

การพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังแข็งในจังหวัดระยองหลังเหตุการณ์ปะการังฟอกขาว ปีพ.ศ.2553 และน้ำท่วมใหญ่ปีพ.ศ.2554

Reproduction in Scleractinian Corals Following Bleaching 2010 and Flooding 2011 in Rayong Province

นรินทรรัตน์ คงจันทร์ตรี^{1*} และ อัญชลี จันทร์คง^{1,2}

Narinratana Kongjandtre^{1*} and Anchalee Chankong^{1,2},

¹ ภาควิชาวาริชศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยบูรพา

² ศูนย์วิจัยทรัพยากรทางทะเลและชายฝั่งอ่าวไทยฝั่งตะวันออก

¹Department of Aquatic Science, Faculty of Science, Burapha University.

²Department of Marine & Coastal Resources, Eastern Marine & Coastal Resources Research Center

วันที่รับบทความ 23 กรกฎาคม พ.ศ. 2557

วันที่ตอบรับตีพิมพ์ 16 กุมภาพันธ์ พ.ศ. 2558

บทคัดย่อ

แนวปะการังบริเวณภาคตะวันออกของประเทศไทย ได้รับผลกระทบจากการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศจากทั้งเหตุการณ์ปะการังฟอกขาวที่เกิดขึ้นในปี พ.ศ. 2553 และกรณีน้ำท่วมใหญ่ในปีพ.ศ. 2554 ซึ่งปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมเหล่านี้ส่งผลกระทบโดยตรงต่อการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการัง จากการเฝ้าติดตามรูปแบบการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังในบริเวณหมู่เกาะเสม็ดและหมู่เกาะมันจังหวัดระยองต่อเนื่องกันเป็นเวลาหนึ่งปี พบว่าในเดือนกุมภาพันธ์ 2554 ซึ่งเป็นรอบการสืบพันธุ์ฤดูหลักรอบแรกหลังเหตุการณ์ปะการังฟอกขาว ปะการังส่วนใหญ่ไม่มีการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ทั้งในบริเวณหมู่เกาะเสม็ดและหมู่เกาะมัน โดยมีค่าเฉลี่ยอยู่ที่ร้อยละ 69.9 และ 89.3 ตามลำดับ พบปะการังที่มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพียงร้อยละ 17.9 และ 10.7 ตามลำดับ แต่ในฤดูร้อนของรอบการสืบพันธุ์ที่สอง (กุมภาพันธ์ 2555) พบปะการังมีการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์สูงขึ้นเป็นร้อยละ 29.8 และ 34.7 ตามลำดับ การศึกษานี้ยังเป็นการรายงานครั้งแรกในประเทศไทยที่พบปะการังวงศ์ Favidae และ Mussidae มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์ในฤดูร้อน (ตุลาคม 2554) สูงถึงร้อยละ 39.5 และ 45.3 สำหรับการตอบสนองของปะการังแต่ละชนิดต่อการฟอกขาว พบว่าปะการัง *Goniastrea* spp. เป็นสกุลที่ได้รับผลกระทบจากการฟอกขาวน้อยกว่าปะการังสกุลอื่นอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ส่วนปะการังที่ได้รับผลกระทบมากที่สุดคือ ปะการัง *Favia* spp. และ *Platygyra* spp. และยังพบความสัมพันธ์ระหว่างช่วงเวลาปล่อยเซลล์สืบพันธุ์กับอุณหภูมิของน้ำทะเลในรอบปีซึ่งปะการังจะมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในช่วงที่อุณหภูมิ น้ำทะเลเพิ่มขึ้นสูงสุดในรอบปี และช่วงที่ปริมาณน้ำฝนลดลง ในระหว่างเดือนกุมภาพันธ์-มีนาคม และตุลาคม-พฤศจิกายน

คำสำคัญ : ปะการัง การสืบพันธุ์ การฟอกขาว สิ่งแวดล้อม จังหวัดระยอง

* Corresponding author, E-mail: narinratana@buu.ac.th

Abstract

Coral reefs in the Eastern of Thailand had an impact from climate change resulting from both the coral reefs bleaching in 2010 and the massive inundation in 2011. The environmental changes in temperature and river runoff directly affected on corals gametogenesis. We investigated coral reproductive patterns between the first and the second annual reproductive cycles at Samet and Man islands, Rayong province. The findings showed that the majority observed colonies at both Samet and Man islands did not developed their gametes in February 2011 (the first reproductive cycle after the coral bleaching). Only 17.9% and 10.7% of colonies with mature gametes were found at Samet and Man islands, respectively. In February 2012 (the second cycle) colonies with mature gametes increased up to 29.8% and 34.7% at Samet and Man islands. Our findings are the first study reporting that Faviidae and Mussidae have mature gametes in October 2011 and the gametes rates were as high as 39.5% at Samet islands and 45.3% at Man islands. Statistical significant differences of responses to coral bleaching among taxa were found. Coral bleaching posted the least impact upon *Goniastrea* spp. whereas *Favia* spp. and *Platygyra* spp. were the most affected. We also found that spawning period correlate with sea temperature. Biannual spawning could be specifically observed during the peak sea temperature of the year and reduction of the precipitation between February-March and October-November.

Keywords : coral, reproductive, bleaching, environment, Rayong province

บทนำ

แนวปะการังเป็นแหล่งทรัพยากรทางทะเลที่สำคัญ โดยเป็นทั้งแหล่งอาหาร แหล่งท่องเที่ยว ที่สร้างอาชีพและรายได้ให้กับคนในท้องถิ่นเป็นจำนวนมาก แต่ในปัจจุบันแนวปะการังหลายแห่งกำลังประสบปัญหาทรัพยากรถูกทำลาย ทั้งจากการใช้ประโยชน์จากมนุษย์และผลกระทบจากปรากฏการณ์ธรรมชาติ เช่น พายุ สึนามิ และผลกระทบจากภาวะโลกร้อนทำให้เกิดปัญหาการเปลี่ยนแปลงสภาวะภูมิอากาศของโลก ซึ่งส่งผลให้เกิดปะการังฟอกขาวเป็นบริเวณกว้าง (สถาบันวิจัยและพัฒนาทรัพยากรทางทะเล ชายฝั่งทะเล และป่าชายเลน, 2554; Brown *et al.*, 1996; Wilkinson, 1998) การเกิดปะการังฟอกขาวเกิดขึ้นได้ทั้งในกรณีที่อุณหภูมิของน้ำทะเลสูงเกินกว่าอุณหภูมิปกติ 1-2 องศาเซลเซียส มีผลทำให้ปะการังและสาหร่ายซูแซนเทลลีเกิดภาวะเครียด และสาหร่ายออกจากตัวปะการังไป ทำให้ปะการังมีสีซีดขาว และขาดอาหาร ทำให้ปะการังตายได้ในที่สุด (Hoegh-Guldberg, 1999) นอกจากนี้ปะการังฟอกขาวยังเกิดได้ในกรณีที่อุณหภูมิลดลงต่ำกว่าปกติ เช่น ในปีที่อากาศหนาวกว่าปกติและมีน้ำลงต่ำเวลากลางวันในฤดูหนาว ขณะที่อุณหภูมิจึงของอากาศต่ำกว่า 12 องศาเซลเซียส ดังที่มีรายงานบริเวณ Heron Island, Great Barrier Reef ประเทศออสเตรเลีย (Hoegh-Guldberg & Fine, 2004)

ศักยภาพในการฟื้นตัวของปะการังมีผลต่อสมดุลของระบบนิเวศแนวปะการัง ตัวแปรหนึ่งที่สำคัญ ได้แก่ ความสามารถในการผลิตประชากรรุ่นใหม่เข้ามาทดแทน โดยมีกระบวนการที่สำคัญคือ การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของปะการัง (Baker *et al.*, 2008; Smith *et al.*, 2008) โดยทั่วไปปะการังหลายชนิดที่มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ออกมาผสมในมวลน้ำ (broadcasting spawner) มักจะมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์พร้อมๆกันภายในคืนเดียวกัน (mass spawning event) ปะการังที่ปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ออกมาผสมในมวลน้ำส่วนใหญ่มีการสืบพันธุ์ปีละหนึ่งครั้ง ซึ่งช่วงเวลาในการปล่อย

เซลล์สืบพันธุ์ในภูมิภาคต่างๆของโลกจะแตกต่างกันไป (Mendes & Woodley, 2002) แต่จะสามารถคาดการณ์ช่วงเวลาปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังได้ในภูมิภาคที่มีการเก็บข้อมูลมากเพียงพอ (van Woosik *et al.*, 2006) เช่น บริเวณ Great Barrier Reef ประเทศออสเตรเลีย ปะการังมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในช่วงฤดูใบไม้ผลิ (เดือนตุลาคม-พฤศจิกายน) (Willis *et al.*, 1985; Babcock *et al.*, 1986) และในชายฝั่งตะวันตกของทวีปออสเตรเลีย (Western Australia) ปะการังมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในช่วงฤดูใบไม้ร่วง (เดือนมีนาคม-เมษายน) (Simpson, 1991) ปะการังบางแห่งอาจมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์สองครั้งต่อปี (Stobart *et al.*, 1992; Rosser & Baird, 2008; Baird *et al.*, 2011; Permata *et al.*, 2012) และบางแห่งปะการังอาจจะไม่ได้ปล่อยเซลล์สืบพันธุ์พร้อมๆกัน (asynchrony) เช่น ในฮาวาย (Hodgson, 1985) และทะเลแดง (Schlesinger & Loya, 1985) ในประเทศไทยมีรายงานฤดูกาลปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังเขากวาง (*Acropora* spp.) ในเดือนกุมภาพันธ์ ถึงเดือนเมษายน และพบปะการังเขากวางบางชนิดในภาคใต้มีฤดูกาลปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในฤดูร้อน ช่วงเดือนตุลาคม (ศรีสกุล ภิรมย์วรกร และคณะ, 2549) สำหรับการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังวงแหวนและปะการังสมอง (Faviidae) .ในฤดูหลักบริเวณภาคตะวันออกและภาคใต้ของประเทศไทย จะมีระยะเวลาแตกต่างกันเล็กน้อย ปะการังในวงศ์ Faviidae จะแบ่งการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ออกเป็นสองช่วง (split spawning) คือช่วงที่ประชากรส่วนใหญ่มีการสืบพันธุ์ (major spawning) ในภาคตะวันออกเกิดขึ้นในเดือน กุมภาพันธ์ ในขณะที่ภาคใต้จะเกิดขึ้นในเดือนมีนาคม และการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของประชากรส่วนน้อย (minor spawning) ในภาคตะวันออกจะเกิดขึ้นเดือนมีนาคม และภาคใต้เดือนเมษายน (Kongjandtre *et al.*, 2010)

มีรายงานในหลายพื้นที่ว่าปะการังบางชนิดพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์สองรอบต่อปี เช่น ในประเทศปาปัวนิวกินี (Oliver *et al.*, 1988) พาเลา (Penland *et al.*, 2004) อินโดนีเซีย (Permata *et al.*, 2012) และในบริเวณเขตร้อนของประเทศออสเตรเลีย (Stobart *et al.*, 1992) ความแตกต่างของพื้นที่แสดงให้เห็นอย่างชัดเจนในออสเตรเลีย โดยพบว่าขณะที่ปะการังเขากวางทั้งหมดของชายฝั่งด้านตะวันออกของทวีป ปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ครั้งเดียวในเดือนตุลาคม ปะการัง *Montipora* ที่ Magnetic Island มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ครั้งแรกในเดือนตุลาคม และครั้งที่สองในเดือนมีนาคม ขณะที่ปะการังเขากวาง (*Acropora*) และปะการังอีกหลายชนิดที่พบทางชายฝั่งด้านตะวันตกของทวีป มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ปีละสองครั้ง โดยการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ครั้งแรกเกิดขึ้นในฤดูใบไม้ร่วง ระหว่างเดือนมีนาคม-เมษายน และพบการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ครั้งที่สองในช่วงปลายฤดูใบไม้ผลิ (ตุลาคม-พฤศจิกายน) (Rosser & Gilmour, 2008; Rosser & Baird, 2008; Baird *et al.*, 2011)

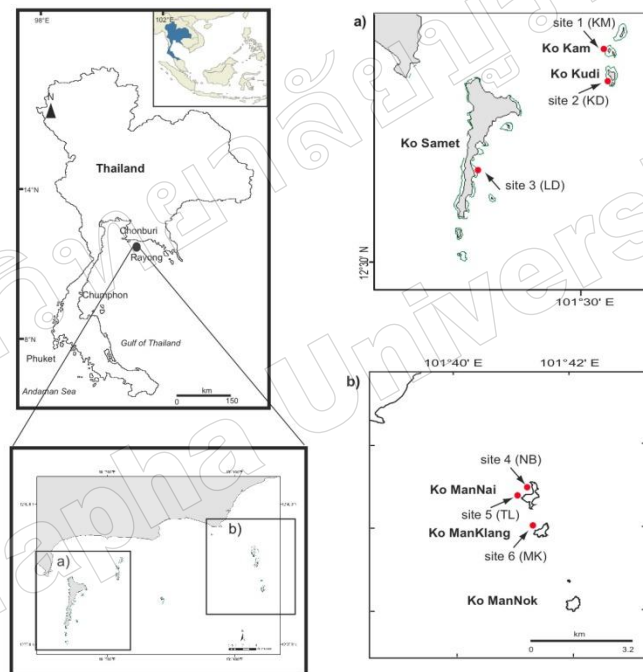
ปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อการพัฒนาและการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังมี 3 ปัจจัยหลัก คือ 1) อุณหภูมิ เป็นตัวกำหนดช่วงเวลาของการสืบพันธุ์ในรอบปี 2) ช้างขึ้น-ช้างแรม และน้ำขึ้น-น้ำลง เป็นตัวกำหนดช่วงเวลาในรอบเดือนที่จะมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ และ 3) แสง เป็นตัวกำหนดชั่วโมงของการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (Harrison & Wallace 1990; van Woosik, 2010) จากรายงานช่วงเวลาในการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังจากที่ต่างๆทั่วโลก พบว่านอกจากอุณหภูมิแล้ว ช่วงเวลาในการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ยังมีความสัมพันธ์กับปริมาณฝน โดย Mendes & Woodley (2002) พบว่าความสัมพันธ์ของปริมาณฝนกับรูปแบบการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการัง มีลักษณะเป็น 2 รูปแบบ คือ 1) ปะการังไม่เคยปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในเดือนที่มีฝนตกมาก และ 2) บริเวณที่มีความแตกต่างของอุณหภูมิในรอบปีน้อย (เช่น มัลดีฟ หมู่เกาะโซโลมอน กวม พาเลา) การปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังจะเกิดขึ้นก่อนฤดูฝน แต่ในประเทศไทยยังขาดข้อมูลเกี่ยวกับสิ่งแวดล้อมและช่วงเวลาในการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังในภูมิภาคต่างๆ อีกทั้งยังไม่เคยมีรายงานผลกระทบที่เกิดจากเหตุการณ์ปะการังฟอกขาวและการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมต่อการสืบพันธุ์ของปะการังแข็ง

ดังนั้นในการศึกษานี้จึงมีวัตถุประสงค์เพื่อ 1) ติดตามรูปแบบการพัฒนาเชลล์สีบพันธุ์ของปะการังแข็งในจังหวัดระยองหลังจากเกิดปะการังฟอกขาวในปีพ.ศ.2553และกรณีน้ำท่วมใหญ่ในปีพ.ศ.2554 2) ตรวจสอบความสัมพันธ์ของรูปแบบการพัฒนาเชลล์สีบพันธุ์ของปะการังแข็งในจังหวัดระยอง กับปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อการพัฒนาเชลล์สีบพันธุ์

วิธีการวิจัย

พื้นที่ศึกษา

ศึกษาแนวปะการังบริเวณชายฝั่งจังหวัดระยอง ครอบคลุมพื้นที่หมู่เกาะเสม็ด – ภูเก็ต (ภาพที่ 1a) และ หมู่เกาะมัน (ภาพที่ 1b) โดยสุ่มเลือกตัวแทนแนวปะการัง 3 แห่งจากแต่ละหมู่เกาะ รวมทั้งสิ้น 6 สถานี ได้แก่ สถานีที่ 1 เกาะขาม สถานีที่ 2 เกาะภูเก็ต สถานีที่ 3 อ่าวลุงดำ เกาะเสม็ด สถานีที่ 4 หาดหน้าบ้าน เกาะมันใน สถานีที่ 5 อ่าวต้นเลียบ เกาะมันใน และสถานีที่ 6 เกาะมันกลาง

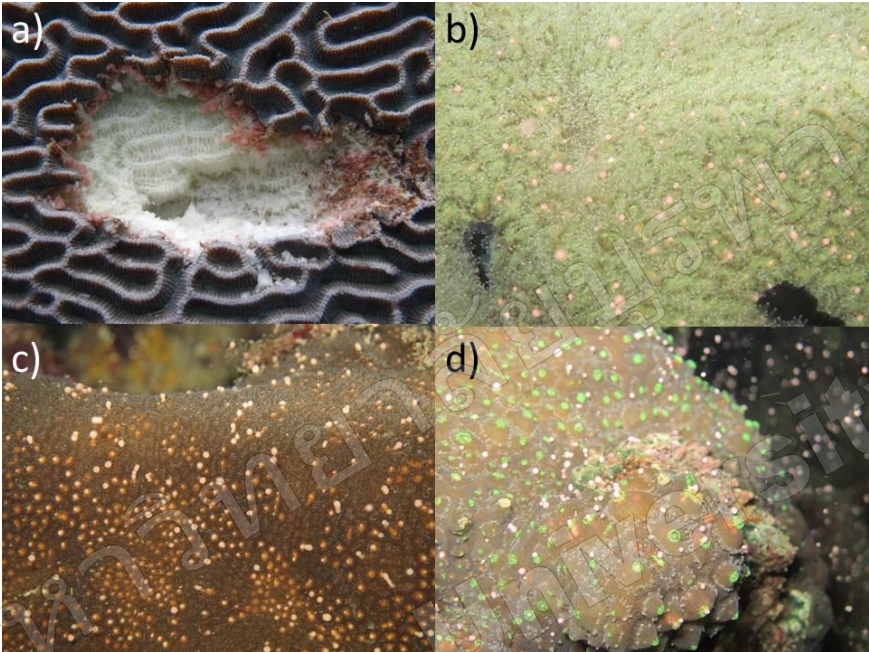


ภาพที่ 1 สถานีศึกษาในพื้นที่หมู่เกาะเสม็ด-ภูเก็ต และหมู่เกาะมัน จังหวัดระยอง

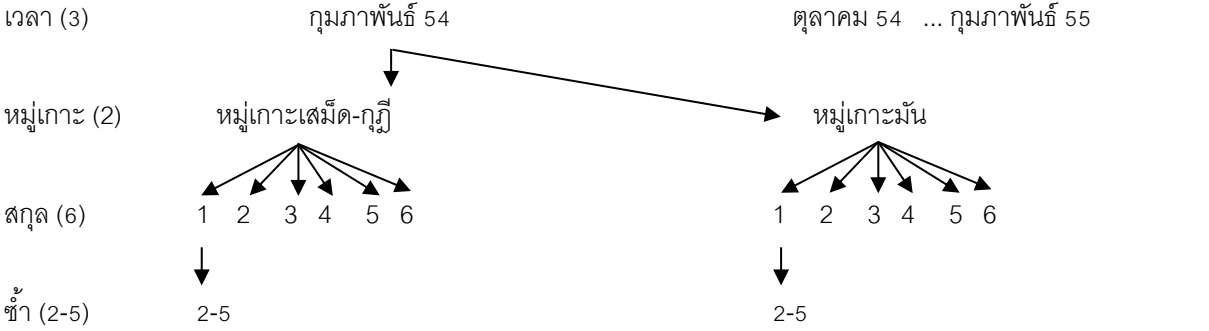
การเก็บตัวอย่างและการวิเคราะห์ตัวอย่าง

คัดเลือกปะการังที่เป็นสกุลเด่นในพื้นที่ และติดเครื่องหมายโคโลนีของปะการังในสกุล *Favia* spp., *Favites* spp., *Goniastrea* spp., *Platygyra* spp., *Symphyllia* spp. และ *Porites* spp. อย่างน้อย 2 โคโลนี ต่อสกุล จากในแต่ละสถานี เพื่อตรวจสอบการพัฒนาเชลล์สีบพันธุ์ เก็บตัวอย่างโดยการหัก หรือตัดชิ้นส่วนจากปลายกิ่งหรือก้อนโคโลนีที่ต้องการศึกษา (ภาพที่ 2) บันทึกระยะเวลาการพัฒนาของเชลล์สีบพันธุ์ในภาคสนาม (ยกเว้นปะการังสกุล *Porites* เนื่องจากไม่สามารถสังเกตเห็นได้ด้วยตาเปล่า) สีของเชลล์ไขจะมีการเปลี่ยนแปลงตามความสมบูรณ์ โดยสถานะของเชลล์สีบพันธุ์แบ่งออกเป็น 3 สถานะ คือ 1) สมบูรณ์ เชลล์ไขมีสีเข้ม (สีแดง ส้ม ชมพู หรือเขียว) แสดงว่าพร้อมปล่อยออกไปเพื่อผสมพันธุ์ในเดือนนั้นหรือเดือนถัดไป 2) ไม่สมบูรณ์ เชลล์ไขสีซีด แสดงว่าพร้อมปล่อยออกไปเพื่อผสมพันธุ์

ในอีกสองสามเดือน และ 3) ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์ แสดงว่าไม่มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์อย่างน้อยในอีกสามเดือน หรือเพิ่งปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ไป (Baird et al., 2002) กำหนดช่วงเวลาการเก็บตัวอย่างออกเป็น 3 ครั้ง คือ ระหว่างเดือนกุมภาพันธ์ 2554 ตุลาคม 2554 และกุมภาพันธ์ 2555 เพื่อให้ครอบคลุมฤดูหลักและฤดูรองในการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ (ศรีสกุล ภิรมย์วารากร และคณะ, 2549) ตั้งแผนเก็บตัวอย่างภาพที่ 3 เนื้อเยื่อที่เก็บได้จากปะการังทั้ง 6 สกุลดังกล่าวข้างต้น ถูกนำไปแช่ในสารละลายฟอรัลดีไฮด์ 10% ในน้ำทะเล และนำมาสลายหีนปูนด้วยกรดอะซิติก 10% ผ่านกระบวนการทางเนื้อเยื่อวิทยา และนำไปย้อมสี Hematoxylin และ Eosin และบันทึกระยะการพัฒนาระยะของเซลล์สืบพันธุ์ภายใต้กล้องจุลทรรศน์ (Glynn et al., 1994)



ภาพที่ 2 a) ลักษณะสีส้มแดงของเซลล์ไข่ เป็นตัวบ่งชี้ความสมบูรณ์ของไข่ซึ่งใช้ในการศึกษาสถานะของเซลล์สืบพันธุ์ปะการัง Faviidae และ Mussidae ในธรรมชาติ b) การปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังสมองร่องยาว (*Platygyra daedalea*) c) ประมาณครึ่งชั่วโมงก่อนที่จะมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ จะสามารถสังเกตเห็นก้อนเซลล์สืบพันธุ์ได้ที่บริเวณปากของโพลิป (ปะการังรังผึ้ง *Goniastrea retiformis*) d) ก้อนเซลล์สืบพันธุ์ที่ปล่อยออกจากโคโลนีของปะการังช่องเหลี่ยม (*Favites* sp.) ในคืนผสมพันธุ์ ไข่และอสุจิจะแตกออกจากกันเมื่อก้อนเซลล์สืบพันธุ์สัมผัสผิวน้ำ



ภาพที่ 3 แผนการเก็บข้อมูลในการประเมินสัดส่วนของปะการังที่มีการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ในระยะต่างๆ

การเก็บข้อมูลสิ่งแวดล้อม และการวิเคราะห์ข้อมูล

ติดตั้งเครื่องตรวจวัดอุณหภูมิ (temperature logger) ในภาคสนามบริเวณหมู่เกาะเสม็ด และหมู่เกาะมัน หมู่เกาะละสองสถานี้ ตั้งแต่เดือนสิงหาคม 2554 ถึงเดือนมีนาคม 2555 เพื่อติดตามการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิของน้ำทะเลในแนวปะการัง ประกอบด้วยข้อมูลจากกรมทรัพยากรทางทะเลและชายฝั่งที่มีการเก็บข้อมูลน้ำทะเลชายฝั่งอยู่เป็นประจำ สำหรับข้อมูลการตรวจวัดคุณภาพน้ำทางกายภาพและทางเคมี ได้แก่ อุณหภูมิ ความเค็ม ความเป็นกรด-ด่าง และสารแขวนลอยทั้งหมด (Total Suspended Solids: TSS) บริเวณชายฝั่งจังหวัดระยอง ได้รับความอนุเคราะห์จากฝ่ายสมุทรศาสตร์และสิ่งแวดล้อมทางทะเล ศูนย์วิจัยทรัพยากรทางทะเลและชายฝั่งอ่าวไทยฝั่งตะวันออก กรมทรัพยากรทางทะเลและชายฝั่ง และใช้ข้อมูลทางสิ่งแวดล้อมอื่นๆ เช่น ปริมาณน้ำฝน จากกรมอุตุนิยมวิทยาเพื่อประกอบการวิเคราะห์ข้อมูล

เนื่องจากการเก็บตัวอย่างแต่ละครั้ง มีข้อจำกัดทางด้านสภาพภูมิอากาศ ความขุ่นใสของน้ำทะเล ทำให้การเก็บตัวอย่างเนื้อเยื่อจากปะการังโคโลนีเดิมในบางช่วงเวลาไม่ครบถ้วน ดังนั้นในการวิเคราะห์ความแตกต่างทางสถิติจึงมีการแยกวิเคราะห์ข้อมูลเป็นชุดๆ โดย 1) วิเคราะห์ความแปรปรวนตัวแปรเดียว (Analysis of Variance: ANOVA) จากค่าเฉลี่ยร้อยละของการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ระยะต่างๆ ที่บันทึกในภาคสนามในปะการังสกุล *Favia* spp. *Favites* spp. *Goniastrea* spp. *Platygyra* spp และ *Symphyllia* spp (ค่าเฉลี่ยร้อยละของโคโลนีที่ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์ เซลล์สืบพันธุ์ยังไม่สมบูรณ์ และเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์) โดยเปรียบเทียบตามเวลาระหว่างเดือนกุมภาพันธ์ 2554 ตุลาคม 2554 และกุมภาพันธ์ 2555 2) บันทึกระยะเวลาการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังทั้งห้าสกุลข้างต้น และปะการัง *Porites* spp. จากข้อมูลทางเนื้อเยื่อวิทยา โดยแบ่งระยะการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์เป็น 4 ระยะ ข้อมูลที่ได้จะถูกนำมาวิเคราะห์ความแตกต่างระหว่างระยะเวลาการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังสกุลต่างๆ ตามช่วงเวลา และเปรียบเทียบความแตกต่างของการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ภายในสกุลที่เวลาต่างๆ ด้วยการวิเคราะห์ความแปรปรวนหลายตัวแปร (Multivariate Analysis of Variance: MANOVA) และหาความสัมพันธ์ (Pearson's Correlation) ระหว่างข้อมูลการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์กับข้อมูลสิ่งแวดล้อม ตามเวลา โดยใช้โปรแกรมทางสถิติ ได้แก่ SPSS v.19 และ PERMANOVA+ for PRIMER (PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK)

ผลการวิจัยและวิจารณ์ผล

รูปแบบการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังแข็งในจังหวัดระยองหลังจากเหตุการณ์ปะการังฟอกขาว ระยะการพัฒนาของเซลล์สืบพันธุ์ในภาคสนาม

จากการสำรวจการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังแข็งในวงศ์ Faviidae จำนวน 4 สกุล ได้แก่ ปะการังสมอง ร่องยาว (*Platygyra* spp.) ปะการังรังผึ้ง (*Goniastrea* spp.) ปะการังช่องเหลี่ยม (*Favites* spp.) ปะการังวงแหวน (*Favia* spp.) ปะการังแข็งในวงศ์ Mussidae 1 สกุล คือ ปะการังสมองร่องใหญ่ (*Symphyllia* spp.) บริเวณหมู่เกาะเสม็ด และหมู่เกาะมัน เมื่อพิจารณาในภาพรวมโดยเปรียบเทียบค่าเฉลี่ยร้อยละของโคโลนีปะการังทั้งห้าสกุลที่มีการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ระยะต่างๆตามเวลา พบร้อยละของโคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์ในเดือนตุลาคม 2554 และกุมภาพันธ์ 2555 สูงกว่าในเดือนกุมภาพันธ์ 2554 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p \leq 0.05$)

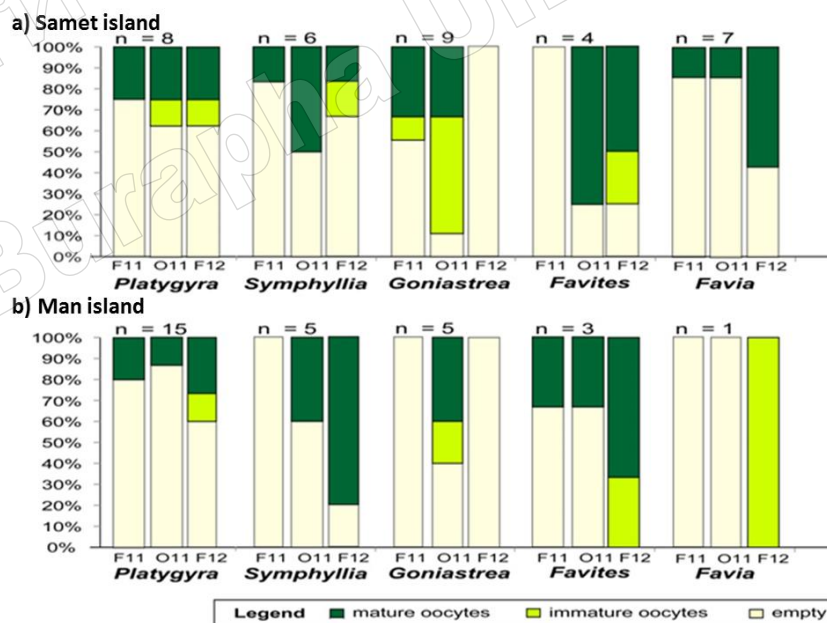
ผลกระทบจากเหตุการณ์ปะการังฟอกขาวต่อการสืบพันธุ์ของปะการังในภาคสนาม

ในเดือนกุมภาพันธ์ 2554 ซึ่งปกติเป็นฤดูกาลสืบพันธุ์ของปะการัง แต่เนื่องจากเป็นรอบการสืบพันธุ์รอบแรกที่ได้รับผลกระทบจากเหตุการณ์ปะการังฟอกขาว บริเวณหมู่เกาะเสม็ด (ภาพที่ 4a F11; n = 34) พบร้อยละของโคโลนี

ที่มีเซลล์สืบพันธุ์ที่สมบูรณ์เพศ (mature) พร้อมปล่อยภายในหนึ่งเดือนเฉลี่ยร้อยละ (\pm SE) 17.9 ± 5.6 ระยะเวลาที่มีเซลล์สืบพันธุ์แต่ยังไม่สมบูรณ์ (immature) คาดว่าจะปล่อยในเดือนถัดไป เฉลี่ยร้อยละ 2.2 ± 2.2 และโคโลนีที่ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์เฉลี่ยร้อยละ 69.9 ± 7.3 บริเวณหมู่เกาะมัน จากจำนวนโคโลนีปะการังทุกสกุลที่ติดตามสำรวจ ($n = 29$) พบสัดส่วนของโคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์ที่สมบูรณ์เพศ เฉลี่ยร้อยละ 10.7 ± 6.9 และโคโลนีที่ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์เฉลี่ยร้อยละ 89.3 ± 6.9

เป็นที่น่าสังเกตว่าพบจำนวนโคโลนีของปะการังที่มีการผลิตเซลล์สืบพันธุ์ที่สมบูรณ์เพศ ในช่วงเดือนตุลาคม 2554 ซึ่งเป็นครั้งแรกที่มีรายงานในประเทศไทย โดยบริเวณหมู่เกาะเสม็ด จากจำนวนโคโลนีปะการังทุกสกุลที่ติดตามสำรวจ ($n = 34$) พบว่ามีโคโลนีของปะการังที่มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศพร้อมปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ในเดือนนั้น เฉลี่ยร้อยละ 39.5 ± 10.6 โคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์แต่ยังไม่สมบูรณ์ เฉลี่ยร้อยละ 13.6 ± 10.8 และโคโลนีที่ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์ เฉลี่ยร้อยละ 46.9 ± 13.3 (ภาพที่ 4a O11) บริเวณหมู่เกาะมันใน พบโคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศเฉลี่ยร้อยละ 45.3 ± 14.5 โคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์แต่ยังไม่สมบูรณ์ เฉลี่ยร้อยละ 4.0 ± 4.0 และโคโลนีที่ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์เฉลี่ยร้อยละ 70.7 ± 10.5 (ภาพที่ 4b O11)

เดือนกุมภาพันธ์ 2555 ถือเป็นรอบการสืบพันธุ์ในปีที่ 2 หลังจากเหตุการณ์ปะการังฟอกขาว พบปะการังมีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศเฉลี่ยสูงขึ้นกว่าในช่วงเดือนกุมภาพันธ์ 2554 โดยภาพรวมบริเวณหมู่เกาะเสม็ดพบโคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศเฉลี่ยร้อยละ 29.8 ± 10.6 โคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์แต่ยังไม่สมบูรณ์ เฉลี่ยร้อยละ 10.8 ± 4.9 และโคโลนีที่ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์เฉลี่ยร้อยละ 59.4 ± 12.6 (ภาพที่ 4a F12) บริเวณหมู่เกาะมัน พบจำนวนโคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศ เฉลี่ยร้อยละ 34.7 ± 16.7 โคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์แต่ยังไม่สมบูรณ์ เฉลี่ยร้อยละ 29.3 ± 18.9 และโคโลนีที่ไม่มีเซลล์สืบพันธุ์ เฉลี่ยร้อยละ 36.0 ± 19.439 (ภาพที่ 4b F12)



ภาพที่ 4 ระยะเวลาการพัฒนาระยะของเซลล์สืบพันธุ์ เซลล์สืบพันธุ์ที่สมบูรณ์ (mature oocytes) เซลล์สืบพันธุ์ที่ยังไม่สมบูรณ์ (immature oocytes) และไม่มีเซลล์สืบพันธุ์ (empty) (a) สำรวจในโคโลนีปะการังที่ติดเครื่องหมายในบริเวณหมู่เกาะเสม็ด และ (b) หมู่เกาะมัน ในระหว่างเดือนกุมภาพันธ์ 2554 ถึงเดือนกุมภาพันธ์ 2555 (F11 = February 2011, O11 = October 2011, F12 = February 2012, n = จำนวนโคโลนีที่สำรวจ; n = จำนวนโคโลนีที่สำรวจ)

การพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังแข็งในจังหวัดระยอง จากข้อมูลทางเนื้อเยื่อวิทยา

จากข้อมูลทางเนื้อเยื่อวิทยาเมื่อเปรียบเทียบความแตกต่างระหว่างระยะการพัฒนาระหว่างเซลล์ไข่และอสุจิ ในปะการังสกุล *Favia* spp. *Favites* spp. *Goniastrea* spp. *Platygyra* spp. *Symphyllia* spp. และ *Porites* spp. ที่เวลาเดียวกันพบว่าในเดือนกุมภาพันธ์ 2554 และตุลาคม 2554 มีความแตกต่างระหว่างสกุลอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ แต่ไม่พบความแตกต่างระหว่างสกุลในเดือนกุมภาพันธ์ 2555

เดือนกุมภาพันธ์ 2554 พบความแตกต่างของระยะการพัฒนาระหว่างเซลล์สืบพันธุ์ระหว่างสกุลอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($p \leq 0.01$) โดยความแตกต่างที่เกิดขึ้นเกิดจากความแตกต่างระหว่างปะการังสกุล *Goniastrea* และ *Favia* ($p \leq 0.05$) สกุล *Goniastrea* และ *Platygyra* ($p \leq 0.05$) สกุล *Goniastrea* และ *Symphyllia* ($p \leq 0.05$) สกุล *Porites* และ *Favia* ($p \leq 0.005$) สกุล *Porites* และ *Platygyra* ($p \leq 0.01$) และสกุล *Porites* และ *Symphyllia* ($p \leq 0.05$) ซึ่งแสดงให้เห็นว่าผลกระทบจากเหตุการณ์ปะการังฟอกขาว ส่งผลกระทบต่อการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังสกุล *Goniastrea* และสกุล *Porites* น้อยกว่าในสกุล *Favia*, *Platygyra* และ *Symphyllia* อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

ในเดือนตุลาคม 2554 พบการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังในจังหวัดระยอง หลังจากที่เคยมีความเชื่อว่าปะการังแข็งจะมีการสืบพันธุ์ภายในหนึ่งครั้งในรอบปี แต่ในระยะไม่กี่ปีมานี้ เริ่มมีการรายงานว่าการสืบพันธุ์ในภูมิภาคเขตร้อน มีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ได้สองครั้งต่อปี (Baird et al., 2011; Stoddart et al., 2012) ในรอบการสืบพันธุ์นี้ยังคงพบความแตกต่างของการพัฒนาระหว่างเซลล์สืบพันธุ์ระหว่างสกุลอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ โดยเกิดจากความแตกต่างระหว่างสกุล *Goniastrea* และ *Favia* ($p \leq 0.05$), สกุล *Goniastrea* และ *Porites* ($p \leq 0.001$), สกุล *Porites* และ *Favites* ($p \leq 0.05$), สกุล *Porites* และ *Platygyra* ($p \leq 0.05$), สกุล *Porites* และ *Symphyllia* ($p \leq 0.05$) โดยสาเหตุที่ยังคงพบความแตกต่างระหว่างสกุล *Goniastrea* และ *Favia* อาจเป็นผลเนื่องมาจากจำนวนตัวอย่างของสกุล *Favia* ที่เก็บได้ในรอบเดือนตุลาคมนี้มีจำนวนน้อย ($n=2$) สำหรับความแตกต่างที่เกิดขึ้นระหว่างสกุล *Porites* และปะการังในสกุลอื่นๆ เนื่องมาจากความแตกต่างของลักษณะการสืบพันธุ์ที่ต่างกัน โดยตัวอย่างในสกุล *Porites* ที่ศึกษาพบมีการสืบพันธุ์ทั้งแบบแยกเพศ (gonochoric) โดยมีโคโลนีที่ผลิตเฉพาะเซลล์ไข่อย่างเดียว และโคโลนีที่ผลิตเฉพาะสเปิร์มอย่างเดียว และแบบกระเทย (hermaphroditic) ซึ่งมีการผลิตเซลล์ไข่และอสุจิภายในโคโลนีเดียวกันเช่นเดียวกับปะการังชนิดอื่นๆ และสงสัยว่าปะการังบางโคโลนีจะมีการปฏิสนธิภายในและมีการพัฒนาตัวอ่อนภายในโคโลนีแม่ โดยพบปะการังหนึ่งโคโลนีที่มีลักษณะเซลล์ไข่พัฒนาคัดคล้ายกับตัวอ่อนระยะพลาเนลูลา สอดคล้องกับรายงานรูปแบบการสืบพันธุ์ของปะการัง *Porites* จากที่อื่นๆ (เช่น Richmond & Hunter, 1990; Neves, 2000)

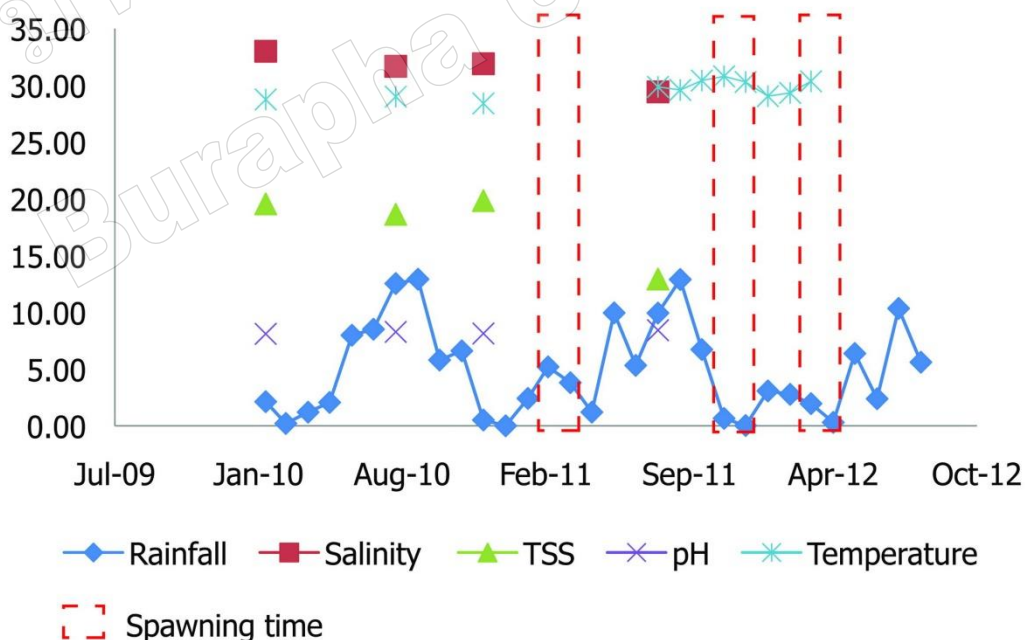
เดือนกุมภาพันธ์ 2555 ไม่พบความแตกต่างของระยะการพัฒนาระหว่างเซลล์สืบพันธุ์ระหว่างสกุล ซึ่งอาจเป็นเครื่องหมายแสดงให้เห็นว่าปะการังที่ได้รับผลกระทบจากเหตุการณ์ปะการังฟอกขาวเริ่มกลับเข้าสู่สภาวะปกติที่มีการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ได้ ซึ่งสอดคล้องกับที่เคยมีรายงานในปะการังแข็ง และปะการังอ่อนถึงระดับความรุนแรงของการฟอกขาวที่แตกต่างกัน จะส่งผลต่อการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังในรอบการสืบพันธุ์ที่ 1 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (Baird & Marshall, 2002; Michalek-Wagner & Willis, 2001)

ในสถานการณ์ปกติปะการังก้อนโดยเฉพาะในวงศ์ Faviidae ในบริเวณชายฝั่งทะเลภาคตะวันออก จะมีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศพร้อมปล่อยในเดือน กุมภาพันธ์ – มีนาคม ร้อยละ 60-100 (Kongjandtre et al., 2010) และในปะการังเขากวางบริเวณแนวปะการังชายฝั่งภาคตะวันออก พบโคโลนีที่มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศประมาณร้อยละ 30-40 ในระหว่างเดือนกุมภาพันธ์-เมษายน (ธรรมศักดิ์ ยี่มิน, 2542) และพบปะการังเขากวางบางชนิดมีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศในช่วงเดือนตุลาคม บริเวณแนวปะการังชายฝั่งภาคใต้ของประเทศไทย (ศรีสกุล ภิรมย์วรการ และคณะ, 2549) แต่จากการศึกษาในครั้งนี้ไม่พบปะการังเขากวางที่โตเต็มวัยเลย เนื่องจากได้รับผลกระทบจากปะการังฟอกขาว

โดยปะการังเขากวางเต็มวัยตายไปเกือบทั้งหมด ซึ่งเหตุการณ์นี้มีลักษณะเช่นเดียวกับในกรณีที่เกิดการฟอกขาวในอ่าวไทยในช่วงปี 2541 ธรรมชาติ ยี่มิน (2542) ตัดเครื่องหมายโคโลนีของปะการังเขากวางในจังหวัดชลบุรี เพื่อศึกษาการสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของปะการัง *Acropora hyacinthus* พบว่าช่วงที่เกิดเหตุการณ์ปะการังฟอกขาวระหว่างเดือนพฤษภาคม ถึง ธันวาคม 2541 ไม่พบ oocyte ในตัวอย่างปะการัง และมีปะการังตายประมาณร้อยละ 80 ของโคโลนีที่ศึกษา ที่เหลือรอดร้อยละ 20 พบว่าเริ่มมีการพัฒนา oocyte ในช่วงเดือนมกราคม 2542 คือรอบการสืบพันธุ์รอบที่ 1 หลังเกิดเหตุการณ์ สำหรับในกลุ่มปะการังก่อน การศึกษาครั้งนี้พบปะการังก่อนในวงศ์ Faviidae และ Mussidae มีเซลล์สืบพันธุ์สมบูรณ์เพศในช่วงเดือนกุมภาพันธ์-มีนาคม 2554 เพียงไม่เกินร้อยละ 20 และพบจำนวนโคโลนีของปะการังมีความสมบูรณ์เพศมากขึ้น ในเดือนกุมภาพันธ์ 2555 ซึ่งแสดงให้เห็นว่าปะการังก่อนส่วนใหญ่ได้รับผลกระทบจากการฟอกขาว โดยพลังงานที่นำมาใช้ในการสืบพันธุ์ของปะการังส่วนใหญ่ลดลง อาจเป็นผลของความรุนแรงที่เกิดการฟอกขาวในปะการังแต่ละโคโลนี ในแต่ละพื้นที่ที่มีความรุนแรงแตกต่างกัน ซึ่งผลของปะการังที่ฟอกขาวรุนแรง และฟอกขาวปานกลาง จะส่งผลต่อความดกไข่ การปฏิสนธิ และความอ่อนไหวของตัวอ่อนปะการัง รวมถึงระยะเวลาที่ปะการังใช้เวลาในการฟื้นตัวเพื่อผลิตเซลล์สืบพันธุ์อีกครั้ง (Michalek-Wagner & Willis, 2001) ซึ่ง Ward et al. (2000) พบปะการังหลายชนิดที่เกาะ Heron ประเทศออสเตรเลีย ในปีค.ศ. 1998 โคโลนีที่ฟอกขาวจะมีจำนวนเซลล์สืบพันธุ์น้อยกว่าและมีขนาดของไข่เล็กกว่าโคโลนีที่ไม่ฟอกขาวอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ

ความสัมพันธ์ของปัจจัยสิ่งแวดล้อม การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิของน้ำทะเลและการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังแข็งในจังหวัดระยอง

เมื่อพิจารณาแนวโน้มการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีความสำคัญต่อการดำรงชีวิตของปะการัง ได้แก่ pH อุณหภูมิของน้ำทะเล ปริมาณน้ำฝน ความเค็ม และปริมาณสารแขวนลอยทั้งหมด กับช่วงเวลาในการสืบพันธุ์ของปะการังในจังหวัดระยอง (ภาพที่ 5)



ภาพที่ 5 ความสัมพันธ์ระหว่างปัจจัยสิ่งแวดล้อม และช่วงเวลาการสืบพันธุ์ของปะการังในจังหวัดระยอง (unit: rainfall = mm., salinity = ppt., TSS = mg/l, Temperature = degree Celsius)

พบว่ารอบการสืบพันธุ์ของปะการังแข็งในจังหวัดระยองจะเกิดขึ้นในช่วงฤดูร้อน ระหว่างเดือนกุมภาพันธ์ถึงมีนาคม และช่วงเปลี่ยนฤดูมรสุมก่อนเข้าฤดูหนาว ระหว่างเดือนตุลาคมและพฤศจิกายน โดยมีความสัมพันธ์กับอุณหภูมิของน้ำทะเล ที่เพิ่มขึ้นสูงกว่าช่วงเวลาอื่นๆในรอบปีอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ (Pearson correlation =1; $p \leq 0.01$) ประกอบกับปริมาณน้ำฝน (Pearson correlation =0.8; $p > 0.05$) ที่เพิ่มขึ้นเล็กน้อยหลังจากปะการังมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ไปแล้ว สอดคล้องกับรายงานของ Mendes & Woodley (2002) ซึ่งให้ข้อเสนอแนะว่าปะการังปล่อยเซลล์สืบพันธุ์โดยเลี้ยงฤดูฝน ซึ่งอาจเนื่องจากน้ำความเค็มต่ำจะส่งผลต่ออัตราการปฏิสนธิและการพัฒนาของตัวอ่อน (True & Piroomvaragorn, 2010)

สรุปผลการวิจัย

1. เหตุการณ์ปะการังฟอกขาวในปี 2554 ส่งผลกระทบอย่างมากต่อการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังในจังหวัดระยองในฤดูหลัก (กุมภาพันธ์ 2554) แต่พบว่าปะการังในวงศ์ Faviidae และ Mussidae มีการฟื้นตัวได้เร็ว โดยพบว่าสามารถปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ได้ในฤดูร้อน (ตุลาคม 2554) และมีการฟื้นตัวได้เกือบสมบูรณ์ในปีถัดมา (กุมภาพันธ์ 2555)
2. ปะการังวงศ์ Faviidae และ Mussidae มีการพัฒนาเซลล์สืบพันธุ์สองรอบ และมีการปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ฤดูหลักในเดือนกุมภาพันธ์ และฤดูรองในเดือนตุลาคม
3. ช่วงเวลาปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังในจังหวัดระยอง มีความสัมพันธ์กับอุณหภูมิของน้ำทะเลอย่างมีนัยสำคัญ

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณทุนสนับสนุนการวิจัยจากคณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยบูรพา ทุนอุดหนุนการวิจัยประเภทเงินรายได้คณะวิทยาศาสตร์ ปีงบประมาณ 2555

เอกสารอ้างอิง

- ธรรมศักดิ์ ยี่มิน (2542). การสืบพันธุ์แบบอาศัยเพศของปะการังชนิด *Acropora hyacinthus* ในอ่าวไทย. รายงานวิจัยฉบับสมบูรณ์, ภาควิชาชีววิทยา, คณะวิทยาศาสตร์, มหาวิทยาลัยรามคำแหง.
- ศรีสกุล ภิรมย์วรการ, ลลิตา ปัจฉิม, เนรินทร์รัตน์ คงจันทร์ตรี, รณวัฒน์ บุญระกอบ และธัญชี่ จันทร์คง (2549). ฤดูปล่อยเซลล์สืบพันธุ์ของปะการังเขากวาง (สกุล *Acropora*) ในอ่าวไทย. วารสารวิจัยวิทยาศาสตร์ (Section T), 5(1), 39-49.
- สถาบันวิจัยและพัฒนาทรัพยากรทางทะเล ชายฝั่งทะเลและป่าชายเลน (2554) รายงานเบื้องต้น ผลกระทบจากการเกิดปะการังฟอกขาว ปี 2553. กลุ่มชีววิทยาและนิเวศวิทยาทางทะเลและชายฝั่ง. วันที่ค้นข้อมูล 23 กรกฎาคม พ.ศ. 2557, เข้าถึงได้จาก <http://marinegiscenter.dmcr.go.th/km/coral-bleaching/#.VNigQeasX9V>
- Babcock, R.C., Bull, G.D., Harrison, P.L., Heyward, A.J., Oliver, J.K., Wallace, C.C., & Willis, B.L. (1986) Synchronous spawning of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. *Mar Biol*, 90, 379–394.
- Baird, A.H., Blakeway, D.R., Hurley, T.J., & Stoddard, J.A. (2011). Seasonality of coral reproduction in the Dampier Archipelago northern Western Australia. *Mar Biol*, 158, 275-285.

- Baird, A.H., Marshall, P.A., & Wolstenholme, J. (2002). Latitudinal variation in the reproduction of *Acropora* in the Coral Sea. *Proc 9th Int Coral Reef Symp*, 1, 385–389.
- Baker, A.C., Glynn, P.W., & Riegl, B. (2008). Climate change & coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends & future outlook. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*, 80, 435-471.
- Brown, B.E., Dunne, R.P. & Chansang, H. (1996) Coral bleaching relative to elevated seawater temperature in the Andaman Sea (Indian Ocean) over the past 50 years. *Coral Reefs*, 15, 151-152.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Eakin, C.M., Smith, D.B., Cortes, J., Gassman, N.J., Guzman, N.J., Del Rosario, J.B., Feingold, J.S. (1994) Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Island (Ecuador). II. Poritidae. *Marine Biology*, 118, 191-208.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching & the future of the world's coral reefs. *Marine & Freshwater Research*, 50, 839-866.
- Hoegh-Guldberg, O., & Fine, M. (2004). Low temperatures cause coral bleaching. *Coral Reef*, 23, 444
- Hodgson, G. (1985). Vertical distribution of planktonic larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis* in Kaneohe Bay (Oahu, Hawaii). *Proc 5th Int Coral Reef Symp*, 4, 349–354.
- Kongjandtre, N., Ridgway, T., Ward, S., & Hoegh-Guldberg, O. (2010). Broadcast spawning patterns of *Favia* species on the inshore reefs of Thailand. *Coral Reefs*, 29, 227-234.
- Mendes, J.M., & Woodley, J.D. (2002). Timing of reproduction in *Montastraea annularis*: relationship to environmental variables. *Mar Ecol Prog Ser*, 227, 241-251.
- Michalek-Wagner, K., & Willis, B.L. (2001). Impacts of bleaching on the soft coral *Lobophytum compactum*. I. Fecundity, fertilization & offspring viability. *Coral Reefs*, 19, 231–239.
- Neves, E.G. (2000) Histological analysis of reproductive trends of three *Porites* species from Kane'ohe Bay, Hawaii. *Pacific Science*, 54 (2), 195-200.
- Oliver, J.K., Babcock, R.C., Harrison, P., Willis, B. (1988). Geographic extent of mass coral spawning: clues to ultimate casual factors. *Proc 6th Int Coral Reef Symp*, 2, 803-810.
- Penland, L., Kloulechad, J., Idip, D., & van Woesik, R. (2004) Coral spawning in the western Pacific Ocean is related to solar insolation: evidence of multiple spawning events in Palau. *Coral Reefs* 23:133-140
- Permata, D., Indrayanti, E., Haryanti, D., Fika, L., Arfiyan, H., & Achmad, A. (2012). Biannual multispecific spawning in Karimunjawa Archipelago, Indonesia. *Coral Reefs*, 31, 907
- Richmond, R.H. & Hunter, C.L. (1990) Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 60, 185-203.
- Rosser, N.L., & Baird, A.H. (2008). Multi-specific coral spawning in spring & autumn in far north-western Australia. *Proc 11th Int Coral Reef Symp*, 366-370.
- Rosser, N.L., & Gilmour, J.P. (2008). New insight into patterns of coral spawning on Western Australian reefs. *Coral Reefs*, 27, 345-349.

- Shlesinger, Y., & Loya, Y. (1985). Coral community reproductive patterns: Red Sea versus the Great Barrier Reef. *Science*, 228, 1333-1335
- Simpson, C.J. (1991). Mass spawning of corals on Western Australian reefs & comparisons with the Great Barrier Reef. *J R Soc West Aust*, 74, 85-92.
- Smith, L.D., Gilmour, J.P., & Heyward, A.J. (2008). Resilience of coral communities on an isolated system of reef following catastrophic mass-bleaching. *Coral Reefs*, 27, 197-205.
- Stambler, N. (2010). Zooxanthellae: The yellow symbionts inside animals. In Z. Dubinsky, & N. Stambler (Eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. (pp.87-106) New York: Springer.
- Stobart, B., Babcock, R.C., Willis, B.L. (1992). Biannual spawning of three species of scleractinian corals from the Great Barrier Reef. *Proc 7th Int Coral Reef Symp*, 1, 494-499.
- Stoddart, C.W., Stoddart, J.A., & Blakeway, D.R. (2012) Summer spawning of *Porites lutea* from north-western Australia. *Coral Reefs*, 31, 787-792.
- True, J.D., & Piromvaragorn, S. (2010). The effects of hyposalinity on larval survivorship & reproductive success of near-shore corals in the Gulf of Thailand. *The 2nd Asia Pacific Coral Reef Symposium*, 47.
- van Woesik, R. (2010). Calm before the spawn: global coral spawning patterns are explained by regional wind fields. *Proc R Soc B*, 277, 715-722.
- van Woesik, R., Lacharaise, F., & Koksai, S. (2006). Annual cycles of solar insolation predict spawning times of Caribbean corals. *Ecological Letters*, 9, 390-398.
- Ward, S., Harrison, P., & Hoegh-Guldberg, O. (2000). Coral bleaching reduces reproduction of scleractinian corals & increase susceptibility to future stress. *Proc 9th Int Coral Reef Symp*, 2, 1123-1128.
- Wilkinson, C.R. (1998). *Status of Coral Reefs of the World: 1998*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia.
- Willis, B.L., Babcock, R.C., Harrison, P.L., Oliver, J.K. (1985) Patterns in the mass spawning of corals on the Great Barrier Reef from 1981 to 1984. *Proc 5th Int Coral Reef Symp*, 4, 343-348.