

## 1. บทนำ

ปลาเป็นสิ่งมีชีวิตที่ว่ายน้ำเป็นอิสระ และเป็นส่วนประกอบหนึ่งในระบบนิเวศน้ำจืดโดยทำหน้าที่ถ่ายทอดพลังงานภายในห่วงโซ่อาหาร และเป็นตัวแทนของผู้บริโภคประเภทต่างๆ ทั้งกินพืช กินสัตว์ กินทั้งพืชและสัตว์ และกินซาก (สุภาพ, 2529: ฉำรงค์, 2533: สุภาพร, 2542) เนื่องจากลักษณะการกินอาหารของปลาแต่ละชนิดจะแปรผันตามถิ่นที่อยู่อาศัย ฤดูกาล ความซุกซุ่มของอาหาร อายุ และขนาดของปลา (Esteves, 1996: Xie *et al.*, 2000) และปฏิสัมพันธ์ของกลุ่มประชากรปลาที่อาศัยอยู่ร่วมกันทำให้ลักษณะการกินอาหารของสังคมปลาในแหล่งน้ำแต่ละแห่งมีความแตกต่างกัน โดยความสัมพันธ์ในการกินอาหารของกลุ่มประชากรปลาที่อาศัยอยู่ร่วมกันสามารถบ่งชี้ถึงชนิด และปริมาณอาหารธรรมชาติที่มีอยู่ในแหล่งน้ำซึ่งจะแสดงให้เห็นถึงความอุดมสมบูรณ์ของแหล่งน้ำได้ (Gysel *et al.*, 1997) เพราะปลาที่อาศัยอยู่ในแหล่งน้ำจะมีความสัมพันธ์ใกล้ชิดโดยตรงกับแหล่งน้ำนั้น ถ้าแหล่งน้ำนั้นเกิดการเปลี่ยนแปลงอย่างใดอย่างหนึ่งซึ่งส่งผลกระทบต่อ การผันแปรของชนิดและปริมาณอาหารในธรรมชาติ ทำให้พฤติกรรมการกินอาหารของสังคมปลาเปลี่ยนแปลงไปจากเดิม (Pusey and Bradshaw, 1996) โดยอาจมีการกินอาหารที่เหมือนกันหรือกินอาหารที่มีความจำเพาะเจาะจงมากขึ้น หากปลามีการซ้อนทับกันของแหล่งอาหารมาก ซึ่งอาจเกิดขึ้นภายในกลุ่มประชากรปลาชนิดเดียวกันหรือระหว่างกลุ่มปลาต่างชนิดกัน แสดงว่าแหล่งน้ำนั้นอาจมีชนิดอาหารในธรรมชาติอยู่มาก (Esteves and Galetti, 1995) แต่หากปลามีความจำเพาะกับอาหารชนิดใดชนิดหนึ่งมากขึ้น แสดงว่าในขณะนั้นแหล่งน้ำนั้นอาจมีชนิดอาหารในธรรมชาติอยู่น้อย (Gray and Boltz, 1997) ปลาจึงจำเป็นต้องจัดสรรทรัพยากรเพื่อการดำรงชีวิตให้อยู่รอดต่อไป ดังนั้นข้อมูลที่ได้จากการศึกษาองค์ประกอบอาหารในกระเพาะอาหาร การแก่งแย่งอาหารของปลา และการผันแปรตามฤดูกาลของอาหารในธรรมชาติสามารถนำไปใช้ประกอบการพิจารณามาตรการจัดการแหล่งน้ำร่วมกับข้อมูลทางกายภาพ และทางเคมีของแหล่งน้ำได้อย่างมีประสิทธิภาพมากยิ่งขึ้น

หนองทะเลสองห้องเป็นแหล่งน้ำธรรมชาติที่ตั้งอยู่ในเขตอำเภอห้วยยอด จังหวัดตรัง ลักษณะทางธรณีวิทยาของหนองน้ำแห่งนี้เกิดจากยุบพังลงของโพรงหรือถ้ำหินปูนขนาดใหญ่ใต้ผิวดินเนื่องจากถูกกระแสน้ำใต้ดินกัดเซาะให้เพดานโพรงหिनค้อย ๆ บางลงจนไม่สามารถรับน้ำหนักข้างบนไว้ได้ เพดานโพรงหिनจึงยุบพังลงเป็นแอ่งขนาดใหญ่สองแอ่ง มีขนาดกว้างประมาณ 500-650 เมตร (สำนักงานคณะกรรมการวิจัยแห่งชาติ, 2538) แอ่งทั้งสองเชื่อมต่อกันด้วยช่องแคบ ๆ เป็นลักษณะสองห้องตามแนวระบายน้ำใต้ดิน สภาพแวดล้อมทั่วไปของหนองทะเลสองห้องเป็นแหล่งน้ำถาวร มีน้ำท่วมขังตลอดทั้งปี สภาพโดยรอบมีลักษณะเป็นเนินเขา อยู่สูงจากระดับน้ำทะเล

ประมาณ 70-100 เมตร มีพีซีขึ้นอยู่ประปรายตามแนวตลิ่ง หนองทะเลสองห้องได้รับน้ำโดยตรงจาก สันปันน้ำของเนินเขาโดยรอบ มีลำน้ำเชื่อมต่อกับแหล่งน้ำแห่งนี้กับแหล่งน้ำธรรมชาติอื่น ๆ น้อยมาก จากการสำรวจเบื้องต้นพบว่ามีปลาที่อาศัยอยู่ร่วมกันหลายชนิด เช่น ปลาชิวหางกรรไกร ปลากระดี่ ปลานิล ปลาตะเพียนขาว ปลาสลาด ปลาเสือสุมาตรา และปลาหมอช้างเหยียบ ฯลฯ

หนองทะเลสองห้องเป็นแหล่งน้ำระบบปิดมีปัจจัยจากภายนอกเข้ามากระทบน้อยมาก ปัจจัยที่ควบคุมปริมาณน้ำมีเพียงน้ำฝนและน้ำใต้ดินเท่านั้น ทำให้แหล่งน้ำนี้เหมาะสมที่จะศึกษา เกี่ยวกับความสัมพันธ์ของกลุ่มประชากรปลาแต่ละชนิดที่อาศัยอยู่ร่วมกันในเชิงการดำรงชีวิต และการกินอาหารประกอบกับยังไม่เคยปรากฏรายงานทางวิชาการใด ๆ เกี่ยวกับการศึกษาทางด้าน นิเวศวิทยาและชีววิทยาของปลาในแหล่งน้ำธรรมชาติที่เกิดจากการยุบตัวของโพรงหินปูน การศึกษาครั้งนี้จะเน้นการศึกษาเกี่ยวกับชนิดและปริมาณของอาหารในธรรมชาติ พร้อมทั้งเปรียบเทียบ กับความสัมพันธ์ของอาหารที่พบในกระเพาะอาหารของปลาและความผันแปรในการกินอาหาร ตลอดจนการแก่งแย่งอาหารระหว่างปลาแต่ละชนิด

### วัตถุประสงค์

1. ศึกษาชนิดและการผันแปรของอาหารธรรมชาติที่มีในพื้นที่สำรวจ
2. ศึกษาหาความสัมพันธ์ของอาหารที่พบในกระเพาะอาหารของปลากับอาหารในธรรมชาติ
3. ศึกษาความเหมือนหรือต่างกันในการกินอาหารและการแก่งแย่งอาหารระหว่างปลาแต่ละชนิด เพื่อนำไปสู่การเขียนสไลด์อาหาร

## การตรวจเอกสาร

### การกินอาหารของปลา

ปลาแต่ละชนิดมีพฤติกรรมการกินอาหารที่ต่างกันอย่างชัดเจนขึ้นอยู่กับลักษณะทางสัณฐานวิทยาของปลาแต่ละชนิด เช่น ตำแหน่งของปาก ความกว้างของช่องปาก ลักษณะฟัน ความกว้างยาวของซี่กรองเหงือก รูปร่างของกระเพาะอาหาร ความยาวของทางเดินอาหาร และลักษณะความกว้างยาวของครีบซึ่งช่วยในการว่ายน้ำและเคลื่อนไหว สิ่งเหล่านี้เป็นตัวกำหนดพฤติกรรมการกินอาหาร ซึ่งจัดเป็นการคัดเลือกทางธรรมชาติของสิ่งมีชีวิต ทำให้ปลามีพฤติกรรม และนิสัยการกินอาหารที่ต่างกันอย่างชัดเจนและการเลือกชนิดก็แตกต่างกันไปด้วย (วิมล, 2540) ซึ่งสามารถแบ่งกลุ่มปลาได้ดังนี้

#### 1. แบ่งกลุ่มตามนิสัยการกินอาหาร (feeding habit) (วิมล, 2540; Lagler *et al.*, 1977)

- ปลาล่าเหยื่อ (predator) คือ ปลาที่ล่าเหยื่อ และกินสัตว์ด้วยกันเป็นอาหาร
- ปลาแทะเล็ม (grazer) คือ ปลาที่กัดกินและแทะเล็ม เป็นปลาที่อาศัยอยู่ตามพื้นน้ำ
- ปลากรองอาหารกิน (strainer) คือ ปลาที่กรองกินอาหารโดยใช้ซี่กรองเหงือก (gill raker) สำหรับกรองแพลงก์ตอน และคัดเลือกขนาดของอาหาร
- ปลาดูดกิน (sucker) คือ ปลาที่ใช้ปากที่มีลักษณะพิเศษดูดหากินตามพื้นน้ำ
- ปลาตัวเบียน (parasite) คือ ปลาซึ่งเกาะติดและดูดกินของเหลวจากปลาอื่น โดยการใช้ฟันเจาะให้เป็นรู แล้วดูดสารอาหารจากร่างกายของเหยื่อ

#### 2. แบ่งตามชนิดของอาหาร (วิมล, 2540)

- ปลากินพืช (herbivorous fish) คือ ปลาที่กินพืชเป็นอาหาร
- ปลากินสัตว์ (carnivorous fish) คือ ปลาที่กินสัตว์เป็นอาหาร
- ปลาที่กินทั้งพืชและสัตว์ (omnivorous fish) คือ ปลาที่กินอาหารทุกชนิดทั้งพืชและสัตว์ หรืออาจจะกินสลับกันแล้วแต่ชนิดของอาหารที่พบ
- ปลากินซาก (scavenger) คือ ปลาที่กินเศษซากเน่าเปื่อยตามพื้นน้ำเป็นอาหาร
- ปลากินแพลงก์ตอน (planktivorous fish) คือ ปลาที่กรองแพลงก์ตอนเป็นอาหาร
- ปลาปรสิต (parasitic fish) คือ ปลาที่ดูดกินของเหลวจากสิ่งมีชีวิตอื่น

## ปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อการกินอาหารของปลา

### 1. ฤดูกาล (Seasonal)

จากการศึกษาของนักวิทยาศาสตร์หลายท่านที่ศึกษาเกี่ยวกับการกินอาหารของปลาในหลาย ๆ ภูมิภาคได้ชี้ให้เห็นถึงพฤติกรรมการกินของปลาที่เปลี่ยนแปลงไปตามสภาพแวดล้อมและฤดูกาลที่ผันแปรไป โดย Xie *et al.* (2000) ได้ศึกษาถึงอิทธิพลของฤดูกาลต่อนิเวศวิทยาการกินอาหารของปลาน้ำจืด 3 ชนิดในทะเลสาบ Biandantang ประเทศสาธารณรัฐประชาชนจีน รายงานว่าองค์ประกอบอาหารในกระเพาะอาหารของปลาที่เปลี่ยนแปลงไปตามฤดูกาลสะท้อนให้เห็นถึงแหล่งอาหารในธรรมชาติที่เปลี่ยนแปลงไปตามฤดูกาลเช่นกัน โดยองค์ประกอบอาหารที่สำคัญของปลาทั้ง 3 ชนิดในช่วงฤดูฝน และฤดูใบไม้ผลิ คือตัวอ่อนแมลงน้ำในกลุ่ม Chironomid แต่ในฤดูใบไม้ร่วงเป็นอาหารจำพวกแพลงก์ตอนสัตว์ในกลุ่ม Copepod ซึ่งสอดคล้องกับความชุกชุมของแหล่งอาหารในธรรมชาติในฤดูกาลต่างๆ เช่นเดียวกับการศึกษาของ Esteves (1996) เกี่ยวกับนิเวศวิทยาการกินอาหารของปลาน้ำจืด 3 ชนิดในครอบครัว Characidae และ Tetragonopteridae ในทะเลสาบ infernao ประเทศบราซิล พบว่าการผันแปรของฤดูกาลมีผลต่อแหล่งอาหารของปลาทั้ง 3 ชนิด ทั้งในเชิงปริมาณและคุณภาพ โดยปัจจัยสภาวะแวดล้อมเช่น กระแสลม ปริมาณน้ำฝน และระดับน้ำภายในทะเลสาบมีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงทั้งชนิดและจำนวนของอาหารในธรรมชาติ ซึ่งชักนำให้ปลาทั้ง 3 ชนิดเปลี่ยนมากินชนิดอาหารที่มีความชุกชุมมากในช่วงเวลาดังกล่าว Mookerji *et al.* (1998) ได้ศึกษาเกี่ยวกับอิทธิพลของฤดูกาลต่อการเลือกกินอาหารของปลาในสกุล *Coregonus* sp. ในทะเลสาบ Lucerne ประเทศสวิตเซอร์แลนด์ พบว่าฤดูกาลที่เปลี่ยนแปลงไปจะมีผลต่อความผันแปรของชนิดและปริมาณอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ในแหล่งอาศัย โดยปัจจัยสภาพแวดล้อมเนื่องจาก แสง และอุณหภูมิ จะมีอิทธิพลต่อการผันแปรของชนิดและปริมาณอาหารในธรรมชาติ รวมทั้งพฤติกรรมการล่า และการเลือกกินอาหารของปลา ซึ่งส่งผลต่อนิสัยการกินอาหารของปลา Whitefish ที่เปลี่ยนแปลงไปอย่างมาก เช่นเดียวกับ Horppila *et al.* (2000) ที่ศึกษาถึงการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลที่มีผลต่อปริมาณอาหารและความชุกชุมของปลา Perch และปลา Roach ที่อาศัยอยู่ในบริเวณชายฝั่ง และบริเวณผิวน้ำ ในทะเลสาบ Vesijarvi ประเทศฟินแลนด์ พบว่าฤดูกาลเปลี่ยนแปลงไป จะส่งผลให้ชนิดและปริมาณอาหารในธรรมชาติลดลงจำนวนลงปลาทั้ง 2 ชนิดจึงต้องมีการปรับตัวเพื่อใช้แหล่งอาศัยร่วมกันแต่ยังคงเลือกกินอาหารต่างชนิดกันเพื่อมีชีวิตรอดและอาศัยอยู่ร่วมกันได้ Pusey and Bradshaw (1996) ได้ศึกษาการกินอาหารและการซ้อนทับกันของแหล่งอาหาร (overlap) ของปลาน้ำจืด 6 ชนิด ทางตะวันตกเฉียงใต้ของประเทศออสเตรเลีย พบว่าปลาจะมีการเปลี่ยนแปลงชนิดของอาหารที่กินอยู่เดิมมากินอาหารที่มี

ลักษณะจำเพาะขึ้น เป็นผลเนื่องมาจากมีการแก่งแย่งอาหารและการซ้อนทับกันของแหล่งอาหาร ทั้งนี้ฤดูกาลที่เปลี่ยนแปลงไปจะชักนำไปสู่การลดการแก่งแย่งอาหารกันระหว่างปลาแต่ละชนิด

จากการศึกษาข้างต้นแสดงให้เห็นว่าการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลมีอิทธิพลต่อการผันแปรทั้งชนิดและปริมาณอาหารในธรรมชาติ ซึ่งส่งผลต่อพฤติกรรมการกินอาหารของประชากรปลาในแหล่งน้ำด้วย เมื่อพิจารณาหนองทะเลสองห้องซึ่งเป็นแหล่งน้ำระบบปิด มีน้ำท่วมขังตลอดทั้งปี ในฤดูฝนได้รับอิทธิพลจากลมมรสุมตะวันตกเฉียงเหนือ ส่วนในฤดูแล้งได้รับอิทธิพลจากลมมรสุมตะวันออกเฉียงเหนือ การผันแปรอันเนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลอาจส่งผลต่อแหล่งอาหารของปลาที่อาศัยในแหล่งน้ำ ทั้งในเชิงปริมาณและคุณภาพ โดยปัจจัยสถานะแวดล้อมเช่น ปริมาณน้ำฝน ระดับน้ำภายในทะเลสาบ รวมทั้งปัจจัยทางกายภาพ และปริมาณธาตุอาหารในทะเลสาบอาจจะมีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงทั้งชนิดและจำนวนของอาหารในธรรมชาติ

## 2. แหล่งที่อยู่อาศัย (Habitat)

สภาพแวดล้อมของแหล่งอาศัยที่แปรเปลี่ยนไปเนื่องจากปรากฏการณ์ทางธรรมชาติก็มีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงชนิดและปริมาณอาหารของประชากรปลาที่มีอยู่เดิมในแหล่งอาศัย ซึ่งจะมีผลต่อการกินอาหาร การเจริญเติบโตและการมีชีวิตรอดของปลาบางชนิด (Piet , 1998) จากการศึกษาของ Jellyman (1989) เกี่ยวกับองค์ประกอบอาหารของปลาไหล (*Anguilla* spp.) 2 ชนิดในทะเลสาบ Pounui ประเทศนิวซีแลนด์ พบว่าปลาทั้ง 2 ชนิดแม้จะอาศัยอยู่ในแหล่งอาศัยเดียวกันแต่จะเลือกกินอาหารที่แตกต่างกัน และในปลาชนิดเดียวกันแต่อาศัยอยู่ในแหล่งอาศัยที่ต่างกันยังคงกินอาหารที่คล้ายคลึงกันอยู่ Joergensen and Klemetsen (1995) ได้ศึกษาอุปนิสัยการกินอาหารของปลา Stickleback และปลา Char ที่อาศัยอยู่ร่วมกันในเขต Litteral zone ของทะเลสาบ Takvatn พบว่าปลาทั้งสองชนิดมีนิสัยการกินอาหารแตกต่างกัน โดยปลา Stickleback จะกินพวกสัตว์หน้าดินแต่ปลา Char จะกินอาหารชนิดอื่นที่บริเวณผิวน้ำ Gysel *et al.* (1997) ได้ศึกษาถึงความสัมพันธ์ของแหล่งที่อยู่และอาหารของปลาน้ำจืด (*Xenotilapia* sp.) 4 ชนิด ทางตอนเหนือของทะเลสาบ Tanganyika ประเทศเบอรูนดี พบว่าปลาทั้ง 4 ชนิดมีการกินอาหารที่หลากหลาย มีขอบเขตในการกินอาหารกว้าง (niche breadth) แต่สามารถอยู่ร่วมกันได้โดยปราศจากการแข่งขัน เนื่องจากอาศัยอยู่ในแหล่งอาศัยที่ระดับความลึกแตกต่างกัน ทำให้ลดการแข่งขันที่อาจเกิดขึ้นรุนแรงลงได้

การเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมของแหล่งอาศัยดังกล่าว สามารถเปลี่ยนแปลงพฤติกรรมการกินอาหารของกลุ่มประชากรปลาที่อาศัยอยู่ในบริเวณเดียวกันได้ โดยการเปลี่ยนไปเลือกกินอาหารชนิดหรือขนาดที่แตกต่างกันเพื่อการมีชีวิตรอดในธรรมชาติ เช่นเดียวกับประชากรปลาใน

หนองทะเลสองห้อง ซึ่งอาจได้รับผลกระทบจากปรากฏการณ์ดังกล่าวและอาจแสดงรูปแบบการกินอาหารที่แตกต่างกันออกไป

### 3. การแก่งแย่งแข่งขันและการจัดสรรทรัพยากร (Competition and Resource partitioning)

ปลาหลาย ๆ ชนิดที่อาศัยอยู่ร่วมกันในสถานที่เดียวกัน ระยะเวลาเดียวกันและมีการใช้ทรัพยากรที่คล้ายคลึงกันในการดำรงชีวิตอาจทำให้เกิดการแก่งแย่งอาหาร จึงจำเป็นต้องมีการจัดสรรทรัพยากรทั้งพื้นที่อาศัย แหล่งอาหาร และแหล่งสืบพันธุ์ โดยปลาบางชนิดที่มีความสามารถในการปรับตัวใช้ทรัพยากรที่แตกต่างกันเท่านั้นที่สามารถดำรงชีวิตอยู่ต่อไปได้ดังเช่นกรณีศึกษาของ Kangur *et al.* (1999) ได้ศึกษาเปรียบเทียบการกินอาหารของปลา 3 ชนิดได้แก่ Eel, Bream และ Ruffe ในทะเลสาบ Vortsjarv ประเทศสาธารณรัฐเอสโตเนีย พบว่าปลาทั้ง 3 ชนิดเลือกกินอาหารชนิดเดียวกันคือ ตัวอ่อนแมลงน้ำในกลุ่ม Chironomid ซึ่งมีอยู่มากในธรรมชาติในช่วงเวลานั้น ทำให้เกิดแนวโน้มการแก่งแย่งอาหารเกิดขึ้น แต่ปลาทั้ง 3 ชนิดมีการจัดสรรทรัพยากรสำหรับอาหารชนิดดังกล่าว โดยเลือกกินตัวอ่อนแมลงน้ำในระยะเติบโตที่แตกต่างกัน เพื่อลดความรุนแรงของการแก่งแย่งแข่งขัน แม้ว่าจะมีการซ้อนทับกันของแหล่งอาหารของปลาทั้ง 3 ชนิด แต่เมื่อชนิดอาหารที่มีอยู่มากในธรรมชาติเปลี่ยนแปลงไป มีเพียงปลา Ruffe เท่านั้นที่สามารถปรับตัวมากินอาหารชนิดอื่นได้ มันจึงประสบความสำเร็จในการมีชีวิตรอด และเพิ่มจำนวนมากขึ้นได้ Persson (1997) ศึกษาถึงการแข่งขัน การล่า และปัจจัยสภาพแวดล้อมที่มีผลต่อโครงสร้างประชากรปลา พบว่าปัจจัยทางชีวภาพจากการแข่งขัน และการล่ามีอิทธิพลต่อโครงสร้างประชากรปลามากกว่าปัจจัยทางกายภาพจากการผันแปรของสภาพแวดล้อม แต่อย่างไรก็ตามปัจจัยทางกายภาพก็ยังส่งผลกระทบต่อโครงสร้างประชากรปลาเช่นกัน โดยปัจจัยสภาพแวดล้อมจะส่งผลกระทบต่อความหนาแน่นของกลุ่มประชากรปลาชนิดใดชนิดหนึ่ง ซึ่งจะมีผลต่อการเพิ่มหรือลดอัตราการแก่งแย่งแข่งขันระหว่างกลุ่มปลาชนิดอื่นๆ

อย่างไรก็ตามมีการศึกษามากมายที่แสดงให้เห็นว่าปลาหลายชนิดที่ใช้ทรัพยากรในการดำรงชีวิตที่คล้ายคลึงกันสามารถดำรงชีวิตอยู่ร่วมกันได้โดยปราศจากการแข่งขัน ทั้งนี้เนื่องจากปลาแต่ละชนิดมีการปรับตัวเปลี่ยนแปลงพฤติกรรมกินอาหาร เพื่อให้สามารถดำรงชีวิตรอดและแพร่ขยายพันธุ์ได้ในธรรมชาติแม้ในสภาพแวดล้อมที่ผันแปรและไม่เหมาะสม ดังเช่นกรณีศึกษาของ Piet and Guruge (1997) ศึกษาความผันแปรในการกินอาหาร และการกระจายในแนวตั้งของปลาที่อาศัยอยู่ด้วยกัน 10 ชนิด บริเวณอ่างเก็บน้ำ Tissawewa ประเทศศรีลังกา พบว่าการจัดสรรทรัพยากรเป็นกลไกที่สำคัญที่ทำให้สิ่งมีชีวิตอาศัยอยู่ร่วมกันได้ โดยปลาที่อาศัยอยู่ร่วมกันเหล่านี้มีการจัดสรรทรัพยากรทั้งชนิดของอาหาร แหล่งอาหาร และช่วงเวลากินอาหารในแนวตั้งของแหล่งน้ำ

โดยการกระจายของประชากรปลาเหล่านี้ประกอบไปด้วยพวกกินอาหารบริเวณผิวน้ำดิน พวกกินอาหารบริเวณกลางน้ำ และพวกที่กินอาหารบริเวณผิวน้ำ ทั้งนี้เพื่อหลีกเลี่ยงการแข่งขันในการกินอาหารของปลาแต่ละชนิด ซึ่งมีนิสัย และพฤติกรรมการกินอาหารแตกต่างกัน Gray and Boltz (1997) ทำการศึกษาเกี่ยวกับ การจัดสรรแหล่งอาหารของปลาน้ำจืด Darter 9 ชนิด ในรัฐเพนซิลวาเนีย ประเทศสหรัฐอเมริกา พบว่ากลุ่มปลา Darter เป็นพวกกินตัวอ่อนแมลงน้ำเป็นอาหาร ดังนั้นจึงส่งผลกระทบต่อแหล่งอาหารที่สามารถนำมาใช้ประโยชน์ได้ของปลาในฤดูกาลต่างๆ โดยปลาจะจัดสรรทรัพยากรเหล่านี้ได้อย่างเหมาะสมแม้ในฤดูกาลที่แหล่งอาหารเหล่านี้มีอยู่น้อย ระดับความรุนแรงของการแข่งขันและการซัดสับกันของแหล่งอาหารก็ยังคงอยู่ในระดับต่ำ เช่นเดียวกับในฤดูกาลที่ปริมาณอาหารในธรรมชาติมีอยู่มาก ปลาก็ยังคงเลือกกินอาหารที่มีอยู่มากในขนาดที่แตกต่างกัน เนื่องจากมีการจัดสรรซึ่งกันและกัน Schut and Kertmulder (1984) ได้ศึกษาพฤติกรรมการกินอาหารของประชากรปลาน้ำจืด Barbus 8 ชนิด ในประเทศศรีลังกา จากองค์ประกอบอาหารที่พบในกระเพาะอาหาร พบว่าปลาสามารถอยู่ร่วมกันในพื้นที่เดียวกันได้ โดยมีการจัดสรรแหล่งที่อยู่และแหล่งอาหารในกลุ่มปลาแต่ละชนิด เช่นเดียวกับ Stauffer *et al.* (1996) ศึกษาถึงความสัมพันธ์ในการกินอาหารโดยปราศจากการแก่งแย่งแข่งขันของปลาน้ำจืด 3 ชนิด ในทะเลสาบ Malawi ประเทศแอฟริกา พบว่า ปลาทั้ง 3 ชนิดถึงแม้จะอาศัยอยู่ในแหล่งอาศัยบริเวณเดียวกันของแหล่งน้ำ และเลือกกินอาหารที่คล้ายคลึงกันก็ตาม แต่ไม่พบว่ามีแก่งแย่งแข่งขันเกิดขึ้นระหว่างปลาทั้ง 3 ชนิด เนื่องจากสามารถจัดสรรทรัพยากร โดยเลือกกินอาหารที่มีขนาดแตกต่างกัน จึงสามารถดำรงชีวิตอยู่ร่วมกันในบริเวณเดียวกันและใช้ทรัพยากรร่วมกันได้ Specziar *et al.* (1997) ศึกษาการกินอาหารและการเจริญเติบโตของปลาในกลุ่ม Cyprinids ในบริเวณแนวฝั่งทะเลสาบ Balaton พบว่าปลาชนิดต่างๆในกลุ่มดังกล่าวมีการจัดสรรแบ่งแยกทรัพยากรทั้งชนิดและแหล่งอาหาร เนื่องจากพฤติกรรม และนิสัยการกินอาหารที่แตกต่างกัน ทำให้ปลาแต่ละชนิดในกลุ่มนี้ยังสามารถเจริญเติบโตได้อย่างรวดเร็ว แม้อาศัยอยู่ในบริเวณเดียวกันก็ตาม

การแก่งแย่งอาหารภายในกลุ่มประชากรปลาชนิดเดียวกัน และการแก่งแย่งอาหารระหว่างกลุ่มประชากรปลาต่างชนิด (intraspecific and interspecific competition) เป็นปัจจัยที่สำคัญอีกปัจจัยหนึ่งที่ทำให้เกิดการจัดสรรทรัพยากร เมื่อขอบเขตในการกินอาหารขยายเพิ่มขึ้นการแก่งแย่งอาหารระหว่างกลุ่มประชากรปลาต่างชนิดเข้ามามีบทบาทที่สำคัญ ขณะที่การแก่งแย่งอาหารภายในกลุ่มประชากรปลาชนิดเดียวกันมีบทบาทลดลง ในขณะที่การแก่งแย่งอาหารระหว่างกลุ่มประชากรปลาต่างชนิดอยู่ในระดับต่ำ การเพิ่มจำนวนประชากรของปลามากขึ้นทำให้ปลาสามารถขยายขอบเขตในการกินอาหารเพื่อลดการแก่งแย่งอาหารภายในกลุ่มประชากรปลาชนิดเดียวกัน แต่เมื่อประชากรปลามีมากเกินไปในแหล่งน้ำการแก่งแย่งอาหารระหว่างกลุ่มประชากรปลาจะเพิ่มระดับ

สูงขึ้น และขอบเขตในการกินอาหารจะลดลง ด้วยเหตุนี้การแก่งแย่งอาหารภายในกลุ่มประชากรปลาชนิดเดียวกันจะเพิ่มระดับสูงขึ้น เพื่อเป็นการควบคุมจำนวนประชากรในแหล่งน้ำให้อยู่ในภาวะสมดุล Piet *et al.* (1999) ศึกษาการจัดสรรทรัพยากรของปลาในเขตร้อนเนื่องจากปัจจัยอาหาร แหล่งอาศัย และฤดูกาล ในบริเวณอ่างเก็บน้ำ Tissawewa ประเทศศรีลังกา พบว่าในกลุ่มปลาชนิดเดียวกันเมื่อเปลี่ยนพฤติกรรมไปกินอาหารขนาดต่างๆกันจะทำให้เกิดการแก่งแย่งแข่งขันภายในกลุ่มปลาชนิดเดียวกันเพียงเล็กน้อย แต่จะเพิ่มการแข่งขันระหว่างกลุ่มปลาต่างชนิดมากขึ้น โดยเฉพาะในกลุ่มปลาวัยอ่อนที่จะเจริญเป็นปลาเต็มวัย ซึ่งมีการเปลี่ยนแปลงขนาดร่างกาย การเปลี่ยนแปลงระยะการเจริญเติบโตของปลาส่งผลให้ปลาเปลี่ยนแปลงชนิดอาหารที่กิน โดยจะส่งผลกระทบต่อ การแก่งแย่งอาหารภายในกลุ่มประชากรปลาชนิดเดียวกัน และการแก่งแย่งอาหารระหว่างกลุ่มประชากรปลาต่างชนิด ซึ่งเป็นเหตุการณ์ปกติที่เกิดขึ้น แต่อย่างไรก็ตามการจัดสรรแหล่งอาศัย และแหล่งอาหารของปลาวัยอ่อนและปลาเต็มวัยจะช่วยลดการแก่งแย่งดังกล่าว Xie *et al.* (2000) กล่าวว่าฤดูกาลที่เปลี่ยนแปลงไปจะส่งผลกระทบต่อความรุนแรงในการแก่งแย่งแข่งขันในการกินอาหารของปลา ซึ่งจะนำไปสู่การจัดสรรทรัพยากรระหว่างกลุ่มปลาชนิดต่างๆ โดยในฤดูฝนซึ่งเป็นช่วงเวลา ที่อาหารในธรรมชาติมีความหลากหลายและมีความซุกซุ่มมาก ปลาจะใช้ทรัพยากรร่วมกันในพื้นที่เดียวกัน และแสดงแนวโน้มการซ้อนทับกันของแหล่งอาหารในระดับสูง แต่เมื่อเข้าสู่ฤดูแล้งและฤดูใบไม้ร่วง ซึ่งความซุกซุ่มและความหลากหลายของแหล่งอาหารในธรรมชาติลดลง ปลาจะแบ่งแยกแหล่งอาหารกันอย่างชัดเจน และแนวโน้มการซ้อนทับกันของแหล่งอาหารจะลดระดับต่ำลง และจากการศึกษาของ Esteves and Galetti (1995) เกี่ยวกับการจัดสรรทรัพยากรของปลาในกลุ่ม characid บริเวณ floodplain Lake, Parana River basin ในประเทศ บราซิล พบว่ามีการซ้อนทับกันของแหล่งอาหาร และเกิดการแก่งแย่งแข่งขันในการครอบครองทรัพยากรในอัตราที่สูงภายในกลุ่มปลาชนิดเดียวกัน ระหว่างปลาวัยอ่อน และปลาตัวเต็มวัยที่อาศัยอยู่ร่วมกันในแหล่งอาศัยเดียวกัน แต่ความรุนแรงในการแข่งขัน และจัดสรรทรัพยากรในกลุ่มปลาชนิดเดียวกันอาจลดลงได้จากการใช้ประโยชน์จากแหล่งทรัพยากรภายในแหล่งอาศัยที่แตกต่างกัน Persson and Hansson (1999) ศึกษาเกี่ยวกับการเปลี่ยนชนิดอาหาร เนื่องจากการแก่งแย่งแข่งขันของปลา ในทะเลสาบ Finjasjon ประเทศสวีเดน พบว่าอัตราการบริโภคของปลาจะเพิ่มขึ้น เมื่ออัตราการแข่งขันอยู่ในระดับต่ำเป็นผลให้ปลามีการสืบพันธุ์เพิ่มจำนวนประชากรสูงขึ้นทำให้ความหนาแน่นของปลาวัยอ่อน ซึ่งมีความสามารถในการบริโภคอาหารขนาดเล็กได้ดีกว่าเพิ่มจำนวนมากขึ้น ปลาเต็มวัยซึ่งมีจำนวนประชากรน้อยกว่าจึงต้องเปลี่ยนแหล่งอาหารจากบริเวณผิวน้ำเป็นผิวน้ำดิน และเปลี่ยนพฤติกรรมการกินอาหารไปกินอาหารที่มีขนาดใหญ่ขึ้น เป็นผลมาจากการแข่งขันภายในกลุ่มปลาชนิดเดียวกัน และระหว่างกลุ่มปลาต่างชนิด



ดังนั้นการแก่งแย่งแข่งขันและการจัดสรรทรัพยากรจึงเป็นปัจจัยที่มีความสำคัญ และมีอิทธิพลต่อรูปแบบการกินอาหาร และการเลือกกินอาหารของปลา เมื่อปริมาณอาหารในธรรมชาติมีอยู่มาก ระดับของการแก่งแย่งแข่งขันและการซุ่มโจมตีของแหล่งอาหารก็จะมีมากยิ่งขึ้น ในทางตรงกันข้ามเมื่อปริมาณอาหารในธรรมชาติมีอยู่น้อย ระดับของการแก่งแย่งแข่งขันและการซุ่มโจมตีของแหล่งอาหารจะลดลง และมีการจัดสรรทรัพยากรเกิดขึ้นในกลุ่มปลาชนิดต่างๆ เพื่อการอยู่รอดในการศึกษาครั้งนี้ได้มีการศึกษาในส่วนของแนวโน้มการแก่งแย่งอาหารและการจัดสรรทรัพยากรของประชากรปลาชนิดต่างๆ ด้วยเช่นกัน เพื่อที่จะเข้าใจถึงกลไกในการปรับตัว เปลี่ยนแปลงพฤติกรรมในการกินอาหารของปลา

#### 4. แหล่งอาหาร (Food availability)

ฤดูกาลที่เปลี่ยนแปลงมีผลต่อชนิดและปริมาณของแหล่งอาหารในแหล่งน้ำ ที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ (food availability) โดยกลุ่มปลาส่วนใหญ่จะเปลี่ยนชนิดอาหารที่เคยกินอยู่เดิมเป็นอีกชนิดหนึ่งเกือบทั้งหมด ทั้งนี้สาเหตุเนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงชนิดอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้มากกว่าความชอบในอาหาร (food preference) (Piet *et al.*, 1999) จากการศึกษาของ Gray and Boltz (1997) รายงานว่าในฤดูกาลที่อาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ในธรรมชาติลดน้อยลง กลุ่มปลา Darter ซึ่งเลือกกินอาหารชนิดเดียวกันแต่ขนาดต่างกัน มีการเปลี่ยนนิสัยไปเลือกกินอาหารชนิดอื่นแทน เนื่องจากเกิดการแข่งขันขึ้นระหว่างกลุ่มประชากรปลาต่างชนิด เพื่อลดความรุนแรงในการแข่งขัน และเพื่อความอยู่รอด Yuma (1994) ศึกษาเกี่ยวกับพฤติกรรมการกินอาหารของปลาในกลุ่ม Cichlid ในทะเลสาบ Tanganyika พบว่าในฤดูฝนซึ่งเป็นฤดูที่มีอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ในธรรมชาติมีความซุกซุ่มมากที่สุด จะชักนำให้ปลาในกลุ่มนี้ซึ่งมีนิสัยการเลือกกินอาหารจำพวกสัตว์หน้าดิน ทั้งชนิด และขนาดที่คล้ายคลึงกันเกิดการแข่งขันภายในกลุ่มประชากรปลา Esteves and Galetti (1995) รายงานว่าในช่วงฤดูฝนปริมาณน้ำฝนจะช่วยเพิ่มระดับน้ำภายในแหล่งน้ำ ซึ่งจะเพิ่มพื้นที่อาศัย และขยายพื้นที่แหล่งอาหาร รวมทั้งช่วยเพิ่มปริมาณอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ในธรรมชาติของปลาชนิดต่างๆ ในแหล่งน้ำด้วย โดยกลุ่มปลาชนิดที่กินอาหารในกลุ่มพืชและสัตว์ แสดงแนวโน้มการแก่งแย่งแข่งขัน และการซุ่มโจมตีของแหล่งอาหารมีค่าสูงที่สุด ในช่วงเวลาที่ปริมาณอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ในธรรมชาติมีเพิ่มมากขึ้น โดยปลาในกลุ่มนี้จะเปลี่ยนไปกินอาหารที่หาได้ง่าย และมีปริมาณมากที่สุดในขณะนั้น ส่วนปลาชนิดที่กินอาหารในกลุ่มพืชแสดงแนวโน้มการแก่งแย่งแข่งขัน และการซุ่มโจมตีของแหล่งอาหารเพิ่มสูงขึ้นในช่วงฤดูแล้งซึ่งปริมาณอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ในธรรมชาติลดน้อยลง ปลาในกลุ่มนี้จึงต้องเปลี่ยนนิสัยการกินไปกินอาหารที่มีความจำเพาะมากขึ้น และต้องจัดสรรทรัพยากรใน

การดำรงชีวิตภายในแหล่งอาศัยเดียวกัน เพื่อให้มีชีวิตรอดอยู่ได้ในช่วงเวลาดังกล่าว จากรายงานของ Persson and Hansson (1999) กล่าวว่าเมื่อความหนาแน่นของประชากรปลาชนิดใดชนิดหนึ่งลดลง จะเป็นการเพิ่มพื้นที่แหล่งอาหารที่ใช้ประโยชน์ได้ให้แก่ประชากรปลาชนิดอื่นๆ โดยปลา Bream ซึ่งเป็นกลุ่มปลาที่เด่นในแหล่งน้ำ ในระยะเต็มวัยจะบริโภคเฉพาะตัวอ่อนแมลงน้ำในกลุ่ม Chiromonid แต่เมื่อความหนาแน่นของกลุ่มประชากรปลานี้ลดลงเนื่องจากการทำประมงอาหารในกลุ่มดังกล่าวจึงกลายเป็นแหล่งอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ของประชากรปลาชนิดอื่น

แหล่งอาหารที่สามารถใช้ประโยชน์ได้ในธรรมชาติจึงเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่มีอิทธิพลต่อกิจกรรมการกินอาหารของปลา ทั้งนี้ปริมาณอาหารที่มีอยู่มากในธรรมชาติจะเป็นปัจจัยที่กำหนดรูปแบบการเลือกกินอาหาร การแก่งแย่งแข่งขัน และการช้อนทับกันของแหล่งอาหารของปลา ในการศึกษาค้นคว้าได้มีการศึกษาในส่วนของชนิดและปริมาณอาหารในธรรมชาติและความผันแปรของอาหารในธรรมชาติด้วยเช่นกัน โดยพิจารณาเปรียบเทียบกับอาหารที่พบในกระเพาะอาหารของปลาและความผันแปรในการกินอาหาร เพื่อหาความสัมพันธ์ของอาหารในธรรมชาติและอาหารในกระเพาะอาหารของปลา

#### 5. อายุ และขนาดปลา (Age and size)

การเปลี่ยนแปลงการกินอาหารตามระยะการเจริญเติบโตของปลาส่วนใหญ่เนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงสัณฐานวิทยา และการเจริญเข้าสู่ระยะเต็มวัย โดยการเพิ่มขนาดความกว้างของปาก และความสามารถในการเคลื่อนที่ จากการศึกษารายงานของ Esteves (1996) เกี่ยวกับนิเวศวิทยาการกินอาหารของปลาน้ำจืด 3 ชนิดในครอบครัว Characidae และ Tetragonopteridae บริเวณทะเลสาบ infernao ประเทศบราซิล พบว่าปลาทั้ง 3 ชนิด เปลี่ยนแปลงชนิดอาหารตามขนาดร่างกายที่เปลี่ยนแปลงไป โดยในระยะวัยอ่อนปลาเลือกกินอาหารจำพวกแพลงก์ตอนสัตว์ และจะเปลี่ยนเป็นอาหารจำพวกตัวอ่อนแมลงน้ำ และ Crustacean ขนาดใหญ่ เมื่อเข้าสู่ระยะตัวเต็มวัย Horppila *et al.* (2000) ศึกษาการกินอาหารของปลา Perch และ Roach ในทะเลสาบ Vesijarvi ประเทศฟินแลนด์ พบว่าปลาทั้ง 2 ชนิด เลือกกินอาหารในกลุ่มที่คล้ายคลึงกันในช่วงระยะวัยอ่อน โดยจะเลือกกินอาหารในกลุ่มแพลงก์ตอนสัตว์ แต่จะเลือกกินชนิด และขนาดอาหารที่แตกต่างกัน และเมื่อปลาเจริญเข้าสู่ระยะเต็มวัย จะเลือกกินอาหารในกลุ่มที่แตกต่างกันอย่างชัดเจน โดยปลา Roach จะเปลี่ยนไปกินอาหารในกลุ่มพืช และปลา Perch จะเปลี่ยนไปกินอาหารในกลุ่มสัตว์ เช่นเดียวกับการศึกษาของ Jellyman (1989) เกี่ยวกับองค์ประกอบอาหารของปลาไหล (*Anguilla* spp.) 2 ชนิดในทะเลสาบ Pounui ประเทศนิวซีแลนด์ พบว่าปลาทั้ง 2 ชนิดมีพฤติกรรมการเลือกกินอาหาร และชนิดอาหารที่เลือกกินจะเปลี่ยนแปลงไปตามขนาดของร่างกาย และอายุ โดยในปลาไหลขนาดเล็ก

ทั้ง 2 ชนิดจะเลือกกินอาหารจำพวก Crustacean ขนาดเล็ก แต่เมื่อมีขนาด และอายุเพิ่มขึ้นจะเปลี่ยนไปกินอาหารจำพวกหอยฝาเดียว และปลาขนาดเล็ก Gray and Boltz (1997) รายงานว่าในกลุ่มปลา Darter วัยอ่อนจะเลือกกินอาหารในกลุ่ม Chironomid ซึ่งมีขนาดเล็กเป็นจำนวนมาก แต่เมื่อเจริญเข้าสู่ระยะตัวเต็มวัยจะเลือกกินอาหารในกลุ่มเดิมแต่มีขนาดของอาหารใหญ่มากขึ้น

อายุที่เพิ่มขึ้นพร้อมกับการเปลี่ยนแปลงขนาดของร่างกายของปลา เนื่องจากการเจริญเติบโต การเจริญจากวัยอ่อนเข้าสู่ระยะตัวเต็มวัย มีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนพฤติกรรมการกินอาหารของปลา โดยปลาจะเลือกกินทั้งชนิดและจำนวน รวมทั้งขนาดของอาหาร เพื่อให้สัมพันธ์กับขนาดของร่างกายที่เจริญขึ้น และเหมาะสมกับขนาดของปาก เป็นอาหารชนิดที่หาได้ง่ายมีปริมาณมากในธรรมชาติ และให้พลังงานต่อหน่วยที่ค้ำค่าต่อการค้นหา