนิดเป็นสัตว์กินผลไม้ที่มีบทบาทสำคัญในการแพร่กระจายเมล็ดในภูมิภาคนี้ ทั้งในเชิงปริมาณและคุณภาพ ตัวอย่างเช่น ในเวลา 1 ปี ชะนีมือดำ (*Hylobates agilis*) และชะนี muller (*H. mulleri*) ที่เกาะบอร์เนียวกินผลไม้อย่างน้อย 160 ชนิด จาก 538 ต้น และแพร่กระจายเมล็ด 81% ของผลไม้ที่กินทั้งหมด การศึกษายังพบด้วยว่าเมล็ดส่วนใหญ่ใช้เวลาเดินทางผ่านทางเดินอาหารของชะนี 23 ชั่วโมง โดยเมล็ดไม่ถูกทำลายแม้ว่าจะมีเยื่อหุ้มเมล็ดเพียงบางๆ เท่านั้น ทำให้เมล็ดสามารถแพร่กระจายไปไกลจากต้นแม่ได้อย่างน้อย 10 เมตร (McConkey, 2000) นอกจากนั้นชะนีเป็นสัตว์กินผลไม้ที่มีขอบเขตพื้นที่อาศัยชัดเจน โดยในพื้นที่อาศัยของชะนีมือขาว 1 ครอบครัวจะมีแหล่งอาหารมากเพียงพอตลอดปีและมีสัตว์กินผลไม้ชนิดอื่นเข้ามาใช้ประโยชน์ร่วมกัน

## นิเวศวิทยาของชะนีมือขาว

### อนุกรมวิธาน ลักษณะ และการแพร่กระจายของชะนีมือขาว

ชะนีมือขาว (white-handed gibbon : *Hylobates lar*) เป็นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมในอันดับ primates จัดอยู่ในวงศ์ Hylobatidea ซึ่งเป็นวงศ์ของวานรขนาดเล็ก ลักษณะเด่นของชะนีมือขาวคือ มือ เท้า และวงกลมรอบใบหน้าเป็นสีขาว ส่วนลำตัวมีหลายสี ตั้งแต่สีขาวนวล สีน้ำตาล จนถึงสีดำ ส่วนลักษณะทั่วไปของชะนีคือ มีแขนยาวและมือยาวเรียว นิ้วหัวแม่มือแยกออกจากนิ้วซึ่งเป็นง่ามลึกลงในฝ่ามือทำให้มือมีลักษณะเรียวและแคบ สามารถใช้ในการจับหรือกำได้แน่นเหมือนตะขอกว้าง ลักษณะนี้เองที่ทำให้ชะนีสามารถเคลื่อนที่โดยการห้อยโหนอยู่บนต้นไม้สูงในชั้นเหนือเรือนยอดของป่า ซึ่งเป็นพฤติกรรมที่แตกต่างจากลิงและค่างที่เคลื่อนที่โดยใช้ขาวิ่งและกระโดดจากกิ่งหนึ่งไปยังกิ่งอื่นๆ ทำให้สามารถอาศัยอยู่ในชั้นเรือนยอดและชั้นกลางของป่าเท่านั้น (Carpenter, 1967; Gittins and Raemaekers, 1980; Cannon and Leighton, 1994) การที่ชะนีอาศัยอยู่บนชั้นเหนือเรือนยอดและกินผลไม้จากต้นที่อยู่สูงๆ จะช่วยในการแพร่กระจายเมล็ดของต้นไม้สูงๆ เหล่านี้ ชะนีในโลกนี้มี 9 ชนิดโดยชะนีมือขาว เป็นชนิดที่พบบ่อยที่สุดมีเขตการแพร่กระจายตั้งแต่ทางตอนใต้ของจีนจนถึงเกาะสุมาตรา

### ความเป็นมาของการศึกษานิเวศวิทยาของชะนีในธรรมชาติ

การศึกษาเกี่ยวกับชะนีในธรรมชาติครั้งแรกมีขึ้นในประเทศไทยเมื่อปี พ.ศ. 2480 โดย C.R. Carpenter เป็นการเป็นการสังเกตชะนีมือขาวในป่าดอยเชียงดาว จังหวัดเชียงใหม่ เป็นเวลา 3 เดือน ต่อมาอีก 27 ปี John Ellefson ได้ศึกษาชะนีมือขาวที่ Tanjong Triang ประเทศมาเลเซีย เป็นเวลา 2 ปี (Srikosamatara, 1980; Gittins and Raemaeker, 1980) หลังจากนั้นก็มีการศึกษาพฤติกรรมและนิเวศวิทยาของชะนีมากขึ้นทั้งในประเทศไทยและต่างประเทศ

### สถานภาพปัจจุบันของชะนี

ในปัจจุบันประชากรชะนีลดจำนวนลงอย่างรวดเร็ว จากสาเหตุทางตรงคือการล่าเพื่อเป็นอาหาร และเอาลูกชะนีมาขายเป็นสัตว์เลี้ยง แต่จะเลี้ยงได้ไม่กี่ปีเมื่อโตเต็มวัยจะดุร้ายจึงมักถูกกำจัดทิ้ง (บำรุง, 2526) หรือบริจาคไว้ที่สวนสัตว์ ส่วนสาเหตุทางอ้อมคือการบุกรุกทำลายป่าที่เป็นแหล่งอาศัย รวมถึงทำให้ผืนป่าแยกเป็นหย่อมป่าขนาดเล็ก (fragmentation) ทำให้ต้นไม้ขาดเรือนยอดที่ต่อกัน ส่งผลให้ชะนีไม่สามารถเคลื่อนย้ายไปหาอาหารได้ (Lekagul and McNeely, 1988) และเมื่อโตเต็มวัยชะนีจะไม่สามารถติดต่อกันกับกลุ่มอื่นเพื่อจับคู่สืบพันธุ์ได้ นอกจากนี้ชะนีที่อาศัยอยู่ในป่าอนุรักษ์ก็ยังประสบปัญหาการถูกรบกวนจากนักท่องเที่ยวอีกด้วย ชะนีมือขาวถูกจัดอยู่ในสถานภาพมีแนวโน้มสูญพันธุ์ (vulnerable) ตามบัญชี Red Data Book ของ IUCN (สำนักงานนโยบายและแผนสิ่งแวดล้อม, 2540)

### ลักษณะโครงสร้างสังคมและพฤติกรรมของชะนีมือขาว

ชะนีมือขาวอาศัยอยู่เป็นครอบครัวที่เป็น monogamous pairs โดยจะมีลักษณะเป็น nuclear family หรือไม่ก็ได้ โดยในพื้นที่ที่ชะนีมีความหนาแน่นสูง ครอบครัวของชะนีมักจะไม่เป็น nuclear family (Brockelman *et al.*, 1998) จากการศึกษาโครงสร้างสังคมของชะนีมือขาวที่มอสโต อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ซึ่งเป็นบริเวณที่มีความหนาแน่นของประชากรมาก ไม่พบว่าตัวผู้ที่เข้าไปยึดครองฝูง แสดงพฤติกรรมก้าวร้าว หรือทำร้าย ทารกที่เป็นลูกของตัวผู้เดิม แต่กลับช่วยเหลือดูแลไม่แตกต่างจากสมาชิกในกลุ่มที่เป็นญาติของมัน (Brockelman *et al.*, 1998) สมาชิกในแต่ละครอบครัวของชะนีมือขาวมีประมาณ 2-6 ตัว โดยแบ่งช่วงอายุของชะนีเป็น 5 ระดับคือ (1) Infant หมายถึง แรกเกิด -2 ปี จะเกาะอยู่กับตัวแม่ตลอดเวลาที่มีการเคลื่อนที่หาอาหาร (travel) (2) juveniles หมายถึงอายุ 2 -5 ปี เคลื่อนที่เป็นอิสระ แต่ยังคงอยู่กับแม่ ขนาดตัวเล็ก (3) adolescent หรือ juvenile 2 อายุ 5 -8 ปี ขนาดตัวโตขึ้นแต่ยังไม่โตเต็มที่ (4) subadult อายุ 8 ปี - ออกจากกลุ่ม (dispersal) โตเต็มที่แต่ยังอยู่ภายในอาณาเขตของพ่อแม่ ตัวผู้มักจะออกมาตั้งอยู่

ตัวเดียว บริเวณขอบของอาณาเขต (5) adult มีคู่และอยู่ใน territory ของตัวเอง ร้อง duets กับคู่ของมันมีอาณาเขต (territory) ที่ชัดเจน

ชะนีประกาศอาณาเขตของตนเองโดยการก้าวร้าวร้องในตอนเช้าและจะขับไล่โดยตรงเมื่อมีผู้บุกรุก ซึ่งตัวผู้ที่เป็น adult และ subadult จะทำหน้าที่ในการป้องกันอาณาเขตของมัน (สมโภชน์ และ ทรอย, 2539 ; Lekagul and McNeely, 1988; Brockelman *et al.*, 1998)

พฤติกรรมของชะนีแบ่งออกเป็นกรร้อง การเล่น การเคลื่อนไหวที่ การกิน การพักผ่อน และการทำความสะอาดตัว (Srikosamatara, 1980) ทั้งนี้พฤติกรรมที่แสดงมากที่สุดในรอบวันคือ พฤติกรรมการกินอาหาร ชะนีมือขาวใช้เวลาในการกินอาหารแต่ละวันถึง 42%

### ขอบเขตพื้นที่อาศัยของชะนี

ในการศึกษาขอบเขตของพื้นที่ใช้ประโยชน์ของชะนี จะแบ่งเป็น territory และ home range ซึ่ง territory หมายถึง ขอบเขตของพื้นที่แต่ละกลุ่มของชะนีครอบครองเป็นเจ้าของ อยู่อาศัยเป็นเวลานาน พื้นที่นี้สมาชิกของครอบครัวจะช่วยกันปกป้อง และขับไล่ผู้บุกรุกที่มาจากต่างกลุ่มไม่ว่าจะเป็น species เดียวกัน หรือต่าง species ก็ตาม (Srikosamatara, 1980) อย่างไรก็ตามมีการรายงานว่ามี primate ชนิดอื่นสามารถเข้ามาใช้พื้นที่ร่วมกับชะนีได้ เช่น ลิงกัง (*Macaca nemestrina*) (Vimuktayon, 2001) ส่วน home range จะหมายถึงพื้นที่ทั้งหมดที่ชะนีใช้ประโยชน์ มีขนาดใหญ่กว่า territory (Gittins and Raemark, 1980) ชะนีต่างฝูงกันสามารถใช้พื้นที่ home range ซ้อนทับกันได้ (Srikosamatara, 1980)

ขนาดของ home range และ territory ของชะนีในแต่ละพื้นที่จะแตกต่างกันโดยขึ้นกับความหนาแน่นของชะนี และความอุดมสมบูรณ์ของพืชอาหาร ในพื้นที่ถิ่นอาศัยนั้น โดยเฉพาะน้ำและอาหารในฤดูกาลที่ขาดแคลน (Brockelman, 1975) ที่ Kuala Lompat ซึ่งสภาพป่าเป็นแบบ lowland evergreen dipterocarp พบว่าขนาด home range ของชะนีมือขาวเฉลี่ย 54 เฮกแตร์ ที่ Tanjong Triang 59 เฮกแตร์ และที่ดอยเชียงดาว 25 เฮกแตร์ (Carpenter, 1967; Chiver, 1974; Ellefson, 1974 อ้างโดย Gittins and Raemaeker, 1980)

### พฤติกรรมการกินอาหารของชะนี

เนื่องจากชะนีมีลักษณะเด่นคือ มีแขนยาวและมือยาวเรียว นิ้วหัวแม่มือแยกออกจากนิ้วอื่น เป็นง่ามลึกลงในฝ่ามือทำให้มือมีลักษณะเรียวและแคบ สามารถใช้ในการจับหรือกำได้แน่นเหมือนตะขอเกี่ยว (บำรุง, 2526) รวมทั้งข้อต่อของรยางค์หน้าที่มีความยืดหยุ่นสูง ทำให้ชะนีสามารถเคลื่อนไหวที่โดยการห้อยโหน (brachiation) อยู่บนต้นไม้สูงในชั้นเหนือเรือนยอด (above canopy)

ของป่า และเมื่อหนึ่กษะนี้สามารถกระโดดหรือแกว่งตัวไปได้ไกลกว่า 10 เมตร ซึ่งแตกต่างจากลิง และค้างที่เคลื่อนที่โดยใช้ขาวิ่งและกระโดดจากกิ่งหนึ่งไปยังกิ่งอื่นๆ ทำให้ลิงและค้างสามารถอาศัยอยู่ในชั้นเรือนยอดและชั้นกลางของป่าเท่านั้น เชื่อว่าลักษณะทางสัณฐานวิทยาของชะนีที่แตกต่างจากสัตว์อื่น ๆ นี้ เป็นวิวัฒนาการมาเพื่อกินผลไม้ที่อยู่ปลายกิ่งของต้นไม้สูงๆ อย่างมีประสิทธิภาพ (วรเวณ, 2524; Carpenter, 1967; Chivers, 1980) การที่ชะนีอาศัยอยู่บนชั้นเหนือเรือนยอดและกินผลไม้จากต้นไม้ที่อยู่สูงๆ จะช่วยในการแพร่กระจายเมล็ดของต้นไม้สูงๆ เหล่านี้

จากการศึกษาพฤติกรรมกรรมการกินอาหารในรอบปีของชะนีมือขาวในธรรมชาติที่กัวลาแลมเปอ์ เขาใหญ่ และแม่ฮ่องสอน พบว่าอาหารของชะนีมือขาวประกอบด้วย ผลไม้ ใบไม้และ แมลง โดยมีสัดส่วนของการกินผลไม้มากที่สุด (สุพัชรินทร์, 2544; Gittins and Raemaeker, 1980; Kanwatanakid, 2000) ดังนั้นจึงจัดชะนีเป็นสัตว์กินผลไม้ หรือ frugivore ซึ่งชะนีมือขาวจัดว่าเป็นผู้แพร่กระจายเมล็ดที่สำคัญ ทั้งนี้จากการศึกษาของ Whittington (1990) พบว่าในระยะเวลาเพียง 3 เดือน ชะนีมือขาว 1 ครอบครัว สามารถแพร่กระจายเมล็ดได้ถึง 72,000 เมล็ด และเมล็ดที่ผ่านทางเดินอาหารของชะนีจะมีอัตราการงอกมากกว่าเมล็ดที่ไม่ผ่านทางเดินอาหารของชะนี รวมถึงต้นกล้าของเงาะป่า (*Nephelium melliferum*) ที่ถูกแพร่กระจายโดยชะนีมือขาวจะมีอัตราการงอกและการรอดตายในธรรมชาติสูงกว่าที่ไม่ได้ถูกแพร่กระจายโดยชะนี (Vimuktayon, 2001) และจากการเปรียบเทียบอัตราการงอกของเมล็ดจากผลไม้ที่ถูกกินโดยชะนี ลิงและค้าง พบว่าเมล็ดที่ผ่านทางเดินอาหารของชะนีจะมีอัตราการงอกมากที่สุด รองลงไปคือลิงและเมล็ดที่ผ่านทางเดินอาหารของค้างพบว่ามีอัตราการงอกน้อยมาก (Chivers, 1980)

### ปัจจัยที่มีผลต่อการเลือกอาหารของชะนีมือขาว

จากการศึกษาของ Gittins และ Raemaeker (1980) พบว่า ชะนีมือขาว กินผลของต้นไม้ในสกุล *Ficus* ถึง 40% ผลไม้อื่นๆ 9% ดอกไม้ 13% และใบไม้อ่อน 3% ส่วนชะนีดำใหญ่ กินผลของต้นไม้ในสกุล *Ficus* 39% ผลไม้อื่นๆ 10% ดอกไม้ 10% และใบไม้อ่อน 2% สำหรับช่วงเวลาในการกินอาหารทั้งของชะนีมังกู ชะนีดำใหญ่ ชะนีมือดำ และชะนีมือขาว พบว่ามีสูงตลอดวันตั้งแต่ 07.00 น.-16.00 น. (Gittins and Raemaeker, 1980; Srikosamatara, 1980) ส่วนการศึกษาลักษณะของผลไม้ที่เป็นอาหารของชะนีมือขาวในอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ โดย Kanwatanakit (2000) พบว่าชะนีจะมีวิวัฒนาการร่วมกันมากกับกลุ่มอาหารที่มีลักษณะเฉพาะ โดยชะนีจะเลือกกินผลไม้สกุลลักษณะผลไม้ที่มีปริมาณน้ำมาก และมีสีสด เช่น สีเหลือง แดง ม่วง และส้ม นอกจากนั้นยังพบว่าผลไม้ที่ชะนีเลือกกินมักมีเมล็ด 1 เมล็ด และเป็นเมล็ดแข็ง (well-protected seed) จากการเปรียบเทียบพืชอาหารของชะนีมือขาวจากอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ (Kanwatanakit, 2000)

และจากกัวลาลัมเปอร์ (Chivers, 1980) รวม 120 ชนิด พบว่าไม่มีพืชอาหารชนิดที่ซ้ำกันเลย และเมื่อนำมาเปรียบเทียบกับพรรณไม้ที่เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าโตงาข้างพบว่า มีชนิดที่ตรงกันเพียง 17 ชนิดเท่านั้น โดยตรงกับที่เขายใหญ่ 10 ชนิด และกัวลาลัมเปอร์ 7 ชนิด

### โจทย์ของการวิจัย

ในพื้นที่อาศัยของชะนีมือขาว 1 ครอบครัว ในรอบ 1 ปี มีผลไม้แบบผลสด (fleshy fruits) ชนิดใด มีสัตว์กินผลไม้ชนิดใดเข้ามาใช้แหล่งอาหารร่วมกัน และสัตว์เหล่านี้มีการเลือกอาหารอย่างไร

### สมมุติฐาน

1. พรรณไม้ในบริเวณนี้น่าจะสร้างผลไม้แบบผลสดซึ่งเป็นแหล่งอาหารของสัตว์ตลอดปี โดยในฤดูกาลที่มีต้นไม้สร้างผลแบบผลสดมาก จะมีความสัมพันธ์กับชนิดและจำนวนของสัตว์กินผลไม้ที่เข้ามาในพื้นที่มากขึ้นกว่าในฤดูกาลที่มีต้นไม้ชนิดที่สร้างผลแบบผลสดน้อย (lean period) แต่ต้นไม้ที่สร้างผลในฤดูกาลที่ผลไม้ขาดแคลน จะเป็นแหล่งอาหารสำคัญของสัตว์กินผลไม้ที่อาศัยอยู่ในพื้นที่เดิมตลอดปี
2. ในการศึกษาการเลือกกินผลไม้ น่าจะพบว่าสัตว์ในกลุ่มเดียวกันจะเลือกกินผลไม้ที่มีลักษณะสี ความหนาของเปลือก ขนาดผล และขนาดเมล็ด ที่ใกล้เคียงกัน และมีชนิดอาหารที่ซ้อนทับกัน มากกว่าสัตว์ที่ต่างกลุ่มกัน

### แนวทางพิสูจน์สมมุติฐาน

เพื่อศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างการเปลี่ยนแปลงสีพลักษณ์ของพืชและสัตว์ที่เข้ามากินผลไม้ตามฤดูกาล โดยศึกษาปัจจัยทางกายภาพที่คาดว่าจะมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงสีพลักษณ์ เช่น ปริมาณน้ำฝนและอุณหภูมิ ควบคู่กับการติดตามสีพลักษณ์ของพรรณพืชในพื้นที่ศึกษาโดยเน้นที่ช่วงเวลาซึ่งต้นไม้ให้ผลสุก และศึกษาจำนวนชนิดสัตว์ที่เข้ามากินผลไม้เหล่านี้ ตลอดระยะเวลา 1 ปี

เพื่อศึกษาการเลือกอาหารของสัตว์กินผลไม้ และการซ้อนทับกันของชนิดผลไม้ที่สัตว์เลือกกินตามฤดูกาล โดยศึกษารายละเอียดลักษณะผลไม้ที่น่าจะส่งผลต่อความสามารถในการกินของสัตว์แต่ละชนิด โดยลักษณะเหล่านี้ได้แก่ สีผลไม้สุกซึ่งจะส่งผลต่อการค้นพบแหล่งอาหาร ขนาด

ผลและความหนาของเปลือกซึ่งจะเกี่ยวข้องกับสัณฐานวิทยาของปากและจะส่งผลต่อการกัดกินผลไม้ และขนาดเมล็ดซึ่งน่าจะมีผลต่อการกลืนของสัตว์ รวมทั้งศึกษาพฤติกรรมการกินอาหารของสัตว์ที่พบ ทั้งนี้ในการศึกษาลักษณะผลไม้จะต้องเปรียบเทียบกับวิธีการกินผลไม้ของสัตว์แต่ละชนิด เพื่ออธิบายผลการกินอาหารที่ซับซ้อนทับกันในชุมชนของสัตว์กินผลไม้

### วัตถุประสงค์

1. เพื่อศึกษาช่วงเวลาในการออกผลของต้นไม้ที่สร้างผลแบบผลสด ในเขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าไถนงาช้าง
2. เพื่อศึกษาชนิด และพฤติกรรมการเลือกกินอาหารของสัตว์กินผลไม้ที่เข้ามาใช้ประโยชน์จากแหล่งอาหารร่วมกัน