การเจริญของตัวอ่อนปะการังเขากวาง *Acropora aspera* (Dana, 1846) บริเวณอ่าวตังเข็น จังหวัดภูเก็ต

Embryo development of *Acropora aspera* (Dana, 1846) at Tang-Khen Bay, Phuket Province

ทนงศักดิ์ จันทร์เมธากุล*[1] จุฑามาศ บริมาตร[1] วิภาวี ดำมี[2] และ สุขสิริ ชูกลิ่น[2]

Thanongsak Chanmethakul*[1], Juthamat Borimat[1], Vipawee Dummee[2] & Suksiri Chookin[2]

[1]สาขาวิชาวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ (วิชาเอกชีววิทยา) คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยราชภัฏภูเก็ต

[2]คณะเทคโนโลยีและสิ่งแวดล้อม มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ วิทยาเขตภูเก็ต

[1]Science and Mathematics Program (Biology), Faculty of Science and Technology, Phuket Rajabhat University

[2]Faculty of Technology and Environment, Prince of Songkla University, Phuket Campus

Submitted 29/9/2022 ; Revised 18/11/2022 ; Accepted 23/11/2022

บทคัดย่อ

การพัฒนาตัวอ่อนของปะการังในแต่ละชนิดมีความผันแปร การศึกษาระยะเวลาในการพัฒนาตัวอ่อนเป็นการช่วยทำความเข้าใจเกี่ยวกับชีววิทยา ศักยภาพการแพร่กระจายและพลวัติของปะการังแต่ละชนิดและในแต่ละพื้นที่ ข้อมูลที่ได้มีประโยชน์ต่อการจัดการและการฟื้นฟูแนวปะการัง วัตถุประสงค์ในการศึกษาครั้งนี้ศึกษาการพัฒนาตัวอ่อนของปะการังเขากวาง (*Acropora aspera*) โดยนำโคโลนีปะการังที่มีไข่สุกจากอ่าวตังเข็น เกาะภูเก็ต มาเลี้ยงไว้ในห้องปฏิบัติการเพื่อบันทึกช่วงเวลาการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์และระยะเวลาการพัฒนาตัวอ่อน การศึกษานี้ดำเนินการในเดือนกรกฎาคม-สิงหาคม 2564 ผลการศึกษาพบว่าปะการัง *A. aspera* มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวม มีการปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายนอก ปะการังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในคืนแรม 5-7 ค่ำ โดยเริ่มหลังจากพระอาทิตย์ตกดินประมาณ 2 ชั่วโมง ตัวอ่อนเริ่มแบ่งเซลล์เข้าสู่ระยะคลีเวจ มี 2 บลาสโตเมียร์ ประมาณ 2.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ จากนั้นตัวอ่อนมีการพัฒนาตามระยะและช่วงเวลาที่เปลี่ยนแปลงไปจนถึงระยะแกสทรูลาซึ่งใช้เวลา 14.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ ต่อมาตัวอ่อนพัฒนาเป็นระยะเริ่มต้นพลานูลาซึ่งเป็นการเริ่มต้นระยะลาร์วาที่ 37.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ สำหรับระยะพลานูลาเต็มตัวใช้ระยะเวลาทั้งสิ้น 67.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พลานูลาจะว่ายน้ำอยู่ที่ผิวน้ำเป็นระยะเวลา 24 ชั่วโมง หลังจากนั้นมีการเคลื่อนที่ลงสู่มวลน้ำด้านล่างและเริ่มลงเกาะพื้นวัสดุในวันที่ 6 หลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์

คำสำคัญ: ปะการัง ตัวอ่อน การปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พลานูลา

***ผู้ประสานงานหลัก (Corresponding Author)**

E-mail: chanmethakul@gmail.com

Abstract

Each coral species shows variation in the embryo development period. Therefore, development stage studies help to understand the dispersal potential and dynamics of coral populations in each species and each region. In addition, the information obtained should help coral reef management and restoration plan. The objective of this study was to study the embryonic development of *Acropora aspera*. Corals with mature eggs from Tang-Khen Bay, Phuket, were acclimated in a large naturally lighted outdoor laboratory aquarium system to record the spawning time and larval development periods. This study was conducted in July-August 2021. *Acropora aspera* was found to be a hermaphroditic broadcasting and spawning 5-7 days after the full moon. It begins approximately 2 hours after sunset. Then, the fertilized zygote starts to divide into stage 2 blastomeres 2.30 hours after release of the gametes into the seawater. The embryo enters the gastrula stage within 14.30 hours after spawning, ending the first stage of development. Later, at 37.30 hours, the early planula appeared, which is the beginning of the larva stage. The elongate planula takes a total of 67.30 hours to develop. The planula swims near the seawater surface for ≈ 24 hours. After that, they descend and settle on the substrate within 6 days after spawning.

Keywords: coral, embryo, spawning, planula

บทนำ

การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของปะการังแข็งมีการแบ่งเพศ 2 รูปแบบคือ แบบเพศรวม (hermaphroditic) และแบบแยกเพศ (gonochoric) สำหรับรูปแบบการปฏิสนธินั้นแบ่งออกเป็น ปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายใน (internal fertilization) และ ปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายนอก (external fertilization) [1] โดยส่วนใหญ่ปะการังแข็งมากกว่าร้อยละ 80 มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวม ปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายนอก ปะการังกลุ่มนี้ผลิตเซลล์ไข่และเสปิร์มบริเวณมีเซนเทอรี (mesentery) เมื่อเซลล์สืบพันธุ์พัฒนาเข้าสู่ระยะสุดท้ายเซลล์ไข่และสเปิร์มจะถูกรวมกันเป็นก้อนเซลล์สืบพันธุ์ขนาดเล็กก่อนที่จะถูกปล่อยออกสู่มวลน้ำ [2] เซลล์ไข่และสเปิร์มจากโคโลนีที่ต่างกันเกิดการปฏิสนธิขึ้นบริเวณผิวน้ำ หลังจากปฏิสนธิตัวอ่อนมีการแบ่งเซลล์ พัฒนาเนื้อเยื่อและเปลี่ยนแปลงรูปร่างในระยะต่าง ๆ เพื่อเข้าสู่ระยะพลานูลา ตัวอ่อนในระยะพลานูลาจะดำรงชีพเป็นแพลงก์ตอนเคลื่อนที่ได้ด้วยตัวเอง และเริ่มลงเกาะบนพื้นผิวแนวปะการัง จากนั้นเริ่มกระบวนการเปลี่ยนรูปร่างต่อไป [3]

ปะการังเขากวางในสกุล *Acropora* มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวม ปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายนอก [1] [2] รายงานผลการศึกษาจากห้องปฏิบัติการแสดงให้เห็นถึงช่วงเวลาการพัฒนาของตัวอ่อนของปะการังเขากวางหลายชนิดในสกุล *Acropora* มีความแตกต่างกันในเชิงพื้นที่และระยะเวลาที่ใช้ในการพัฒนาตัวอ่อน เช่น การศึกษาในสิงคโปร์ พบว่า *A. hyacinthus* ใช้เวลาพัฒนาตัวอ่อนตั้งแต่ปฏิสนธิจนถึงระยะพลานูลา 48 ชั่วโมง [4] การศึกษาบริเวณเกรทแบริเออร์รีฟ ออสเตรเลีย พบว่า *A. hyacinthus A. Muricata A. tenuis* และ *A.millepora* ใช้เวลา 36 ชั่วโมง [5] การศึกษาบริเวณเกาะออเฟียส เกรทแบริเออร์รีฟ ออสเตรเลีย พบว่า *A. gemmifera A. humilis A. millepora A. pulchra* และ *A. valida* ใช้เวลา 32-36 ชั่วโมง [6] เป็นต้น ระยะเวลาที่ใช้ในการพัฒนาตัวอ่อนของปะการังมีความสัมพันธ์กับตำแหน่งที่ตั้งทางภูมิศาสตร์ของแนวปะการัง และมีบทบาทที่สำคัญต่อนิเวศวิทยาการกระจายพันธุ์และพลวัติของประชากรปะการัง ตัวอ่อนปะการังที่มีการพัฒนาเข้าสู่ระยะพลานูลาได้เร็วมีโอกาสลงเกาะใกล้กับพื้นที่เดิมมากกว่าตัวอ่อนที่ใช้ระยะเวลาการพัฒนาช้า ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับความเร็วและทิศทางของกระแสน้ำในแต่ละพื้นที่ [1] การแพร่กระจายของตัวอ่อนปะการังเป็นการช่วยส่งเสริมความเชื่อมโยง รวมถึงเพิ่มความหลากหลายทางพันธุกรรมของแนวปะการัง [7] ปะการังที่มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวมและปฏิสนธิภายนอกมักจะมีการพัฒนาตัวอ่อนอย่างรวดเร็วและตัวอ่อนมีศักยภาพในการลงเกาะในแนวปะการังต้นกำเนิดได้ดี [6]

ข้อมูลด้านชีววิทยาการสืบพันธุ์ของปะการังโดยเฉพาะอย่างยิ่งข้อมูลการพัฒนาตัวอ่อนปะการังในประเทศไทยนั้นยังมีจำกัด ข้อมูลจากการศึกษาก่อนหน้าบริเวณหมู่เกาะแสมสาร จังหวัดชลบุรี ซึ่งศึกษาในปะการัง *A. millepora* ที่มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวม ปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายนอก ผลการศึกษาพบว่าการพัฒนาตัวอ่อนจนเข้าสู่ระยะพลานูลาใช้ระยะเวลา 48 ชั่วโมง [8] การศึกษาครั้งนี้ศึกษาการพัฒนาตัวอ่อนของปะการัง *A. aspera* ซึ่งเป็นปะการังชนิดที่แพร่กระจายได้ดีและพบได้ทั่วไปบริเวณแนวปะการังโซนพื้นราบรอบเกาะภูเก็ต ข้อมูลที่ได้เป็นการเพิ่มองค์ความรู้ที่มีอยู่อย่างจำกัดทางด้านชีววิทยาการสืบพันธุ์ของปะการัง

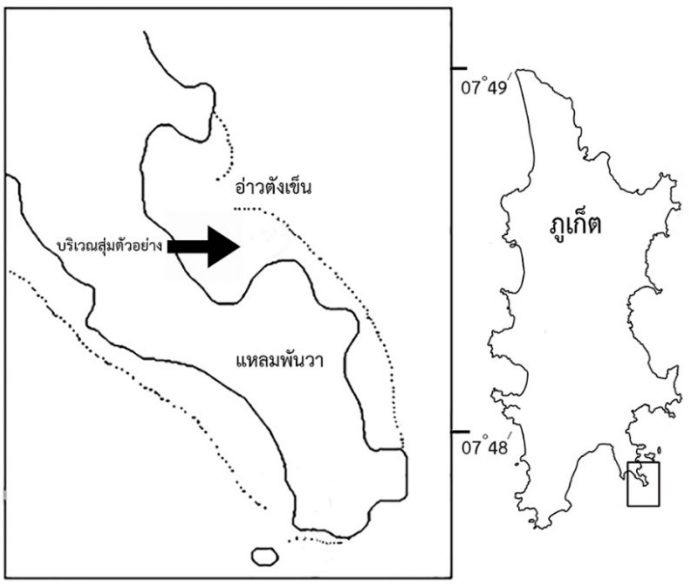
เขากวาง ซึ่งสามารถนำข้อมูลไปประยุกต์ใช้ในการวางแผนการจัดการทรัพยากรแนวปะการังต่อไป รวมถึงสามารถนำไปประยุกต์ใช้ในการฟื้นฟูแนวปะการังแบบอาศัยเพศต่อไปในอนาคต

วัตถุประสงค์

ศึกษาชีววิทยาการสืบพันธุ์ และการพัฒนาตัวอ่อนของปะการังเขากวาง (*A. Aspera*) ที่นำมาจากอ่าวตังเข็น เกาะภูเก็ต

วิธีดำเนินการวิจัย

การศึกษาครั้งนี้ศึกษาทั้งในภาคสนามและในห้องปฏิบัติการ โดยมีแนวปะการังบริเวณอ่าวตังเข็นเป็นพื้นที่ศึกษาในภาคสนาม แนวปะการังนี้ตั้งอยู่ด้านทิศตะวันตกเฉียงใต้ของเกาะภูเก็ต (ภาพที่ 1) ลักษณะของแนวปะการังเป็นแนวปะการังริมชายฝั่ง (fringing reef) บริเวณโซนพื้นราบ (reef flat) แนวปะการังได้รับอิทธิพลจากน้ำขึ้น-น้ำลง เมื่อระดับน้ำลงต่ำสุดในช่วงน้ำเกิด (spring tide) พื้นราบแนวปะการังโผล่พ้นน้ำนานประมาณ 1-2 ชั่วโมง ในขณะที่ช่วงน้ำตาย (neap tide) พื้นราบแนวปะการังจะมีน้ำท่วมตลอดเวลา บริเวณด้านในมีปะการัง *A. aspera* กระจายตัวโดยทั่วไป (ภาพที่ 2ก) โดยเฉพาะอย่างยิ่งบริเวณทิศใต้ของอ่าวตังเข็น (7°48′39″ N, 98° 24′25″ E)



ภาพที่ 1 สถานที่ติดตามการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังเขากวาง (*A. aspera*) ในภาคสนาม บริเวณแนวปะการังอ่าวตังเข็น

ตรวจสอบช่วงเวลาในการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์

ข้อมูลช่วงเวลาการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังชนิดนี้ใช้ข้อมูลจากการศึกษาก่อนหน้า (ข้อมูลไม่ตีพิมพ์ของผู้วิจัย) โดยพบว่าในรอบปีปะการังชนิดนี้มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์สองช่วงเวลา ได้แก่ ระหว่างเดือนกุมภาพันธ์ - มีนาคม และ สิงหาคม - กันยายน ในการศึกษาครั้งนี้เริ่มสุ่มเช็คระยะไข่สุกของปะการังในภาคสนามในเดือนกรกฎาคม 2564 โดยอ้างอิงวิธีการตามการศึกษาก่อนหน้า [3, 5] ทำการตรวจเช็คระยะความสมบูรณ์ของไข่โดยหักชิ้นส่วนตอนปลายของกิ่งปะการัง ระยะที่ปะการังมีไข่สุกนั้นจะสามารถมองเห็นสีของไข่ได้ชัดเจน ปะการังสกุล *Acropora* มักมีไข่สีชมพู สีแดงเข้ม และ สีส้ม (ภาพที่ 2ข) หากพบว่าไข่ปะการังมีสีปรากฏชัดเจน คาดการณ์ได้ว่าปะการังจะมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ภายในอีก 2 - 4 สัปดาห์ถัดไป

ภาพที่ 2 ก) ปะการังเขากวาง *A. aspera* ข) ระยะไข่สุกไข่ปะการังเขากวางมีสีชมพู

เก็บปะการังที่อยู่ในระยะไข่สุกจำนวน 10 โคโลนีกลับมาพักที่ศูนย์วิจัยและการพัฒนาเพาะเลี้ยงปะการัง มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ (วิทยาเขตภูเก็ต) นำปะการังใส่ตู้กระจกที่มีระบบน้ำหมุนเวียนแบบปิด ขนาด 1x1x0.5 ลูกบาศก์เมตร ควบคุมคุณภาพน้ำทะเลที่ใช้ตลอดเวลาการเลี้ยงและการทดลองให้อยู่ใกล้เคียงกับแนวปะการังอ่าวตังเข็น โดยมีความเค็มอยู่ในช่วง 30 - 32 psu ความเป็นกรด-ด่างอยู่ในช่วง 8 - 8.2 อุณหภูมิอยู่ในช่วง 28 - 30 องศาเซลเซียส

ติดตามการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์และการพัฒนาตัวอ่อน

เฝ้าสังเกตการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังที่เลี้ยงไว้ โดยเฉพาะเวลากลางคืนในช่วงหลังจากพระจันทร์เต็มดวง (ข้างแรม) เนื่องจากปะการังมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ต่อเนื่อง 3-4 วัน การศึกษาครั้งนี้จึงเลือกศึกษาการพัฒนาตัวอ่อนในวันที่ปะการังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์พร้อมกันอย่างน้อย 4 โคโลนี ทั้งนี้เพื่อเพิ่มโอกาสในการปฏิสนธิของตัวอ่อน หลังจากปะการังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ทำการรวบรวมก้อนเซลล์สืบพันธุ์ใส่ในกระบะสี่เหลี่ยมที่บรรจุน้ำทะเลปริมาตร 7 ลิตร จำนวนก้อนเซลล์สืบพันธุ์ที่ใช้ในการศึกษาครั้งนี้ประมาณ

1,400 ก้อน (200 ก้อนต่อลิตร) ในช่วงเวลา 24 ชั่วโมงแรกที่ศึกษาการพัฒนามีการเปลี่ยนถ่ายน้ำทะเลร้อยละ 50 ทุกหนึ่งชั่วโมงและให้ฟองอากาศเล็กน้อยเพื่อให้น้ำมีการหมุนวนตลอดระยะเวลาที่ทำการทดลอง หลังจากตัวอ่อนพัฒนาถึงระยะพลานูลา ทำการย้ายพลานูลาทั้งหมดใส่ในตู้กระจกขนาด 1x1x0.5 ลูกบาศก์เมตร ซึ่งได้จัดเตรียมแผ่นกระเบื้องดินเผาสำหรับการลงเกาะของพลานูลา ในช่วงนี้เปลี่ยนถ่ายน้ำทะเลร้อยละ 50 วันละ 2 ครั้ง ทำเช่นนี้ไปจนจบการทดลอง

หลังจากมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ เริ่มสุ่มตัวอย่างเพื่อนับจำนวนและจำแนกระยะการพัฒนาหลังจากการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ประมาณ 2 ชั่วโมง หรือเริ่มต้นเวลา 22.00 นาฬิกา ซึ่งเป็นช่วงเวลาที่มีไซโกตเกินครึ่งของตัวอย่างที่ได้รวบรวมไว้ รวมถึงเป็นช่วงเวลาที่เริ่มมีการแบ่งเซลล์ (cleavage) เล็กน้อย สุ่มตัวอย่างโดยใช้บีกเกอร์ขนาด 20 มิลลิลิตร ตักน้ำทะเลจำนวน 3 ซ้ำ นับจำนวนของเซลล์และสังเกตการพัฒนาของตัวอ่อนในแต่ละระยะภายใต้กล้องจุลทรรศน์ ทำการสุ่มทุกครึ่งชั่วโมงต่อเนื่องจนครบ 23 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ หลังจากนั้นเนื่องจากระยะการพัฒนาเริ่มเปลี่ยนแปลงช้าลง เว้นระยะการสุ่มนานขึ้นโดยกำหนดสุ่มตัวอย่างทุก 2 ชั่วโมงต่อเนื่องจนถึง 45.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ จากนั้นมีการเว้นระยะนานเพิ่มขึ้นโดยสุ่มทุก 4 ชั่วโมงต่อเนื่องจนถึง 71.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ และสุดท้ายเว้นระยะการสุ่มทุก 7 ชั่วโมงจนจบการทดลอง อนึ่งระหว่างที่เว้นระยะเวลาการสุ่มที่นานมากขึ้นนั้น เพื่อป้องกันความคลาดเคลื่อนได้มีการสุ่มเช็คระยะการเปลี่ยนแปลงอย่างสม่ำเสมอ ในการศึกษาครั้งนี้กำหนดระยะเวลาการสุ่มนับจำนวนจนถึงระยะพลานูลา (ระยะเวลา 91.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์) สำหรับช่วงเวลาถัดมาที่มีการย้ายพลานูลาใส่ในตู้กระจกนั้นใช้วิธีการสังเกตพฤติกรรมและจดบันทึก

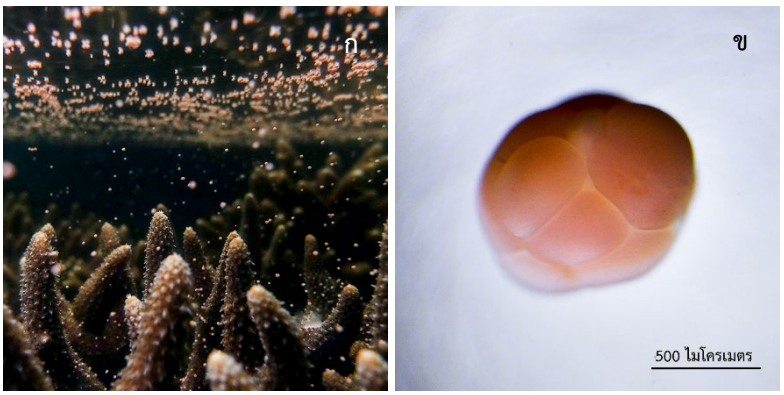
เนื่องจากระยะการพัฒนาที่ใช้จำแนกของปะการังนั้นในหลายงานวิจัยใช้ชื่อเรียกและแบ่งระยะแตกต่างกัน ดังนั้นการแบ่งระยะและชื่อที่ใช้เรียกในการศึกษาครั้งนี้อ้างอิงการจำแนกระยะการพัฒนาตัวอ่อนของปะการังสกุล *Acropora* ตาม Okubo และ Motogawa [9] และ Okubo [10] รวมทั้งหมด 9 ระยะ เริ่มต้นจากระยะการแบ่งเซลล์เป็น 2 4 8 และ 16 บลาสโตเมียร์ (blastomere) มอรูลา (morula) บลาสทูลา (blastula) และแกสทรูลา (gastrula) ซึ่งเป็นการสิ้นสุดระยะตัวอ่อน จากนั้นเป็นระยะเริ่มต้นพลานูลา และระยะสุดท้ายคือ ระยะพลานูลา ซึ่งเป็นระยะที่ตัวอ่อนดำรงชีพเป็นลาร์วาซึ่งสามารถเคลื่อนที่ได้ด้วยตัวเอง

ผลการวิจัย

การปล่อยเซลล์สืบพันธุ์

ปะการัง *A. aspera* ที่เลี้ยงไว้ในห้องปฏิบัติการเริ่มปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในช่วงปลายเดือนสิงหาคม 2564 ระหว่างวันที่ 5 - 7 หลังพระจันทร์เต็มดวง (แรม 5 - 7 ค่ำ) ในคืนแรม 5 ค่ำ ปะการังที่เลี้ยงไว้มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์มากที่สุด (จำนวน 5 โคโลนี) ผลจากการสังเกตพบว่าก่อนที่ปะการังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์นั้น ก้อนเซลล์สืบพันธุ์จะถูกดันออกมาติดบริเวณปากโพลิป นานประมาณ 10 นาที ช่วงเวลาที่ปะการังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์เริ่มขึ้นหลังจากพระอาทิตย์ตกดินประมาณ 2 ชั่วโมง (เวลา 20.10 นาฬิกา) ปะการังใช้เวลาปล่อยเซลล์สืบพันธุ์นานประมาณ 2.20 ชั่วโมง (20.10-22.30 นาฬิกา) ก้อนเซลล์สืบพันธุ์ที่ถูกปล่อยออกมาจะลอยขึ้นสู่ผิวน้ำ

(ภาพที่ 3ก) ปะการังปล่อยก้อนเซลล์สืบพันธุ์จำนวน 1 ก้อนต่อโพลิป มีเส้นผ่านศูนย์กลางเฉลี่ย 1,224.07±136.83 (±SD) ไมโครเมตร (ภาพที่ 3ข) ก้อนเซลล์สืบพันธุ์แตกออกที่ผิวน้ำเพื่อปลดปล่อยเซลล์ไข่และสเปิร์มภายในระยะเวลา 8-10 นาที อนึ่งบางก้อนสามารถอยู่ได้นานประมาณ 30 นาที จำนวนไข่ที่บรรจุอยู่ภายในก้อนเซลล์สืบพันธุ์มีจำนวนเฉลี่ย 7.38±1.58 เซลล์



ภาพที่ 3 ก) ปะการังเขากวาง *A. aspera* ปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ ข) ก้อนเซลล์สืบพันธุ์

การพัฒนาตัวอ่อนตั้งแต่ไซโกตจนถึงตัวอ่อนพลานูลา

ระยะนี้เกิดขึ้นหลังจากก้อนเซลล์สืบพันธุ์แตกออก เซลล์ไข่กระจายตัวลอยตามผิวน้ำ มักมีรูปร่างกลม ส่วนใหญ่มีสีส้มและสีครีม (ภาพที่ 4ก) ลักษณะไข่มีการกระจายของไข่แดงแบบสม่ำเสมอ (isolecithal egg) มีเส้นผ่านศูนย์กลางเฉลี่ย 473.19±69.56 ไมโครเมตร สำหรับไซโกตนั้นไม่สามารถจำแนกได้ จำนวนเซลล์ไข่และไซโกตที่สุ่มนับในช่วง 2 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พบว่ามีจำนวนเฉลี่ย 6,350±1,155.40 เซลล์ต่อลิตร อย่างไรก็ตามผลจากการสุ่มครั้งต่อมาในช่วง 2.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พบว่ามีค่าเฉลี่ย 11,225±3,140.70 เซลล์ต่อลิตร ซึ่งครั้งนี้มีจำนวนเพิ่มสูงมากกว่าการสุ่มครั้งแรก สันนิษฐานว่าผลของการสุ่มครั้งแรกในช่วง 2 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์มีความผิดพลาดเกิดขึ้น ซึ่งข้อมูลมีจำนวนน้อยกว่าปกติ อย่างไรก็ตามการสุ่มครั้งถัดมาใน 3 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์นั้นมีค่าตัวเลขเฉลี่ย 7,375±1,687.40 เซลล์ต่อลิตร จากนั้นผลของการสุ่มนับในช่วงเวลาต่อมามีค่าเฉลี่ยลดลงตามลำดับเวลาที่เปลี่ยนแปลงไป ซึ่งเป็นจำนวนเฉลี่ยตามที่ควรจะเป็น (ภาพที่ 5ก) พบเห็นเซลล์ไข่และไซโกตจนถึง 22 ชั่วโมงหลังการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์

ระยะ 2 และ 4 บลาสโตเมียร์

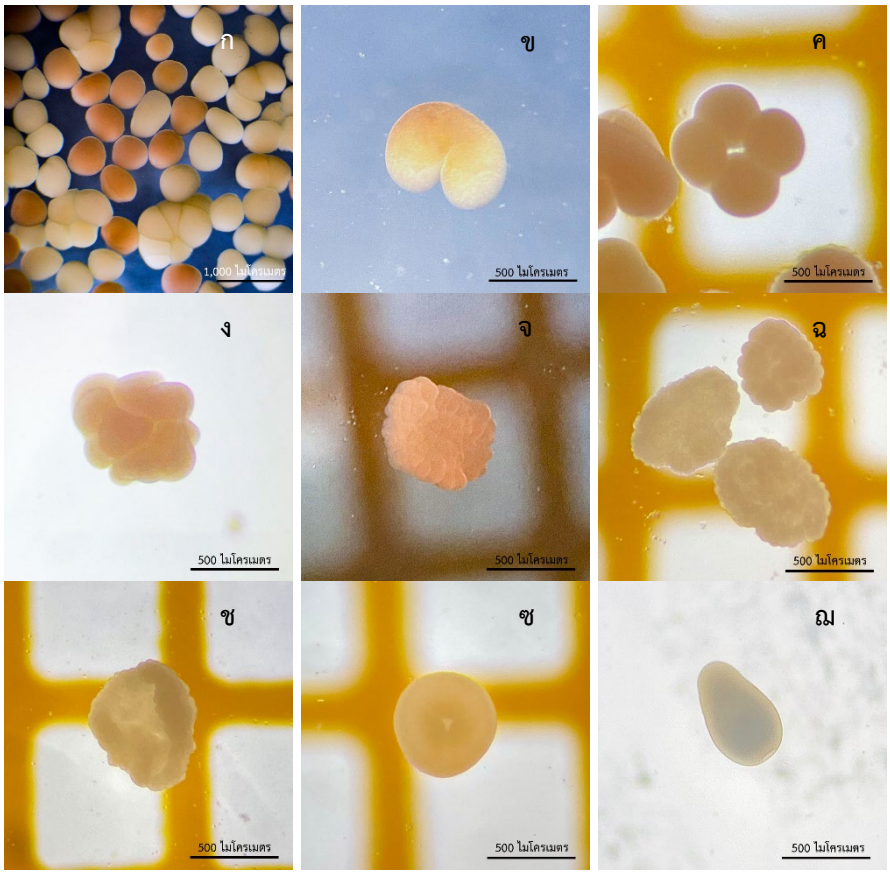
เริ่มพบเห็นระยะนี้หลังจากปะการังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ออกสู่มวลน้ำนานประมาณ 2.30 ชั่วโมง เกิดการแบ่งเซลล์ออกเป็น 2 บลาสโตเมียร์ หรือ 2 เซลล์ การแบ่งเซลล์เป็นแบบตลอดทั้งเซลล์ของไซโกต (holoblastic) ส่วนใหญ่มีลักษณะคล้ายกับรูปหัวใจที่มีลักษณะไม่สมมาตร (ภาพที่ 4ข) ระยะนี้ปรากฏขึ้นมาก

ในช่วง 5 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พบเห็นระยะนี้ลดจำนวนลงหลังจาก 6 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ และไม่พบระยะนี้อีกหลังจาก 10 ชั่วโมง (ภาพที่ 5ข) ภายในระยะเวลา 3.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ เริ่มพบการแบ่งตัวออกเป็น 4 บลาสโตเมียร์ แต่ละบลาสโตเมียร์มีขนาดเท่ากัน (ภาพที่ 4ค) ระยะนี้พบมากในช่วง 5.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ภาพที่ 5ข)

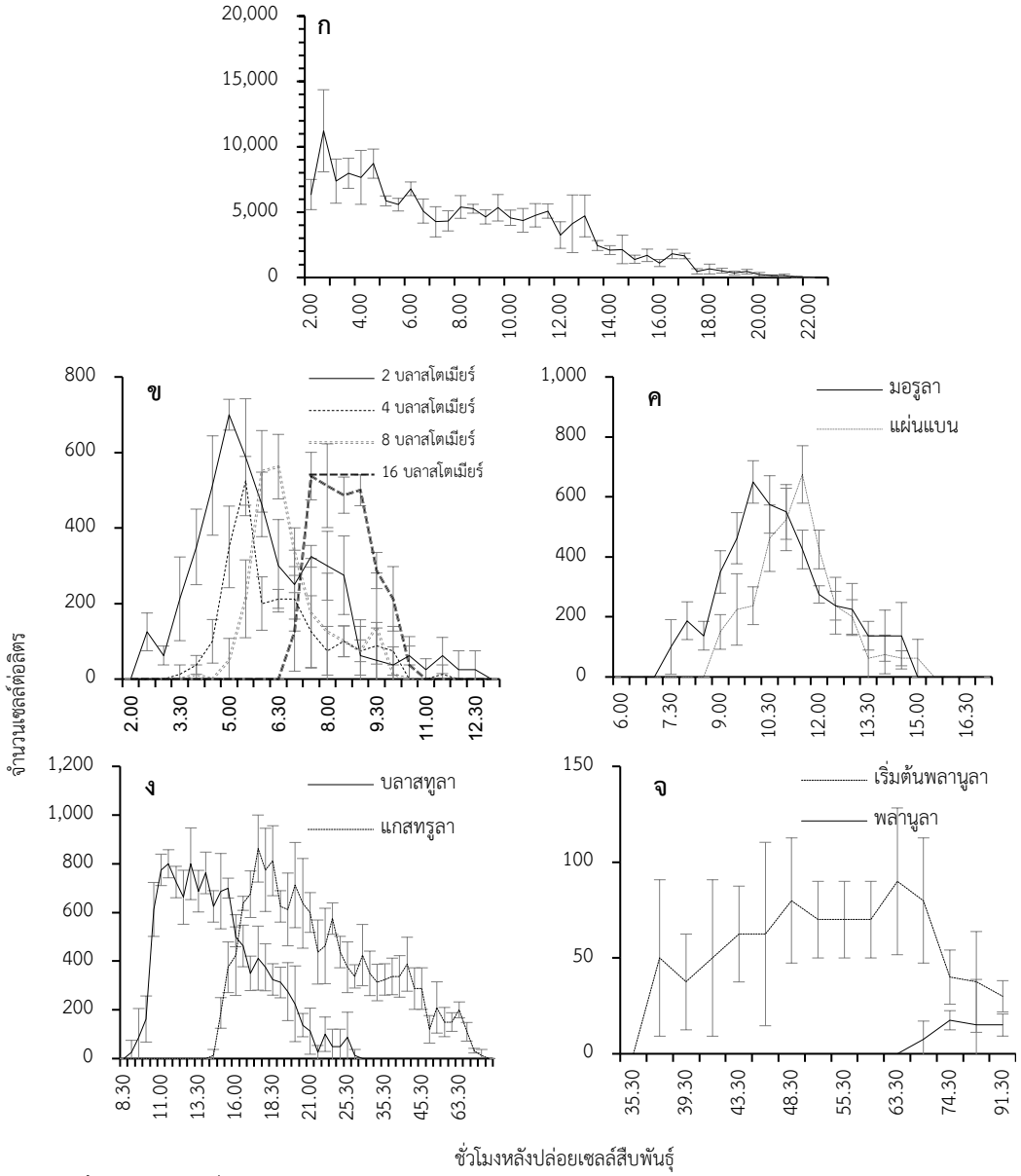
ระยะ 8 และ 16 บลาสโตเมียร์

การแบ่งตัวครั้งที่สามนี้มองเห็นเซลล์ถูกแบ่งออกเป็น 8 บลาสโตเมียร์ เริ่มพบระยะ 8 บลาสโตเมียร์เล็กน้อยในชั่วโมงที่ 4 หลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์และเพิ่มจำนวนมากขึ้นในชั่วโมงที่ 6.30 หลังจากนั้นลดจำนวนลง และไม่พบเห็นอีกใน 10 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ภาพที่ 5ข)

สำหรับการแบ่งตัวครั้งที่สี่เพื่อเข้าสู่ระยะ 16 บลาสโตเมียร์ ในระยะนี้การแบ่งตัวเกิดขึ้นแบบไม่เป็นระเบียบ (ภาพที่ 4ง) เริ่มพบเห็นระยะนี้ในชั่วโมงที่ 7 หลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์และพบระยะนี้ค่อนข้างมากในช่วง 7.30 ชั่วโมง และไม่พบอีกหลังจาก 10.30 ชั่วโมง (ภาพที่ 5ข)



ภาพที่ 4 ระยะการพัฒนาของปะการัง *A. aspera* ก) เซลล์ไข่ที่แยกออกจากก้อนเซลล์สืบพันธุ์ ข) ระยะ 2 บลาสโตเมียร์ ค) ระยะ 4 บลาสโตเมียร์ ง) ระยะ 16 บลาสโตเมียร์ จ) ระยะมอรูลา ฉ) ระยะแผ่นแบน ช) ระยะบลาสทูลา ซ) ระยะแกสทรูลา ฌ) ระยะพลานูลา



ภาพที่ 5 จำนวนเฉลี่ย (±SD) ของตัวอ่อนปะการังเขากวาง *A. aspera* ในแต่ละระยะการพัฒนา ก) ระยะไข่และไซโกต ข) ระยะ 2 4 8 และ 16 บลาสโตเมียร์ ค) ระยะมอรูลาและแผ่นแบน ง) ระยะบลาสทูลาและแกสทรูลา จ) ระยะเริ่มต้นพลานูลาและพลานูลา

ระยะมอรูลา และแผ่นแบน

ในระยะมอรูลาสังเกตเห็นบลาสโตเมียร์จำนวนมากปรากฏขึ้น ตัวอ่อนเปลี่ยนรูปร่างไปเป็นลักษณะค่อนข้างแบน (ภาพที่ 4จ) ระยะนี้ปรากฏในช่วง 7.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ โดยพบมากในช่วง 10 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ จากนั้นลดจำนวนลงและไม่พบระยะนี้หลังจาก 14.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ภาพที่ 5ค)

ระยะต่อมาตัวอ่อนเปลี่ยนรูปร่างเป็นแผ่นแบนและโปร่งบาง (ภาพที่ 4ฉ) ระยะแผ่นแบนนี้ปรากฏขึ้นใน 9 ชั่วโมง และพบมากในเวลา 11.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พบเห็นระยะนี้ไปจนถึง 15 ชั่วโมงหลังการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ภาพที่ 5ค) ชื่อเรียกในระยะนี้อาจใช้ว่า ระยะพรอนชิบ (prawn-chip) [9] [11] บางครั้งใช้ชื่อ ระยะคูเชิน (cushion) [12]

ระยะบลาสทูลา และแกสทรูลา

ในระยะบลาสทูลานี้ตัวอ่อนมีรูปร่างแบน ผิวค่อนข้างเรียบ ขอบด้านนอกม้วนตัวเข้าหากัน (ภาพที่ 4ช) ลักษณะที่ปรากฏเช่นนี้เป็นการเริ่มเปลี่ยนการพัฒนาเข้าสู่ระยะแกสทรูลา พบระยะบลาสทูลาในช่วง 9 - 27 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ โดยส่วนใหญ่พบมากในช่วง 11 - 13 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ภาพที่ 5ง)

ตัวอ่อนในระยะแกสทรูลาเริ่มมีความหนา ผิวเรียบ เปลี่ยนรูปร่างไปเป็นก้อนกลมคล้ายโดนัท บลาสโทพอร์ (blastopore) ปรากฏขึ้นชัดเจน (ภาพที่ 4ช) ระยะแกสทรูลาเริ่มต้นที่ 14.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พบเห็นต่อเนื่องไปจนถึง 65.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ อย่างไรก็ตามพบเห็นระยะนี้มีจำนวนมากในช่วง 17.30 - 18.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ภาพที่ 5ง)

ระยะเริ่มต้นพลานูลา และพลานูลา

เมื่อพ้นจากระยะแกสทรูลาตัวอ่อนเริ่มมีการปรับเปลี่ยนรูปร่างอีกครั้ง ในระยะเริ่มต้นพลานูลานี้ตัวอ่อนมีรูปทรงรี บางครั้งเปลี่ยนรูปทรงไปมาคล้ายหยดน้ำ มองเห็นช่องปากภายใต้กล้องสเตอริโอได้ชัดเจน มีซีเลีย (cilia) ปรากฏอยู่โดยรอบลำตัว ตัวอ่อนมีการเคลื่อนที่หมุนควงสว่านอย่างช้า ๆ ตัวอ่อนใช้เวลาเข้าสู่ระยะเริ่มต้นพลานูลา 37.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พบเห็นระยะนี้ต่อเนื่องไปจนถึง 91.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ ซึ่งเป็นระยะสิ้นสุดการสุ่มนับจำนวน (ภาพที่ 5จ)

ระยะพลานูลาสามารถมองเห็นหลุมปรากฏขึ้นชัดเจนที่ด้านบน (animal pole) ของพลานูลา รูปร่างของพลานูลายืดยาวขึ้นจากระยะเริ่มต้นมองดูคล้ายทรงกระบอก (ภาพที่ 4ฌ) ในระยะนี้มองเห็นซีเลียรอบลำตัวชัดเจน พลานูลามีการเคลื่อนที่ว่ายน้ำในแนวระนาบโดยใช้ซีเลียพัดโบก พบระยะนี้ในช่วงเวลา 67.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ภาพที่ 5จ) เมื่อสิ้นสุดการสุ่มนับจำนวนที่ 91.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ มีจำนวนของพลานูลาเฉลี่ย 15±5.77 ตัวต่อลิตร ในช่วงเวลานี้พลานูลาว่ายน้ำใกล้ผิวน้ำต่อเนื่องไปอีกประมาณ 24 ชั่วโมง (ประมาณวันที่ 5 หลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์) จากนั้นพลานูลาเริ่มมีการเคลื่อนที่แนวดิ่งลงสู่มวลน้ำด้านล่าง ผลจากการสังเกตพบว่าพลานูลาจะมีการว่ายน้ำหลบซ่อนตามเงามืดด้านล่างของแผ่นกระเบื้องดินเผาบางส่วนเริ่มมีว่ายน้ำวนเวียนใกล้กับแผ่นดินเผามากขึ้น บางครั้งหยุดนิ่งบนพื้นวัสดุ ในวันที่ 6 หลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์พบเห็น

พลานูลาลงเกาะบนแผ่นกระเบื้องดินเผา โดยส่วนใหญ่ลงเกาะบริเวณร่องหรือซอกขนาดเล็ก และมักเลือกลงเกาะบริเวณด้านล่างของแผ่นกระเบื้องดินเผามากกว่าด้านบนของแผ่นกระเบื้องดินเผา

การอภิปรายผลวิจัย

ผลการศึกษาครั้งนี้เป็นการยืนยันว่าปะการังเขากวาง *A. aspera* มีรูปแบบการสืบพันธุ์แบบเพศรวม มีการปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายนอก ซึ่งเป็นรูปแบบที่พบในปะการังในสกุล *Acropora* [1, 13] นอกจากนั้นลักษณะเด่นของก้อนเซลล์สืบพันธุ์ในปะการังสกุลนี้ซึ่งอยู่ในอันดับย่อย Refertina คือ สเปิร์มปรากฏอยู่ตรงกลางและถูกล้อมรอบด้วยเซลล์ไข่ แตกต่างกับอันดับย่อย Vacatina ที่มีสเปิร์มล้อมรอบเซลล์ไข่ [9] ขนาดของก้อนเซลล์สืบพันธุ์และจำนวนไข่ที่บรรจุอยู่ภายในของการศึกษาครั้งนี้อยู่ในช่วงเดียวกันกับปะการังชนิดเดียวกันที่ศึกษาในออสเตรเลีย [14, 15] สำหรับขนาดของเซลล์ไข่ที่พบมีขนาดเล็กกว่าปะการัง *A. hyacinthus* จากสิงคโปร์ (650±19.40 ไมโครเมตร) [4]

ช่วงเวลาการพัฒนาตัวอ่อนมีความผันแปรแตกต่างกันไปในแต่ละชนิดปะการังและในแต่ละพื้นที่ สำหรับผลการศึกษาครั้งนี้พบว่าตัวอ่อนใช้เวลาในการพัฒนาเพื่อเข้าสู่ระยะเริ่มต้นพลานูลา 37.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ และเข้าสู่ระยะพลานูลาที่สามารถว่ายน้ำได้ใช้เวลา 67.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ ซึ่งใช้เวลาในการเข้าสู่ระยะพลานูลาค่อนข้างนานเมื่อเปรียบกับปะการังชนิดอื่น ๆ เช่น *A. tenuis* ใช้เวลาเข้าสู่ระยะเริ่มต้นพลานูลา 36 ชั่วโมง และระยะพลานูลา 42 ชั่วโมง [9] *A. millepora* ใช้เวลาพัฒนาเข้าสู่ระยะพลานูลาใน 48 ชั่วโมง [8] อย่างไรก็ตามผลการศึกษาครั้งนี้มีความใกล้เคียงกับ *A. hyacinthus* ซึ่งพัฒนาเข้าสู่ระยะเริ่มต้นพลานูลาใช้เวลา 36 ชั่วโมง จากนั้นเข้าสู่ระยะพลานูลาภายใน 72 ชั่วโมง [16] ปัจจัยสิ่งแวดล้อมมีอิทธิพลต่อระยะเวลาการพัฒนาตัวอ่อน เช่น อุณหภูมิน้ำทะเล [17] [18] ความเค็มน้ำทะเล [19] และ ตะกอน [20] เป็นต้น อนึ่งในการศึกษาครั้งนี้ได้ควบคุมปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่เกี่ยวข้องดังกล่าวให้ใกล้เคียงกับสภาพจริงของแนวปะการังอ่าวตังเข็น ดังนั้นระยะเวลาการพัฒนาในการศึกษาครั้งนี้นั้นจึงเป็นระยะเวลาที่ควรจะเป็น อย่างไรก็ตามนอกจากปัจจัยที่กล่าวถึงข้างต้นแล้วยังขนาดของไข่ปะการังยังเป็นอีกปัจจัยที่ส่งผลระยะเวลาการพัฒนาอีกด้วย ซึ่งไข่ที่มีขนาดใหญ่ใช้เวลาในการพัฒนาตัวอ่อนช้ากว่าไข่ที่มีขนาดเล็ก [6] ผลจากการศึกษาครั้งนี้มีความใกล้เคียงกันกับข้อสรุปข้างต้น ผลการศึกษาพบว่าไข่ปะการัง *A. aspera* มีขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางเฉลี่ย 473.19±69.56 ไมโครเมตร ตัวอ่อนเข้าสู่ระยะเริ่มต้นพลานูลา 37.30 ชั่วโมงหลังการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ ขนาดของไข่ในการศึกษาครั้งนี้มีขนาดเล็กกว่าเล็กน้อยเมื่อเปรียบเทียบกับผลการศึกษาของ Figueiredo *et al* [6] ที่ได้ศึกษาในปะการังสกุล *Acropora* จำนวน 4 ชนิด ซึ่งมีขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางของไข่อยู่ในช่วง 511.20-607.20 ไมโครเมตร สำหรับระยะเวลาการพัฒนานั้นมีช่วงเวลาที่ใกล้เคียงกัน โดยตัวอ่อนของปะการังทั้ง 4 ชนิดใช้เวลาเข้าสู่ระยะเริ่มต้นพลานูลาใน 36 ชั่วโมงหลังการปฏิสนธิ ผลจากการสังเกตในการศึกษาครั้งนี้พบว่าระยะพลานูลาใช้เวลาอยู่ในมวลน้ำค่อนข้างนานก่อนที่จะลงเกาะพื้นผิววัสดุ ลักษณะเช่นนี้มักเกิดขึ้นกับ พลานูลาในปะการังกลุ่มที่มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวมและปฏิสนธิภายนอก ทั้งนี้เนื่องจากมีปริมาณไขมันภายในค่อนข้างมาก เช่น ตัวอย่างจาก *A. tenuis* มีปริมาณไขมันร้อยละ 85.2±6.30

ของน้ำหนักแห้ง [21] ลักษณะเช่นนี้ทำให้พลานูลาสามารถดำรงชีพในมวลน้ำได้นานและลงเกาะพื้นวัสดุช้ากว่าปะการังกลุ่มที่มีปริมาณไขมันน้อย [4, 21, 22] การมีสาหร่ายเซลล์เดียว (zooxanthellae) ในเนื้อเยื่อเป็นอีกหนึ่งปัจจัยที่ส่งผลต่อระยะเวลาการอยู่ในมวลน้ำ พลานูลาที่ได้รับสาหร่ายเซลล์เดียวจากโคโลนีแม่นั้นมักใช้ระยะเวลาอยู่ในมวลน้ำสั้นและลงเกาะพื้นวัสดุเร็ว [22] การที่ไม่พบสาหร่ายเซลล์เดียวในไข่ของปะการังที่ศึกษาในครั้งนี้นั้น ทำให้พลานูลาจำเป็นต้องอยู่ในมวลน้ำในระยะเวลาที่ค่อนข้างนาน ทั้งนี้เพื่อดูดซับสาหร่ายเซลล์เดียวจากมวลน้ำโดยรอบ สำหรับสร้างสารอาหารและพลังงานในการดำรงชีพ

ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าพลานูลาจะว่ายน้ำอยู่ที่ผิวน้ำต่อเนื่องประมาณ 24 ชั่วโมง จากนั้นเริ่มมีการเคลื่อนที่ลงสู่มวลน้ำด้านล่าง ผลจากการสังเกตพบว่าหลังจากพลานูลามีการเคลื่อนที่ลงสู่มวลน้ำด้านล่าง พฤติกรรมที่เกิดขึ้นนี้เป็นระยะทดสอบ (testing habitat) [23] หรือ ระยะลงเกาะชั่วคราว (temporarily attached) [1] พลานูลามักจะว่ายน้ำหลบซ่อนตามเงามืดด้านล่างของแผ่นกระเบื้องดินเผา บางส่วนมีการว่ายน้ำวนเวียนใกล้กับแผ่นกระเบื้องดินเผามากขึ้น บางครั้งอาจหยุดนิ่งบนพื้นวัสดุ พลานูลาเริ่มลงเกาะบนแผ่นกระเบื้องดินเผาในระยะเวลา 6 วันหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ ช่วงเวลาการลงเกาะของพลานูลาในครั้งนี้ยังอยู่ในช่วงเดียวกันกับปะการังชนิดอื่น ๆ ที่อยู่ในสกุล *Acropora* และกลุ่มที่มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวมและปฏิสนธิภายนอก ซึ่งส่วนใหญ่ใช้ระยะเวลาพัฒนาเป็นพลานูลาอยู่ในช่วง 4 - 6 วัน [1, 6] สำหรับการลงเกาะพื้นวัสดุเร็วนั้นมีรายงานในปะการัง *Goniastrea favulus* เกิดขึ้น 2.25 วันหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ [23] ผลจากการศึกษาแสดงถึงการดำรงชีพในระยะพลานูลาของปะการังเขากวาง *A. aspera* ก่อนลงเกาะบนพื้นวัสดุใช้เวลาค่อนข้างนาน ดังนั้นมีความเป็นไปได้ที่ปะการังชนิดนี้มีการแพร่กระจายได้ไกลจากแนวปะการังที่เป็นแหล่งกำเนิด อย่างไรก็ตามจำเป็นต้องมีข้อมูลอื่น ๆ เช่น ทิศทางและความเร็วของกระแสน้ำ รวมถึงศึกษาข้อมูลด้านพันธุศาสตร์ประชากรเพื่อสนับสนุนข้อสันนิษฐานนี้ ซึ่งเป็นสิ่งที่น่าสนใจในการศึกษาข้อมูลเพิ่มเติมต่อไปในอนาคต

สรุปผลการวิจัย

ผลจากการศึกษาครั้งนี้กล่าวได้ว่าปะการังเขากวาง *A. aspera* มีการสืบพันธุ์แบบเพศรวมที่มีการปฏิสนธิและพัฒนาตัวอ่อนภายนอก มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในช่วงแรม 5 - 7 ค่ำ โดยเกิดขึ้นในช่วงหลังพระอาทิตย์ตกดินประมาณ 2 ชั่วโมง จากนั้นพบเห็นการแบ่งเซลล์ระยะคลีเวจ เป็น 2 บลาสโตเมียร์ประมาณ 2.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ และมีการพัฒนาตัวอ่อนเข้าสู่ระยะต่าง ๆ ตามลำดับ จนเข้าสู่ระยะแกสทรูลาซึ่งเป็นการสิ้นสุดระยะตัวอ่อน ใช้เวลา 14.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ จากนั้นเข้าสู่ระยะเริ่มต้นพลานูลาในเวลา 37.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ และต่อมาพัฒนาเป็นพลานูลาภายใน 67.30 ชั่วโมงหลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ พลานูลาเริ่มลงเกาะพื้นกระเบื้องดินเผาในวันที่ 6 หลังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์

กิตติกรรมประกาศ

งานวิจัยนี้ได้รับงบประมาณสนับสนุนจาก สำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ (สวทช.) และการไฟฟ้าฝ่ายผลิตแห่งประเทศไทย (กฟผ.) ขอขอบคุณนักศึกษาจากสาขาวิทยาศาสตร์และคณิตศาสตร์ (ชีววิทยา) คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยี มหาวิทยาลัยราชภัฏภูเก็ต และ นักศึกษาจากคณะเทคโนโลยีและสิ่งแวดล้อม มหาวิทยาลัยสงขลานครินทร์ (วิทยาเขตภูเก็ต) ที่ได้ช่วยเหลืองานภาคสนามและในห้องปฏิบัติการ

เอกสารอ้างอิง

[1] Harrison, P. L., & Wallace, C. C. (1990). Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals (pp. 133-207). In Dubinsky, Z. (ed). *Coral reef ecosystem*. Elsevier, Amsterdam.

[2] Harrison, P. L. (2011). Sexual reproduction of scleractinian corals (pp. 59-85). In Dubinsky, Z. & Stambler, N. (eds). *Coral reefs: and ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht.

[3] Ball, E., Hayward, D., Reece-Hoyes, J., Hislop, N., Samuel, G., Saint, R., Harrison, P., & Miller, D. (2002). Coral development: from classical embryology to molecular control. *The International Journal of Developmental Biology*, 46, 671-678.

[4] Toh, T. C., Guest, J., & Chou, L. M. (2012). *Coral larval rearing in Singapore: observations on spawning timing, larval development and settlement of two common scleractinian coral species*. Contributions to Marine Science. National University of Singapore, Republic of Singapore.

[5] Harrison, P. L., Babcock, R. C., Bull, G. D., Oliver, J. K., Wallace, C. C., & Willis, B. L. (1984). Mass spawning in tropical reef corals. *Science*, 223, 1186-1189.

[6] Figueiredo, J., Baird, A. H., & Connolly, S. R. (2013). Synthesizing larval competence dynamics and reef-scale retention reveals a high potential for self-recruitment in corals. *Ecology*, 94, 650-659.

[7] Ritson-Williams, R., Arnold, S. N., Fogarty, N. D., Steneck, R. S., Vermeij, M. J., & Paul, V. J. (2009). New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 38, 437-457.

[8] วิภาดา ลลิตภัทรกิจ, ปฐพร เกื้อนุ้ย, สุชนา ชวนิชย์, และวรณพ วิยกาญจน์. (2558). การพัฒนาระยะต้นของตัวอ่อนปะการัง *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758) และ *Acropora millepora* (Ehrenburg, 1834) บริเวณหมู่เกาะแสมสาร จังหวัดชลบุรี (หน้า 1565-1574). ใน การประชุมหาดใหญ่วิชาการระดับชาติ ครั้งที่ 6. มหาวิทยาลัยหาดใหญ่.

[9] Okubo, N., & Motokawa, T. (2007). Embryogenesis in the reef-building coral *Acropora* spp.. *Zoological Science*, 24, 1169-1177.

[10] Okubo, N. (2016). Restructuring the traditional suborders in the order Scleractinia based on embryogenetic morphological characteristics. *Zoological Science*, 33, 116-123.

[11] Randall, C. J., Negri, A. P., Quigley, K. M., Foster, T., Ricardo, G. F., Webster, N. S., Bay, L.K., Harrison, P. L., Babcock, R. C., & Heyward, A. J. (2020). Sexual production of corals for reef restoration in the Anthropocene. *Marine Ecology Progress Series*, 635, 203-232.

[12] Gilmour, J. (1999). Experimental investigation into the effects of suspended sediment on fertilisation, larval survival and settlement in a scleractinian coral. *Marine Biology*, 135, 451-462.

[13] Fadlallah, Y. H. (1983). Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals. *Coral reefs*, 2, 129-150.

[14] Wallace, C. C. (1985). Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora*. *Marine Biology*, 88, 217-233.

[15] Ward, S., & Harrison, P. (2000). Changes in gametogenesis and fecundity of acroporid corals that were exposed to elevated nitrogen and phosphorus during the ENCORE experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 246, 179-221.

[16] Hayashibara, T., Ohike, S., & Kakinuma, Y. (1997). Embryonic and larval development and planula metamorphosis of four gamete-spawning *Acropora* (Anthozoa, Scleractinia) (pp 1231-1236). In *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*. Panama.

[17] Bassim, K., Sammarco, P., & Snell, T. (2002). Effects of temperature on success of (self and non-self) fertilization and embryogenesis in *Diploria strigosa* (Cnidaria, Scleractinia). *Marine Biology*, 140, 479-488.

[18] Woolsey, E. S., Byrne, M., & Baird, A. H. (2013). The effects of temperature on embryonic development and larval survival in two scleractinian corals. *Marine Ecology Progress Series*, 493, 179-184.

[19] Vermeij, M. J. A., Fogarty, N. D., & Miller, M. W. (2006). Pelagic conditions affect larval behavior, survival, and settlement patterns in the Caribbean coral *Montastraea faveolata*. *Marine Ecology Progress Series*, 310, 119-128.

[20] Jones, R., Ricardo, G. F., & Negri, A. P. (2015). Effects of sediments on the reproductive cycle of corals. *Marine Pollution Bulletin*, 100, 13-33.

[21] Harii, S., Nadaoka, K., Yamamoto, M., & Iwao, K. (2007). Temporal changes in settlement, lipid content and lipid composition of larvae of the spawning hermatypic coral *Acropora tenuis*. *Marine Ecology Progress Series*, 346, 89-96.

[22] Richmond, R. H. (1987). Energetics, competency, and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, 93, 527-533.

[23] Miller, K., & Mundy, C. (2003). Rapid settlement in broadcast spawning corals: implications for larval dispersal. *Coral reefs*, 22, 99-106.