สถาบันวิทยบริการ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

บทที่ 1

บทนำ

ป่าชายเลน (mangrove forests) หมายถึง สังคมพืชซึ่งส่วนใหญ่เป็นไม้ไม่ผลัดใบ ซึ่งอยู่ในวงศ์ต่าง ๆ พันธุ์ไม้เหล่านี้จะมีลักษณะทางสรีรวิทยา การปรับตัวทางโครงสร้าง และความต้องการในถิ่นกำเนิดที่คล้ายคลึงกัน (Huberman, 1959) ป่าชายเลนมีถิ่นกำเนิดอยู่ในเขตร้อนแถบศูนย์สูตร ลักษณะภูมิประเทศที่เป็นที่เกิดของป่าชายเลนคือ ตามบริเวณชายฝั่งทะเล แม่น้ำ ลำคลอง ทะเลสาบ อ่าว ซึ่งมีน้ำทะเลท่วมถึงอยู่เสมอ ดินเป็นดินเลนหรือดินเลนปนทราย ไม่มีคลื่นลมแรง หรือบริเวณที่มีแม่น้ำสายใหญ่ไหลลงสู่ทะเล และมีท้องน้ำ (river bed) ลาดต่ำเพียงเล็กน้อย เนื่องจากป่าชายเลนเป็นระบบนิเวศน์ชายฝั่งที่ได้รับอิทธิพลจากการขึ้นลงของน้ำทะเล ซึ่งจะพบอยู่ระหว่างทะเลและป่าบก ดังนั้นป่าชายเลนจึงถือเป็นเขตเปลี่ยนสังคมพืชระหว่างระบบนิเวศน์บนบก (terrestrial ecosystem) และระบบนิเวศน์ทางทะเล (marine ecosystem) (Walsh, 1974) พันธุ์ไม้ป่าชายเลนเป็นพืชทนเค็ม (facultative halophyte) และสามารถปรับตัวให้เข้ากับความแห้งแล้งทางสรีรวิทยา (physiological dryness) ได้ เช่น การมีใบหนาคายน้ำน้อย มีเนื้อเยื่อสะสมน้ำและมีต่อมขับเกลือ นอกจากนี้พันธุ์ไม้ป่าชายเลนหลายชนิดยังมีลักษณะเด่นคือ มีรากที่งอกขึ้นมาเหนือพื้นดิน ได้แก่ รากหายใจ (pneumatophore หรือ breathing root) พบในสกุลแสม (Avicennia) สกุลลำพู (Sonneratia) และรากค้ำยัน (butress root, prop root หรือ stilt root) พบในสกุลโกงกาง (Rhizophora) เป็นต้น มีเมล็ดที่สามารถงอกได้ตั้งแต่ผลยังติดอยู่กับต้น (viviparous seedling)

ป่าชายเลนเป็นป่าที่มีพันธุ์ไม้ซึ่งสามารถสืบพันธุ์ทดแทนกันได้อย่างรวดเร็วมีความอุดมสมบูรณ์ดีเมื่อเทียบกับป่าชนิดอื่น ๆ ทั้งยังมีพันธุ์ไม้ที่มีคุณค่าทางเศรษฐกิจหลายชนิด จัดว่าเป็นทรัพยากรธรรมชาติที่มีคุณค่าอย่างมหาศาล และนับวันยิ่งมีความสำคัญต่อชีวิตของประชากรและเศรษฐกิจของประเทศไทย เพราะนอกจากจะเป็นที่รวมของพันธุ์ไม้ซึ่งใช้ทำไม้ฟืน ถ่านไม้ที่ใช้ในการก่อสร้างและกลั่นเอาสารเคมีที่เป็นประโยชน์ เช่น แทนนิน แอลกอฮอล์ กรดน้ำส้ม

และน้ำมันดินออกมาแล้ว ป่าชายเลนยังเป็นแหล่งประมงชายฝั่ง เพาะขยายพันธุ์ของสัตว์น้ำนานาชนิด เช่น กุ้ง หอย ปู ปลา นับว่าป่าชายเลนมีส่วนช่วยในการเพิ่มผลผลิตของการเพาะเลี้ยงชายฝั่งอีกด้วย นอกจากนี้ยังมีความสำคัญทางด้านอนุรักษ์พื้นที่ชายฝั่งทะเล เป็นฉากกำบังภัยตามธรรมชาติ ป้องกันลมพายุ มรสุม การพังทลายของดิน ช่วยป้องกันสภาวะน้ำเสียที่จะเกิดขึ้นในอ่าว ทะเลสาบ แม่น้ำ สำคลอง เพราะรากของต้นไม้ในป่าชายเลนที่งอกขึ้นมาพันพื้นดินจะทำหน้าที่ช่วยกลั่นกรองสิ่งปฏิกูลต่าง ๆ ในน้ำ และยังช่วยทำให้ดินตะกอนที่แขวนลอยมากับน้ำตกทับถมกันทำให้เกิดหาดเลน (mud flat) เป็นผลทำให้แผ่นดินงอกยื่นออกไปในทะเล

หาดเลนที่เกิดขึ้นเมื่อมีตะกอนทับถมกันมากเข้าทำให้เกิดพื้นที่เป็นหาดกว้างก็จะมีพันธุ์ไม้เบิกนำ (pioneer species) ซึ่งมีความสามารถในการปรับตัวให้เข้ากับสภาพพื้นที่และสิ่งแวดล้อมบริเวณนั้นและเจริญเติบโตได้ดีกว่าพันธุ์ไม้ชนิดอื่น ๆ สามารถแพร่พันธุ์และเจริญทดแทนกันได้ในระยะเวลาต่อมา ซึ่งการทดแทนนี้เป็นขบวนการที่ต่อเนื่องกันและใช้ระยะเวลาที่ยาวนานมาก จนกลายเป็นป่าชายเลนที่มีแนวเขต (zone) ของพันธุ์ไม้ชนิดต่าง ๆ ชัดเจน

หาดเลนงอกใหม่ทั่วประเทศไทยเท่าที่กรมป่าไม้ได้สำรวจโดยการแปลภาพถ่ายดาวเทียม ในปี 2522 พบว่ามีพื้นที่ 582,900 ไร่ หรือ 932.64 ตารางกิโลเมตร ขณะเดียวกันพื้นที่ป่าชายเลนซึ่งถูกทำลายลงอย่างมากมีเหลืออยู่เพียง 1,795,675 ไร่ หรือ 2,873.08 ตารางกิโลเมตร และมีแนวโน้มที่จะถูกทำลายลงอีก (บุญชนะ กลั่นคำฮ่อน และ ธงชัย จารุพพัฒน์, 2525) ทำให้ต้องมีการปลูกสร้างส่วนป่าชายเลนขึ้นทดแทนป่าชายเลนธรรมชาติที่ถูกทำลายลงทั้งในพื้นที่ป่าเสื่อมโทรมและที่ว่างเปล่าบริเวณหาดเลนปากแม่น้ำ จากการทับถมของดินตะกอน ซึ่งจะมีความสำคัญมากยิ่งขึ้นในอนาคต การปลูกสร้างส่วนป่าชายเลนดังกล่าวควรได้อาศัยหลักเกณฑ์ส่วนหนึ่งของการทดแทนสังคมพืชตามธรรมชาติมาช่วยในการเตรียมพื้นที่และเลือกชนิดพันธุ์ไม้ที่จะใช้ปลูก แต่ยังไม่มีผู้ทำการศึกษาถึงการทดแทนสังคมพืชขั้นปฐมภูมิของป่าชายเลนบนหาดเลนเหล่านี้อย่างจริงจัง เพียงแต่กล่าวถึงการทดแทนและการแพร่พันธุ์ของพันธุ์ไม้เบิกนำของป่าชายเลนบนพื้นที่แนวเขตสภาพต่าง ๆ อย่างกว้าง ๆ เท่านั้น

การศึกษาการทดแทนสังคมพืชขั้นปฐมภูมิของป่าชายเลนบนพื้นที่หาดเลนงอกใหม่ บริเวณปากน้ำ แม่น้ำปากพูน อำเภอเมือง จังหวัดนครศรีธรรมราช เพื่อให้ทราบถึงการทดแทนสังคมพืชขั้นปฐมภูมิของป่าชายเลนตามธรรมชาติในบริเวณพื้นที่นั้น และเพื่อแสดงให้เห็นชนิดของพันธุ์ไม้เบิกนำ ลักษณะการแพร่กระจาย ความหนาแน่น มวลชีวภาพ ตลอดจนสมบัติทางกายภาพและเคมีของดินและน้ำในป่าชายเลนบริเวณที่ทำการศึกษา ซึ่งมีอิทธิพลต่อสังคมพืชบริเวณนั้นด้วย รวมทั้งการหาความสัมพันธ์ของสมบัติทางกายภาพและเคมีของดินกับมวลชีวภาพของพันธุ์ไม้

ข้อมูลต่าง ๆ ที่ได้จากการศึกษาในครั้งนี้จะเป็นข้อมูลพื้นฐานที่สำคัญอย่างหนึ่งในการจัดการพื้นที่ว่างเปล่าบนหาดเลนและการปลูกสร้างสวนป่าชายเลนโดยการเลือกใช้พันธุ์ไม้ที่จะปลูกให้เหมาะสมกับพื้นที่และสภาพแวดล้อม เพื่อให้มีสังคมพืชขึ้นปกคลุมพื้นที่อย่างรวดเร็วและสมบูรณ์มากที่สุดภายในระยะเวลาอันสั้น ซึ่งจะเป็นทางหนึ่งที่จะช่วยเพิ่มความอุดมสมบูรณ์ให้แก่ดิน เหมาะสมกับการเจริญเติบโตของพันธุ์ไม้เศรษฐกิจของป่าชายเลนชนิดต่าง ๆ ต่อไป และปกป้องพื้นที่ไม่ให้ถูกคลื่นและกระแสน้ำกัดชะได้ และผลการวิจัยนี้จะช่วยส่งเสริมให้มีการศึกษาวิจัยการทดแทนสังคมพืชบนหาดเลนที่งอกใหม่ตามบริเวณปากแม่น้ำอื่น ๆ ของประเทศไทยในโอกาสต่อไป ซึ่งจะทำให้การจัดการพื้นที่ป่าชายเลนของประเทศไทยเป็นไปอย่างถูกต้องและเกิดผลมากที่สุด เป็นการช่วยเพิ่มพื้นที่ป่าชายเลนและอนุรักษ์ทรัพยากรธรรมชาติป่าชายเลนให้คงอยู่ตลอดไป

การตรวจเอกสาร

ชนิดของพันธุ์ไม้ป่าชายเลน

Chapman (1976) สำรวจพันธุ์ไม้ในป่าชายเลนทั่วโลกพบว่ามีประมาณ 90 ชนิด (species) ซึ่ง 55 ชนิดอยู่ในสกุล (genera) ที่พบเฉพาะในป่าชายเลน ป่าชายเลนในเขตร้อนและกึ่งร้อนมีพันธุ์ไม้ยืนต้นและไม้พื้นล่างประมาณ 17-25 สกุล 68 ชนิด ป่าชายเลนในเขตอินโด-แปซิฟิค จะมีพันธุ์ไม้อยู่มากที่สุด คือมี 63 ชนิด (Chapman, 1975) พันธุ์ไม้ชนิดหลัก ๆ ในป่าชายเลนเป็นพันธุ์ไม้ของวงศ์โกงกาง (Rhizophoraceae) วงศ์แสม (Avicenniaceae) และวงศ์ลำพู (Sonneratiaceae) (FAO, 1982) สำหรับการศึกษาพันธุ์ไม้ในประเทศไทย Smittinand (1976) พบว่า มีพืชขึ้นสูง 51 ชนิด ส่วนใหญ่

เป็นไม้ยืนต้นและไม้พุ่ม นอกจากนี้ก็มีพืชสัมลุกและพืชอาศัย (epiphyte) บ้าง โดยมีวงศ์โกงกางใหญ่ที่สุด ธวัชชัย สันติสุข (2519) ศึกษาเฉพาะไม้ยืนต้นและไม้พุ่ม พบว่ามี 14 วงศ์ 18 สกุล และ 34 ชนิด นอกจากนี้ป่าชายเลนยังมีพันธุ์ไม้จำพวกพืชอาศัยได้แก่ มอส (moss) เฟิน (fern) กล้วยไม้และอื่นๆ อีก (Steenis, 1958 a) อรดี สหวัชรินทร์ และ ทวีศักดิ์ บุญเกิด (2519) สำรวจพืชอาศัยจำพวกไม้ดอกในป่าชายเลนบางแห่งของประเทศไทยพบว่ามี 3 วงศ์ 13 สกุล และ 18 ชนิด Smittinand (1976) ศึกษาเฟินที่ขึ้นอยู่ในป่าชายเลนพบว่ามี 2 ชนิด คือ ปรงทะเล (Acrostichum aureum) และปรงหนู (A. speciosum) ซึ่งอยู่ในวงศ์ Pteridaceae กาญจนภาชน์ ล่วมโนมนต์ (2519) ศึกษาสาหร่ายในป่าชายเลน พบว่ามี 2 พวกใหญ่ ๆ คือ พวกที่อาศัยขึ้นหรือเกาะอยู่ตามต้น หรือรากของแสม (Avicennia sp.) โกงกาง (Rhizophora sp.) ซึ่งส่วนใหญ่เป็นสาหร่ายสีแดงในสกุล Catenella, Bostrychia และ Murrayella อีกพวกหนึ่งจะขึ้นตามพื้นโคลน เลน หรือเกาะอยู่ตามก้อนหิน ก้อนกรวด เปลือกหอย ได้แก่ สาหร่ายสีแดง สาหร่ายสีเขียว สาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงินและสาหร่ายสีน้ำตาล

ลักษณะการเกิดหาดเลน

ปัจจัยสำคัญของการเกิดหาดเลนในระยะแรกคือ การสะสมตะกอนโคลน (mud) และซิลท์ (silt) ในบริเวณที่ตื้น ๆ ชายฝั่งทะเลหรือแม่น้ำ (Noakes, 1954) โดยที่อนุภาคของโคลนและซิลท์จะถูกพัดพามาตามแม่น้ำ สำธาร , ออกสู่ทะเลพร้อมกับอินทรียวัตถุและอนินทรียวัตถุ หรือมาจากธาตุและสารแขวนลอยที่ปะปนอยู่ในน้ำทะเลและถูกคลื่นซัดพาเข้ามาในบริเวณน้ำตื้นนอกชายฝั่ง (Guilcher, 1963) เมื่อความเร็วของกระแสน้ำลดลงขณะที่ไหลเข้าสู่ป่าชายเลน ทำให้ไม่มีกำลังพอที่จะพัดพาธาตุและสารแขวนลอยต่อไปได้ จึงทำให้เกิดการตกตะกอน ตะกอนที่มีขนาดใหญ่และหนักจะสะสมบริเวณชายฝั่งที่ติดกับทะเล ส่วนตะกอนละเอียดจะสะสมในบริเวณที่อยู่ลึกเข้าไป (Macnae, 1968) ซึ่งการสะสมตะกอนนี้ทำให้พื้นดินค่อย ๆ ยื่นออกไปในทะเล พื้นที่ป่าชายเลนก็จะแพร่ขยายตามไปด้วยในระยะแรกจะมีพันธุ์ไม้เบิกนำของป่าชายเลนขึ้นเป็นกลุ่มหนาแน่น และรากหายใจจำนวนมากของพันธุ์ไม้เหล่านั้นจะช่วยดักตะกอนโดยขัดขวางการไหลของน้ำ ทำให้ธาตุและสารแขวนลอยที่ถูกน้ำพัดพามาตกตะกอนได้เร็วยิ่งขึ้น (Troup, 1921, Richard, 1957, Chapman 1971) โดยเฉพาะในบริเวณที่มีสังคมพืชสกุลแสม สกุลลำพู และสกุลโกงกางขึ้นอยู่จะมีการตกตะกอน

มากที่สุด (Macnae, 1968) ทำให้ระดับพื้นดินค่อย ๆ สูงขึ้น ผลที่ตามมาก็คือ มีการเปลี่ยนแปลงจำนวนครั้งและระยะเวลาที่ถูกน้ำท่วม (Huberman, 1959) ทำให้พื้นดินแห้งลง แล้วจะมีพันธุ์ไม้ชนิดอื่นขึ้นทดแทนพันธุ์ไม้เดิมตามลำดับขั้นจนเป็นสังคมพืชยุติ (climax community) ของป่าชายเลนไม่มีการทดแทนตามธรรมชาติอีกต่อไป

แร่ธาตุอาหารในพื้นที่หาดเลนจะแตกต่างกันตามขบวนการตกตะกอน ถ้าเป็นการตกตะกอนของสารแขวนลอยที่ถูกพัดพามากับแม่น้ำจะมีแคลเซียมและโปตัสเซียมต่ำ แต่ถ้าถูกพัดพามากับน้ำทะเลจะมีธาตุทั้งสองนี้ในปริมาณสูง เพราะน้ำทะเลเป็นแหล่งสำคัญของเกลือ (salt) ต่าง ๆ บริเวณหาดเลนที่มีดินเนื้อละเอียดเช่น ดินเหนียว จะมีแร่ธาตุเหล่านี้สูง เพราะอนุภาคดินเหนียวสามารถดูดซับเกลือแคลเซียมและโปตัสเซียมจากน้ำทะเลได้ (Walsh, 1967)

ในสหรัฐอเมริกาทางตอนใต้ของรัฐฟลอริดา โดยเฉพาะที่ Biscayme Bay Davis (1940) ได้รายงานเกี่ยวกับการที่ป่าชายเลนสามารถช่วยให้เกิดพื้นที่หาดเลนงอกใหม่ถึง 3750 ไร่ หรือประมาณ 6 ตารางกิโลเมตร ในเวลา 30-40 ปี ส่วนที่อินโดนีเซีย Macnae (1963) พบว่ามีแนวโน้มที่จะเกิดหาดเลนเพิ่มขยายออกสู่ทะเลประมาณปีละมากกว่า 200 เมตรต่อปี ในประเทศไทยมีหาดเลนเกิดอยู่ตามชายฝั่งทะเลและบริเวณปากแม่น้ำ หาดเลนทั่วประเทศไทยเท่าที่กรมป่าไม้ได้ทำการสำรวจโดยการประเมินจากภาพถ่ายดาวเทียมในปี พ.ศ. 2522 มีพื้นที่ 582,900 ไร่ หรือ 932.64 ตารางกิโลเมตร (บุญชนะ กลั่นคำล่อน และ ธงชัย จารุพพัฒน์, 2525)

<u>การทดแทนสังคมพืชขั้นปฐมภูมิของป่าชายเลน</u> (primary succession of the mangrove formation)

สังคมพืช (plant formation) หมายถึง การรวมกันอยู่ของพืชกลุ่มหนึ่งภายในเนื้อที่หนึ่ง มีความสัมพันธ์ในระหว่างกลุ่มพืชเองและระหว่างสิ่งแวดล้อมของมัน โดยสภาพแวดล้อมจะเป็นตัวกำหนดชนิดของพืชที่อยู่ในสังคมแห่งนั้น (สมศักดิ์ สุขวงศ์, 2519)

การทดแทนสังคมพืช (plant succession) หมายถึง การพัฒนาของสังคมพืชในระบบนิเวศน์อย่างมีระเบียบและเป็นไปตามลำดับขั้น ทำให้ระบบนิเวศน์นั้นมีความถาวรขึ้นตามลำดับและถ้าไม่มีสิ่งใดมาขัดขวางหรือเปลี่ยนแปลงสิ่งแวดล้อมในบริเวณนั้น ก็จะไปสิ้นสุดที่สังคมพืชยุติ ซึ่งไม่มีการเปลี่ยนแปลงต่อไป เป็นระบบนิเวศน์ที่สมดุลย์ที่สุด เรียก

สังคมพืชในขั้นสุดท้ายนี้ว่า climax (Weaver และ Clement, 1977) ปัจจัยสำคัญที่จะเป็นตัวกำหนดว่าสังคมพืชยุติจะเป็นสังคมพืชชนิดใดคือ ภูมิอากาศและภูมิประเทศของท้องที่นั้น (Kershaw, 1975)

สาเหตุที่สังคมพืชมีการเปลี่ยนแปลงทำให้เกิดการทดแทนขึ้นนั้น เกิดจากสาเหตุ 2 ประการคือ จากพืชเอง ทั้งนี้เพราะว่าพืชแต่ละชนิดสามารถดำรงชีวิตอยู่ได้ภายในช่วงหนึ่ง ๆ ของสภาพแวดล้อมเท่านั้น (ecological amplitude) ซึ่งแตกต่างกันไปตามชนิดของพืช และอีกสาเหตุหนึ่งคือ สภาพแวดล้อมในบริเวณนั้นมีการเปลี่ยนแปลงเกิดขึ้น เช่น การเปลี่ยนสภาพภูมิประเทศ (Oosting, 1956)

การทดแทนสังคมพืชจะเกิดขึ้นได้ก็ต่อเมื่อปรากฏพื้นที่ว่างเปล่าปราศจากพืชชนิดใดขึ้นอยู่ก่อน หรือเป็นบริเวณที่เคยมีพืชขึ้นอยู่ก่อน แต่ถูกทำลายลง Oosting (1956) ได้จัดจำแนกการทดแทนสังคมพืชออกเป็น 2 ชนิดคือ การทดแทนขั้นปฐมภูมิ (primary succession) เป็นการทดแทนสังคมพืชที่เกิดขึ้นในที่ว่างเปล่าไม่เคยมีพืชชนิดใดขึ้นมาก่อนเลย เช่น การทดแทนสังคมพืชของป่าชายเลนที่เกิดขึ้นบนพื้นที่หาดเลนงอกใหม่ ส่วนการทดแทนอีกประเภทหนึ่งคือ การทดแทนขั้นทุติยภูมิ (secondary succession) เป็นการทดแทนของสังคมพืชที่เกิดขึ้นในบริเวณที่เคยมีพืชขึ้นมาก่อน การทดแทนจะเกิดขึ้นก็ต่อเมื่อบริเวณนั้นถูกรบกวนหรือทำลายโดยปัจจัยภายนอก ทำให้พันธุ์ไม้หลักของสังคมพืชในที่นั้นถูกทำลายลงไปเกิดเป็นที่ว่างพันธุ์ไม้ต่าง ๆ ก็อพยพเข้ามาเจริญเติบโตเป็นสังคมพืชชนิดใหม่แล้วเกิดการทดแทนต่อไปเป็นลำดับ เช่น การทดแทนสังคมพืชป่าชายเลนที่เกิดขึ้นบนพื้นที่ที่ผ่านการตัดไม้ การทำเหมืองแร่หรือการทำนากุ้งมาแล้วเป็นต้น

กลุ่มของพืชที่สามารถขึ้นได้พวกแรกในพื้นที่ว่างเปล่าเรียกว่า พันธุ์ไม้เบิกนำ (pioneer species) ซึ่ง Steenis (1956, 1958 b, 1972) ได้กล่าวถึงพันธุ์ไม้เบิกนำไว้ว่าเป็นพันธุ์ไม้ที่ไม่มีพื้นที่อยู่อาศัยเป็นหลักแหล่งถาวร ย่อมขึ้นยึดครองพื้นที่ว่างเปล่าที่ใดที่หนึ่งในช่วงระยะเวลาหนึ่ง และต่อมามันก็จะถูกเบียดบังจนตายไป โดยพันธุ์ไม้จำพวกอื่นตามขบวนการทดแทนสังคมพืช และระหว่างที่พันธุ์ไม้เบิกนำอยู่ในช่วงการทดแทนมันสามารถแพร่พันธุ์ไปยึดครองพื้นที่แหล่งอื่น ๆ ซึ่งคล้ายคลึงกันเป็นวัฏจักรต่อเนื่องไม่สิ้นสุดตราบเท่าที่ยังมีการเปลี่ยนแปลงหรือทำลายพื้นที่ป่าธรรมชาติซึ่งเป็นสังคมพืชยุติ

ลักษณะของพันธุ์ไม้เบิกนำที่ ธวัชชัย สันติสุข (2521) ได้รวบรวมไว้คือ 1) เป็นพันธุ์ไม้ที่ต้องการแสงสว่างสำหรับการเจริญเติบโต ดังนั้นจึงไม่พบกล้าไม้ของพันธุ์ไม้เบิกนำภายใต้ร่มเงาของป่าธรรมชาติ หรือแม้แต่กลุ่มไม้ชนิดเดียวกัน เนื่องจากกล้าไม้ของพันธุ์ไม้เบิกนำมีคุณสมบัติไม่ทนร่ม 2) มีนิสัยรุกราน (aggressive) สามารถเข้ายึดครองพื้นที่ว่างเปล่าได้เร็วกว่าพันธุ์ไม้จำพวกอื่น 3) มีวิธีการแพร่ผลหรือเมล็ดไปได้ไกล ๆ โดยที่เมล็ดมักมีขนาดเล็ก น้ำหนักเบา ถูกกระแสน้ำ ลม พัดพาไป หรืออาศัยสิ่งมีชีวิตชนิดอื่นพาไปได้ง่าย 4) เมล็ดงอกได้รวดเร็วภายในระยะเวลาอันสั้นหรือมีระยะพัก (dormancy) เมื่อไปตกอยู่บนพื้นที่ที่ไม่เหมาะสมต่อการงอกของเมล็ด 5) กล้าไม้ของพันธุ์ไม้เบิกนำจะเจริญเติบโตทางความสูงอย่างรวดเร็วในระยะแรก ๆ แล้วจึงเจริญเติบโตเพิ่มขนาดในระยะต่อมา 6) สามารถสืบพันธุ์ได้ภายในเวลาเพียงไม่กี่ปี และจะให้ผลหรือเมล็ดครั้งหนึ่ง ๆ เป็นจำนวนมาก และยังอาจให้ดอกผลมากกว่าปีละครั้ง มีปัจจัยที่ซับซ้อนหลายประการที่ควบคุมการแพร่พันธุ์ตามธรรมชาติของพันธุ์ไม้เบิกนำ ดังนั้นชนิดของพันธุ์ไม้เบิกนำจึงแตกต่างกันไปตามสภาพพื้นที่และสภาพแวดล้อม ลักษณะดิน ภูมิอากาศ และปัจจัยทางชีวภาพ ซึ่งล้วนมีอิทธิพลต่อการกระจายพันธุ์ของพันธุ์ไม้เบิกนำหลายชนิด

การทดแทนสังคมพืชในป่าชายเลนจะขึ้นอยู่กับสภาวะเกี่ยวกับน้ำและสภาพภูมิอากาศ (Walsh, 1974) การแตกตัวของหิน ความเค็ม และความชื้นของดิน และปัจจัยทางชีวภาพ (Puri, 1960) Clarke และ Hannon (1967, 1969, 1970, 1971) ศึกษาป่าชายเลนในออสเตรเลียและได้สรุปว่าดินไม่ได้มีบทบาทสำคัญในการควบคุมรูปแบบการกระจายของพันธุ์ไม้และปฏิกิริยาระหว่างดินกับพันธุ์ไม้ไม่ได้ควบคุมขั้นตอนของการทดแทน (seral stage) แต่ปัจจัยที่สำคัญคือ ภูมิอากาศเฉพาะที่ (microclimate) และภูมิอากาศประจำถิ่น(regional climate) จะมีผลต่อระบบนิเวศน์ป่าชายเลน โดยที่ภูมิอากาศประจำถิ่นจะเป็นตัวกำหนดชนิดพืช ส่วนภูมิอากาศเฉพาะที่จะเป็นตัวกำหนดสมบัติของดิน โดยเฉพาะความเค็มของน้ำในดิน (Macnae, 1968) ซึ่งเป็นผลจากอุณหภูมิและปริมาณน้ำฝน ในขณะที่ภูมิอากาศเฉพาะที่ใช้พิจารณาความสัมพันธ์ระหว่างการเข้ามาตั้งตัวครั้งแรกกับรูปแบบสังคมพืช (vegetative pattern) ที่ปรากฏอยู่ในปัจจุบัน แต่ภูมิอากาศประจำถิ่นจะจัดเตรียมสภาพพื้นที่ให้เหมาะสมกับการงอกและการเจริญเติบโตของกล้าไม้ซึ่งจะมีผลต่อการเกิดสังคมพืชและลักษณะของป่าในที่สุด ซึ่งสอดคล้องกับที่ Richard (1957) ได้กล่าวว่าการทดแทนสังคมพืชบนหาดเลนในระยะแรกปัจจัยสิ่งแวดล้อมต่าง ๆ เช่น การขึ้นลงของน้ำทะเล กระแสคลื่น ลม ความเค็มของน้ำทะเล ตลอดจนสภาพภูมิประเทศจะมีอิทธิพลต่อการกำหนดชนิดของพืชมากกว่าสภาพภูมิอากาศ

ต่อมาในระหว่างที่การทดแทนสังคมพืชดำเนินอยู่นั้น ปัจจัยสิ่งแวดล้อมอื่นจะลดความสำคัญลง พันธุ์ไม้จะปรับตัวเพื่อให้เป็นป่าถาวรที่เหมาะสมกับสภาพภูมิอากาศของท้องถิ่นนั้น

ขั้นตอนของการทดแทนสังคมพืชขั้นปฐมภูมิของป่าชายเลน เริ่มจากเมื่อมีการสะสมตะกอนของอนุภาคโคลน ซิลท์ ทำให้เกิดเป็นหาดเลนที่น้ำตื้นพอสำหรับการเจริญเติบโตของกล้าไม้ แต่ก่อนที่จะมีการปรากฏของพืชขั้นสูง แบคทีเรีย ไดอะตอม สาหร่ายสีเขียว และสาหร่ายสีเขียวแกมน้ำเงิน จะมีบทบาทสำคัญทางชีววิทยาโดยจะช่วยเพิ่มแร่ธาตุอาหารให้กับหาดเลน (Schuster, 1952) การเข้ามาของพืชขั้นสูงครั้งแรกในขั้นบุกเบิก (pioneer stage) พันธุ์ไม้ส่วนใหญ่จะต้องจมอยู่ใต้ระดับน้ำบ่อย ๆ และสภาพพื้นที่ก็ยังไม่มั่นคงเพียงพอ จึงเป็นปัจจัยจำกัดสำหรับการแพร่พันธุ์ของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนชนิดอื่น ๆ ซึ่งทำให้พันธุ์ไม้เบิกนำเพียง 1-2 ชนิด ที่สามารถขึ้นเป็นไม้เด่น (dominant species) อยู่ได้ พันธุ์ไม้เบิกนำที่ขึ้นเริ่มแรกในป่าชายเลนต้องมีรากค้ำยันหรือรากหายใจที่หนาแน่น (Chapman, 1975) และปกติจะขึ้นอยู่บนหาดเลนงอกใหม่ข้างหน้าแนวเขตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนซึ่งเป็นเลนลึก เมื่อมีพันธุ์ไม้เบิกนำเกิดขึ้นรากค้ำยันหรือรากหายใจจะช่วยให้เลนแข็งตัวขึ้น (Chapman, 1976) มีการเปลี่ยนแปลงของระดับพื้นดิน ซึ่งทำให้การทดแทนขั้นต่อมาความถี่ที่พันธุ์ไม้จมอยู่ใต้น้ำจะลดลงรวมทั้งมีการเปลี่ยนแปลงระดับน้ำและความเค็ม (Richard, 1957) ในระยะนี้สภาพพื้นที่ได้เปลี่ยนแปลงไปจนมีข้อจำกัดน้อยลงฉะนั้นจึงเหมาะกับการเจริญเติบโตของพืชมากชนิดขึ้น เกิดเป็นสังคมพืชป่าชายเลนที่มีพืชหลากชนิด ขบวนการทดแทนสังคมพืชในแต่ละขั้นตอนต้องใช้เวลาที่ยาวนานมากและเมื่อมีพันธุ์ไม้ขึ้นเต็มพื้นที่ก็จะแบ่งเป็นแนวเขต (zonation) ของพันธุ์ไม้แต่ละชนิด ดังนั้นแบบต่าง ๆ ของการแบ่งแนวเขตก็อาจชี้ให้เห็นถึงขั้นตอนของการทดแทนสังคมพืชได้ การทดแทนสังคมพืชป่าชายเลนจะสมบูรณ์ได้เฉพาะในบริเวณที่มีปริมาณน้ำจืดที่ได้รับมากกว่าที่สูญเสียโดยการระเหยและการคายน้ำของพืช แต่ถ้าปริมาณน้ำที่ระเหยและการคายน้ำมีมากกว่าน้ำจืดที่ได้รับจากแม่น้ำและฝน ดินจะกลายเป็นดินเค็มจัด (hyper-saline) การแบ่งแนวเขตก็จะหายไป (Macnae, 1968) ผลจากการทดแทนสังคมพืชที่เกิดขึ้นจะก่อให้เกิดการเปลี่ยนแปลงปัจจัยสิ่งแวดล้อมอย่างมาก โดยเฉพาะอย่างยิ่งความสัมพันธ์ระหว่างพื้นดินกับน้ำ ปัจจัยเหล่านี้จะมีปฏิกิริยาร่วมกันในรูปที่สลับซับซ้อนมาก

การทดแทนสังคมพืชป่าชายเลนในประเทศต่าง ๆ ที่ได้มีผู้ทำการศึกษาไว้คือ ในเขตอินโด-มลายา และปาปัวนิวกินี Bünning (1947) พบว่าบริเวณชายฝั่งที่มีที่กำบังคลื่นลม

กลุ่มของพืชที่ขึ้นเป็นพวกแรกจะมีพืชเด่นคือ แสมทะเล (Avicennia marina) หรือลำแพน (Sonneratia alba) หรือทั้ง 2 ชนิด สกุลแสม (Avicennia) จะขึ้นในดินที่แน่นและเป็นทรายมากกว่า ส่วนสกุลลำพู (Sonneratia) จะขึ้นในดินที่เป็นโคลนอ่อนนุ่ม Davis (1940) ศึกษาในเขตอินโด-แปซิฟิค พบว่าสกุลโกงกาง (Rhizophora) จะเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำในบริเวณชายฝั่งที่ถูกคลื่นลมมากกว่า Scholander และคณะ (1962) พบว่าในบริเวณที่มีความเข้มข้นของเกลือสูง สกุลแสมสามารถขัดขวางไม่ให้ Rhizophora racemosa ขึ้น เพราะแสมสามารถปรับตัวได้ดีกว่าและสามารถขับเกลือออกทางใบได้ Macnae (1966) ศึกษาพันธุ์ไม้เบิกนำบริเวณ Queenland ในออสเตรเลีย พบว่าบริเวณที่ได้รับน้ำจืดปริมาณมากจะพบแสมทะเล ส่วนบริเวณที่ได้รับอิทธิพลของน้ำทะเลมาก พันธุ์ไม้เบิกนำที่พบคือ ลำแพน ต่อมา Macnae (1968) ได้ศึกษาการทดแทนสังคมพืชป่าชายเลนในมาเลเซียและเอเชียอาคเนย์ พบว่าแสมทะเลจะขึ้นเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำในบริเวณชายฝั่งทะเลมากกว่าขึ้นตามร่องน้ำ แม่น้ำ จนกระทั่งชายฝั่งเกิดเป็นพื้นดินที่ค่อนข้างแน่นจะมีถั่วขาว (Bruguiera cylindrica) ขึ้นทดแทน ซึ่งคล้ายคลึงกับที่ Huberman (1959) ได้เคยกล่าวไว้ว่า สกุลแสมโดยเฉพาะแสมขาว (Avicennia alba) จะเป็นพันธุ์ไม้พวกแรกที่เจริญเติบโตในพื้นที่ที่มีการสะสมของดินเหนียวด้านติดทะเลและเมื่อระดับพื้นดินเพิ่มสูงขึ้นอย่างรวดเร็วจนถึงระดับน้ำขึ้นสูงสุดท่วมถึงจะถูกแทนที่โดยถั่วขาว ส่วนลำแพนจะเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำบนหาดเลนบริเวณปากน้ำซึ่งดินเป็นซิลท์ ต่อมาถ้าพื้นดินไม่สูงขึ้นอย่างรวดเร็วจะถูกโกงกางใบใหญ่ (Rhizophora mucronata) เข้าทดแทน ป่าชายเลนในอัฟริกาตะวันออกซึ่ง Chapman (1970) ศึกษาพบว่า ตามชายฝั่งทะเลจะพบแสมทะเลเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำ แต่ถ้าเป็นชายฝั่งแม่น้ำจะพบโกงกางใบใหญ่ ในอินเดีย Blasco (1977) พบว่า พันธุ์ไม้เบิกนำส่วนใหญ่จะเป็นสกุลแสม ป่าชายเลนทางด้านตะวันตกเฉียงใต้ของญี่ปุ่น Sekizukaและ Schimizu (1970) พบว่า แสมทะเลเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำในบริเวณแม่น้ำ Maera แต่ในบางบริเวณก็ไม่พบพันธุ์ไม้ชนิดนี้

ดังนั้นจะเห็นว่าสกุลแสมเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำในหลาย ๆ บริเวณดังกล่าวแล้ว เพราะรูปร่างของแสมจะปรับตัวเพื่อเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำได้ดีกว่าสกุลโกงกาง (Watson, 1928, Macnae, 1963, 1968)

Walsh (1974) กล่าวว่า สภาพพื้นที่ที่เหมาะสมกับการเข้ามาของสกุลโกงกางจะเป็นโคลนอ่อน ซึ่งเป็นเพราะการดักจับตะกอนในระหว่างรากค้ำยัน แต่ Kint (1934)

พบว่าตามชายฝั่งที่เป็นทรายในมาเลเซีย ออสเตรเลีย และบางส่วนของอินโดนีเซียจะมี Rhizophora stylosa เป็นพันธุ์ไม้เบิกนำขึ้นอยู่ ป่าชายเลนบริเวณ Gambia Giglioli และ Thornton (1965) พบว่าพันธุ์ไม้เบิกนำบริเวณที่ดินเป็นซิลท์อ่อนนุ่มมักพบแสมอว่ามีแสมขาวและสกุลลำพูเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำ แต่ในบางแห่งเช่นฟิจิ (Mead, 1928) และป่าชายเลนในแถบตะวันตกพันธุ์ไม้เบิกนำคือ สกุลโกงกางโดยเฉพาะโกงกางใบใหญ่ แต่ Schimper (1891) สำรวจในอินโดนีเซียและชีลอน พบว่าพันธุ์ไม้เบิกนำคือ สกุลโกงกาง ในขณะที่ Troll และ Dragendorff (1931) กล่าวว่าโกงกางเกิดขึ้นหลังพันธุ์ไม้ชนิดอื่น

ลำดับการทดแทนสังคมพืชป่าชายเลนที่ Macnae (1968) ได้กล่าวไว้โดยสรุปคือ พันธุ์ไม้เบิกนำที่เข้ามาตั้งตัวและเจริญเติบโตที่พบแสมอบนชายฝั่งทะเลคือ แสมขาวและแสมทะเล แต่ถ้าเป็นสภาพแวดล้อมที่เอื้ออำนวยเป็นพิเศษจะพบพันธุ์ไม้สกุลลำพู และกล้าไม้ของพันธุ์ไม้เหล่านี้อาจพบห่างจากชายฝั่งเข้าไปมาก แต่จะอยู่ในระดับที่น้ำท่วมถึง พันธุ์ไม้เหล่านี้จะมีรากพิเศษแผ่ไปตามแนวราบเพื่อหยั่งยึดลำต้น รากจะขัดขวางการไหลของน้ำทำให้มีการตกตะกอนมากขึ้น หน้าดินจะแข็งตัวมากขึ้น มีการเปลี่ยนแปลงระดับของพื้นดิน ระดับน้ำและความเค็มโดยที่ความถี่ของการถูกน้ำท่วมจะลดลง เมื่อหน้าดินมีความหนามากขึ้นสกุลโกงกาง โดยเฉพาะโกงกางใบใหญ่ซึ่งต้องการแสงเต็มที่สำหรับการเจริญเติบโต แต่จะสามารถอยู่รอดภายใต้ร่มเงาเป็นกล้าไม้ที่อยู่ในระยะพัก (dormant seedling) สามารถที่จะหยั่งรากยึดลำต้นและเจริญเติบโตอยู่รอดได้ จนกระทั่งมีขนาดสูงใหญ่กว่าพันธุ์ไม้เบิกนำ ซึ่งได้รับแสงสว่างไม่เพียงพอจึงตายไปเหลืออยู่จำนวนน้อย ขั้นต่อไปของการทดแทนจะมีโกงกางใบเล็ก (Rhizophora apiculata) และพังกาหัวสุ่ม (Bruguiera gymnorrhiza) จนกลายเป็นแนวเขตของพังกาหัวสุ่มถัดจากแนวเขตของโกงกางใบเล็ก หลังจากนั้นจะมีพันธุ์ไม้อื่นขึ้นแทรกระหว่างพันธุ์ไม้เหล่านั้นอีก ได้แก่ สกุลตะบูน (Xylocarpus) สกุลฝาด (Lumnitzera) และหงอนไก่ทะเล (Heritiera littoralis)

บุญชนะ กลั่นคำสอน และ ธงชัย จารุพรพันธ์ (2525) ได้สรุปถึงขั้นตอนของการทดแทนสังคมพืชป่าชายเลนที่พบโดยทั่ว ๆ ไปไว้ดังนี้คือ 1) บริเวณที่ดินเป็นดินเหนียวจะมีสกุลแสมเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำต่อมาถั่วขาวจะเข้าทดแทนสกุลแสม โดยเฉพาะอย่างยิ่งในบริเวณปากแม่น้ำที่มีดินตะกอนอันอุดมด้วยแร่ธาตุอาหารมาทับถมอยู่ชั้นบน 2) สกุลลำพู จะเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำบริเวณที่เป็นดินเลนบริเวณปากแม่น้ำที่มีน้ำท่วมถึงอยู่เกือบตลอดเวลา ต่อมาถ้า

ดินไม่ทับถมเร็วเกินไปโกงกางใบใหญ่จะเข้าทดแทน หากดินบริเวณนั้นมีการระบายอากาศดี มีขุยพืชสลมาทับถมกันมาก โกงกางใบเล็กก็จะขึ้นและเจริญเติบโตได้ดี พันธุ์ไม้สกุลโกงกางนี้จะสามารถขึ้นอยู่ได้ห่างจากชายฝั่งไกลสุดถึงบริเวณที่มีน้ำท่วมถึงเสมอ 3) บริเวณที่มีพันธุ์ไม้ชนิดต่าง ๆ ขึ้นอยู่ได้ดังกล่าวแล้ว เมื่อสภาพภูมิประเทศเปลี่ยนแปลงไปโดยกระแสน้ำได้พัดพาเอาตะกอนมาทับถมจนทำให้ดินมีระดับสูงขึ้น น้ำทะเลที่เคยท่วมถึงอยู่เป็นประจำก็กลับท่วมถึงน้อยลงกว่าเดิม จนในที่สุดพันธุ์ไม้สกุลประสัก (Bruguiera) จะขึ้นอยู่อย่างหนาแน่น การลืบพันธุ์ของสกุลโกงกางจึงไม่ดีพอทำให้พบขึ้นอยู่น้อยมากในบริเวณนี้ 4) เมื่อพื้นดินถูกทับถมสูงขึ้นจนถึงระดับหนึ่ง น้ำทะเลก็กลับท่วมถึงเป็นครั้งคราวเท่านั้น บริเวณนี้จะกลายเป็นเขตที่ติดต่อกับป่าบก (ecotone) ที่มีเสม็ด (Melaleuca leucadendron) สกุลตะบูน สกุลฝาด หงอนไก่ทะเล และหลุมพอทะเล (Intsia bijuga) ขึ้นอยู่

การแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลน (mangrove zonation)

ลักษณะที่สำคัญอย่างหนึ่งของป่าชายเลนคือ การแบ่งเป็นแนวเขตของพันธุ์ไม้ต่าง ๆ เป็นแนวที่ขนานหรือเกือบขนานกับชายฝั่งตามธรรมชาติจากชายฝั่งทะเลหรือแม่น้ำจนถึงด้านในสุดของป่าที่ติดต่อกับป่าบก ในแต่ละแนวเขตจะมีพันธุ์ไม้เด่น (dominant species) ที่แตกต่างกัน (Steenis, 1958 a และ Huberman, 1959) ลักษณะการแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้เป็นผลเนื่องมาจากความแตกต่างของระบบราก การเจริญเติบโตของลูกไม้และความสามารถในการแก่งแย่งของพันธุ์ไม้แต่ละชนิดในบริเวณที่มีลักษณะแตกต่างกันระหว่างระดับน้ำทะเลลงต่ำสุดจนถึงระดับน้ำทะเลขึ้นสูงสุด (Kuenzler, 1968)

ปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อการแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลน ได้แก่ 1) ความถี่และช่วงเวลาของการถูกน้ำท่วม รวมทั้งระดับน้ำที่ท่วมบริเวณพื้นที่ป่าชายเลน (Watson, 1928, de Haan, 1931, Richard, 1957, Macnae, 1968, Chapman, 1975) 2) ความเค็มหรือปริมาณเกลือในดินและน้ำ (de Haan, 1931, Troll และ Dragendorff, 1931, Chapman, 1944, 1975, Richard, 1957, Steenis, 1958 a, Macnae 1968) 3) การระบายน้ำหรือการขังของน้ำบริเวณผิวดิน (Watson, 1928, Macnae, 1968) ซึ่งปัจจัยทั้ง 3 ข้อนี้อาจเปลี่ยนแปลงได้ตามลักษณะของแม่น้ำลำคลอง ปัจจัยข้อ 2-3 ยังขึ้นอยู่กับปริมาณน้ำฝนหรือน้ำจืดที่ได้รับจากแม่น้ำ การระเหยของน้ำและการคายน้ำของพืช (Macnae, 1968) 4) ลักษณะและองค์ประกอบของดิน (Watson, 1928, Chapman, 1944, 1975,

Richard, 1957, Steenis, 1958 a, Walter, 1971) 5) การละลมตะกอนที่ยื่นออกไปในทะเลหรือการพังทลายของตะกอน (Watson, 1928, Richard, 1957, Steenis, 1958 a) 6) แสงสว่าง (Chapman, 1944, 1975) 7) อายุของป่าชายเลน (Watson, 1928) 8) ออกซิเจนในดิน (Troll และ Dragendroff, 1931) 9) ปริมาณของการผสมผสานระหว่างน้ำทะเลกับน้ำจืดที่ปากแม่น้ำและความเข้มข้นของน้ำกร่อย (Walter, 1971) นอกจากนี้ยังมีปัจจัยย่อยที่มีผลต่อการแบ่งแนวเขตพันธุ์ไม้ ได้แก่ ทิศทางของลมและความเร็วของน้ำในแม่น้ำ (Walter, 1971)

การแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนในบริเวณต่าง ๆ จะแตกต่างกันไปตามสภาพภูมิประเทศ ภูมิอากาศ และสิ่งแวดล้อมในบริเวณนั้น (Clarke และ Hannon, 1969, Walter, 1971) ป่าชายเลนทางฝั่งทะเลด้านตะวันออกของลุ่มาตราซึ่ง Troll และ Dragendorff (1931) สำรวจพบว่า มีพืชเด่นในแนวเขตของพันธุ์ไม้เบิกนำคือ แสมขาว (Avicennia alba) ซึ่งมักขึ้นอยู่ร่วมกับลำแพน (Sonneratia alba) ถัดเข้าไปเป็นแนวเขตของสกุลโกงกาง (Rhizophora) สกุลประสัก (Bruguiera) และสกุลตะบูน (Xylocarpus) ตามลำดับ ส่วนตามแนวของป่าด้านในจะเป็นแนวเขตของจาก (Nypa fructicans) ซึ่งมักขึ้นร่วมกับลำพู (Sonneratia caseolaris)

ป่าชายเลนบริเวณ Tanga ในอัฟริกาตะวันออก Walter และ Steiner (1936) พบว่าบริเวณชายฝั่งที่ดินเป็นเลนนุ่มจะมีสกุลลำพูเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำ แต่ถ้าดินเป็นทรายจะพบสกุลแสมเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำ ส่วนบริเวณปากแม่น้ำหรือชายฝั่งที่ไม่ได้รับอิทธิพลจากคลื่น ลม และดินเป็นเลนจะพบโกงกางใบใหญ่ (Rhizophora mucronata) เป็นพันธุ์ไม้เบิกนำ ซึ่งในเขตนี้ น้ำจะท่วมถึงทุกวันยกเว้นเมื่อน้ำลงต่ำสุด ถัดจากแนวเขตของโกงกางใบใหญ่จะเป็นแนวเขตของโปรงแดง (Ceriops tagal) และถ้ามีฝนตกมากพอจะพบแนวเขตของพังกาหัวสุม (Bruguiera gymnorrhiza) คั่นอยู่ระหว่างสกุลโกงกางและสกุลโปรง ถัดจากนี้เป็นบริเวณที่ดินค่อนข้างเป็นทรายน้ำทะเลสามารถท่วมถึงเมื่อระดับน้ำขึ้นสูงสุดจะพบแสมทะเล (Avicennia marina) ซึ่งมีลักษณะแคระแกรน

ป่าชายเลนในปาปัวนิวกินีซึ่ง Taylor (1959) ศึกษาพบว่าตามชายฝั่งมีพันธุ์ไม้เบิกนำคือ โปรงแดง ถัดเข้ามาเป็นแนวเขตของโกงกางใบใหญ่และพังกาหัวสุม ส่วนแนวเขตสุดท้าย

จะมีหงอนไก่ทะเล (Heritiera littoralis) และระหว่างหงอนไก่ทะเลกับป่าดิบชื้น (rain forests) จะมีหลุมพอทะเล (Intsia bijuga) ขึ้นเป็นแนวเขตแคบ ๆ

Macnae และ Kalk (1962) ศึกษาป่าชายเลนบริเวณ Inhaca Island พบว่า แนวเขตด้านหน้าสุดจะพบแสมทะเลในบริเวณที่ไม่มีที่กำบัง ซึ่งจะได้รับอิทธิพลจากคลื่น ลม และดินเป็นทราย ส่วนบริเวณที่ไม่ได้รับอิทธิพลจากคลื่น ลม และดินเป็นซิลท์ จะพบโกงกางใบใหญ่ แนวเขตถัดเข้าไปซึ่งดินค่อนข้างแห้งจะพบโปรงแดงและอาจพบพังกาหัวสุมขึ้นร่วมอยู่ด้วยถ้าน้ำใต้ดินมีระดับใกล้ผิวดิน และแนวเขตสุดท้ายจะพบฝาดขาว (Lumnitzera racemosa) และตะบูนขาว (Xylocarpus granatum) และได้สรุปว่าปัจจัยที่ทำให้เกิดการแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ในบริเวณดังกล่าวเนื่องจากความแตกต่างของความเค็ม ระดับน้ำใต้ดิน ความเป็นกรด-ด่าง และปริมาณออกซิเจนในดิน

ป่าชายเลนในออสเตรเลีย Chapman (1970) สำรวจพบว่า แนวเขตนอกสุดเป็นสกุลแสม แนวเขตถัดเข้าไปพบสกุลโกงกาง ถัดเข้าไปพบสกุลประสัก (Bruguiera) สกุลโปรง (Ceriops) และสกุลตะบูน (Xylocarpus) ตามลำดับ แนวเขตสุดท้ายจะพบพืชสกุลเสม็ด (Melaleuca)

ป่าชายเลนในมาเลเซีย Berry (1972) และ Sasekumar (1973) ได้ทำการสำรวจและสรุปว่า มีการแบ่งแนวเขตที่คล้ายคลึงกับในประเทศไทยคือ แนวเขตนอกสุดเป็นหาดเลนว่างเปล่า ถัดเข้ามาเป็นแนวเขตที่มีพันธุ์ไม้เบิกนำขึ้นอยู่ ซึ่งอาจเป็นสกุลแสมหรือสกุลลำพู ต่อมาเป็นแนวเขตของสกุลโกงกาง สกุลประสัก สกุลโปรง ถัดเข้ามาตามลำดับ และแนวเขตสุดท้ายจะเป็นแนวเขตที่ติดต่อกับป่าบก

Banijbatana (1957) ศึกษาการแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนบริเวณภาคใต้ฝั่งตะวันตกของประเทศไทย สรุปได้ดังนี้ 1) แนวเขตนอกสุดจะได้รับอิทธิพลของคลื่นลมมากและน้ำมีความเค็มสูงจะพบแสมดำ (Avicennia officinalis) และลำพู (Sonneratia caseolaris) เป็นพันธุ์ไม้เบิกนำ แต่มักพบว่าสกุลแสมจะขึ้นในบริเวณที่ดินแข็งกว่าสกุลลำพู 2) แนวเขตถัดเข้าไปดินจะแข็งและแน่นขึ้นจะพบถั่วขาว (Bruguiera cylindrica) ขึ้นเป็นแนวต่อเนื่องกันอาจมีสกุลโกงกางคั่นเป็นบางส่วนเท่านั้น แต่ในบริเวณที่ถูกน้ำท่วมน้อยแนวเขตนี้จะไม่เกิดขึ้น 3) แนวเขตของสกุลโกงกางจะขึ้นในบริเวณที่พื้นดิน

ถูกน้ำท่วมถึงขณะที่น้ำขึ้นสูงตามปกติ พันธุ์ไม้เด่นคือ โกงกางใบใหญ่ (Rhizophora mucronata) และโกงกางใบเล็ก (R. apiculata) ซึ่งจะมีบทบาทสำคัญในการช่วยจับยึดดิน พันธุ์ไม้ที่ขึ้นร่วมอยู่ด้วยได้แก่ ถั่วขาว ตะบูนดำ (Xylocarpus moluccensis) และตะบูนขาว (X. granatum) 4) แนวเขตถัดเข้าไปพื้นดินจะถูกน้ำท่วม เมื่อน้ำขึ้นสูงสุดเท่านั้น พันธุ์ไม้ที่ขึ้นในแนวเขตนี้ได้แก่ ถั่วขาว โกงกางใบเล็ก ตะบูนขาว และโปรงแดง (Ceriops tagal) 5) แนวเขตในสุดจะมีการตกตะกอนของซิลท์ (silt) และดินร่วน (loam) พื้นดินจะถูกน้ำท่วมถึงเมื่อน้ำขึ้นสูงสุดเป็นพิเศษ พันธุ์ไม้ที่ขึ้นอยู่ได้กล้าไม้จะมีความทนทานที่จะอยู่ภายใต้ร่มเงาได้ดี เช่น ตะบูนดำ ตะบูนขาว หลุมพอทะเล (Intsia bijuga) และอาจพบจาก (Nypa fructicans) บริเวณด้านในสุดซึ่งเป็นบริเวณที่แห้งที่สุด

ปัจจัยที่มีผลต่อการแพร่กระจายของพันธุ์ไม้ป่าชายเลน ที่สำคัญคือ

1. ปัจจัยที่เกี่ยวกับสมบัติทางกายภาพและเคมีของดิน

ปัจจัยที่เกี่ยวกับดินมีความสำคัญอย่างยิ่งเฉพาะและมีอิทธิพลต่อการแพร่กระจายและการแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ (Steenis, 1958 a และ Chapman, 1971) การเจริญเติบโตของป่าชายเลนขึ้นอยู่กับปัจจัยเกี่ยวกับดินเป็นหลัก เช่น ลักษณะโครงสร้างของดิน องค์ประกอบ ปริมาณแร่ธาตุอาหารและการระบายอากาศของดิน ถ้าสภาพของดินเปลี่ยนแปลงไปก็จะทำให้พันธุ์ไม้เปลี่ยนแปลงตามไปด้วย ดังนั้นปัจจัยเกี่ยวกับดินจึงเป็นปัจจัยสำคัญในการกำหนดชนิดของพันธุ์ไม้ (Aksornkoae และคณะ, 1979) สมบัติทางกายภาพและเคมีของดิน จะมีความผันแปรในแต่ละวันและแต่ละฤดูกาล ซึ่งเป็นผลเนื่องมาจากน้ำขึ้น-น้ำลง ปริมาณน้ำฝนและอัตราการระเหยของน้ำ (Walsh, 1974) การศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างสมบัติทางกายภาพและเคมีของดินกับพันธุ์ไม้ โดยการเปรียบเทียบแนวโน้มการเปลี่ยนแปลงสมบัติของดินกับแนวโน้มการปรากฏแนวเขตต่าง ๆ ของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนจะมีความสัมพันธ์กัน (Clarke และ Hannon, 1967, 1969)

ชนิดของดินเป็นปัจจัยที่มีความสำคัญต่อการแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลน (Ding Hou, 1958, Steenis, 1958 a) และมีบทบาทต่อสกุลโกงกางมาก สกุลโกงกางจะขึ้นได้ดีในบริเวณที่เป็นดินเลนและมีน้ำทะเลท่วมถึงอยู่เสมอ โดยเฉพาะโกงกางใบใหญ่จะ

เจริญได้ดีในบริเวณที่เป็นดินเลนลึกและอ่อน ขณะที่โกงกางใบเล็กจะเจริญในบริเวณดินเลนที่แข็งกว่า หรือดินที่ค่อนข้างดำประกอบด้วยทรายและมีอิวมัสมาก (Ding Hou, 1958, Steenis, 1958 a, Macnae, 1968) Hathaway (1953) และ Moul (1957) รายงานว่าในเขตแปซิฟิคจะพบกลุ่มของโกงกางใบใหญ่สามารถขึ้นอยู่บนดินทรายได้ Womsley และ McAdam (1957) ศึกษาพันธุ์ไม้ในเขตปาปัวนิวกินีพบว่า โกงกางใบใหญ่จะเจริญเติบโตได้ดีในบริเวณที่เป็นดินเลนปนทรายและโกงกางใบเล็กจะขึ้นในดินเลน Macnae และ Kalk (1962) รายงานว่าใน Mocambique สกุลโกงกางมักพบในบริเวณที่เป็นดินเหนียวที่ขึ้นแฉะอยู่เสมอ Gledhill (1963) พบว่าป่าชายเลนในบริเวณ Aberdeen Creek สกุลโกงกางจะขึ้นได้ดีบริเวณชายฝั่งแม่น้ำที่เป็นดินซิลท์ Jordan (1964) ศึกษาป่าชายเลนบริเวณชายฝั่งทะเลใน Sierra Leone พบว่าสกุลโกงกางจะขึ้นได้เฉพาะในบริเวณดินซิลท์ที่ถูกพัดพามาทับถมใหม่

สภาพของดินที่เหมาะกับสกุลแสมมักเป็นดินทรายและสภาพพื้นที่จะมีความลาดชันมากกว่าที่สกุลโกงกางขึ้นอยู่ ซึ่ง Giglioli และ Thornton (1965) พบว่าขณะที่สภาพพื้นที่มีความลาดชันมากขึ้น Rhizophora racemosa จะตายแล้วมี Avicennia germinan ขึ้นทดแทน รากหายใจจำนวนมากของสกุลแสมจะช่วยเร่งการตกตะกอนและพื้นที่จะเพิ่มความลาดชันยิ่งขึ้น ส่วน Macnae และ Kalk (1962) กล่าวว่าสกุลแสมชอบขึ้นในบริเวณชายฝั่งที่มีความลาดชันน้อยและสามารถทนต่อสภาพดินทรายได้ ถ้าบริเวณนั้นมีน้ำทะเลท่วมถึง Gledhill (1963) ศึกษาป่าชายเลนบริเวณ Aberdeen Creek พบว่าแสมทะเล (Avicennia marina) และพังกาหัวสุม (Bruguiera gymnorrhiza) จะขึ้นในบริเวณที่เป็นดินทราย แสมทะเลจะขึ้นในบริเวณที่เป็นดินเลนด้วย Womsley และ McAdam (1957) พบว่า แสมทะเล แสมดำ (Avicennia officinalis) และถั่วดำ (Bruguiera parviflora) จะเจริญเติบโตได้ดีในบริเวณที่เป็นดินเลนซึ่งแน่นกว่าที่โกงกางใบเล็กขึ้นอยู่ Macnae (1968) ศึกษาป่าชายเลนในเขตอินโด-แปซิฟิค พบว่าบริเวณชายฝั่งทะเลที่เป็นดินทรายจะพบสกุลแสมโดยเฉพาะแสมทะเลเจริญเติบโตได้ดีในขณะที่ชายฝั่งที่เป็นดินเลนจะพบลำแพน (Sonneratia alba) และยังกล่าวถึงบริเวณชายฝั่งที่ดินยังจับยึดตัวกันไม่แน่น ซึ่งขั้นไม้จะประกอบด้วยแสมทะเลและลำแพน จะมีพืชพื้นล่างคือ เหงือกปลาหมอม่วง (Acanthus ilicifolius) และเล็บมือนาง (Aegiceras corniculatum) Chapman (1977) รายงานว่าใน Indonesian Borneo จะพบสกุลลำพูเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำในบริเวณหาดเลนและหาดเลนปนทราย

009151

ตามชายฝั่งทะเลที่ได้รับอิทธิพลจากคลื่นลมน้อย ส่วนแสมขาว (Avicennia alba) ขึ้นได้ทั้งบริเวณชายฝั่งทะเลที่เป็นดินเลนและบริเวณเหนือปากแม่น้ำ แต่ตามชายฝั่งทะเลที่เป็นดินทรายจะพบแสมทะเลเป็นพืชเด่น แต่ Bünning (1947) กล่าวว่าแสมทะเลจะขึ้นได้ในดินทุกประเภทยกเว้นดินทรายและสามารถแผ่ขยายขึ้นไปทางเหนือแม่น้ำเป็นระยะทางไกล ๆ ซึ่งตรงกับการสังเกตของ Walter (1971) ในออสเตรเลียตะวันออก

Hatheway (1953) และ Moul (1957) รายงานว่าในเขตแปซิฟิคพบกลุ่มของลำพู (Sonneratia caseolaris) และพังกาหัวสุมขึ้นอยู่ในดินทราย Troll (1931) รายงานว่าลำแพน (Sonneratia alba) จะชอบขึ้นในบริเวณที่เป็นดินทรายปนซิลท์ ต่อมา Steenis (1958 a) กล่าวว่า ลำแพนเป็นพันธุ์ไม้ที่มีการกระจายพันธุ์ได้กว้างขวางมากของสกุลลำพูซึ่งจะพบทั้งบริเวณแนวเขตติดต่อกับชายฝั่งทะเลที่เป็นดินเลนอ่อน ตามปากแม่น้ำที่เป็นดินทรายและตามแนวปะการัง

ความเป็นกรด-ด่าง (pH) ของดิน Hesse (1961 a) พบว่า pH ของดินเมื่อดินอิ่มตัวด้วยน้ำภายใต้แนวเขตโกงกาง มีค่า 6.6 และดินภายใต้แนวเขตแสมมีค่า pH 6.2 แต่ในสภาพที่ดินแห้ง pH ของดินภายใต้แนวเขตโกงกางและแนวเขตแสมจะลดลงเหลือ 4.6 และ 5.7 ตามลำดับ Giglioli และ Thornton (1965) ศึกษา pH ของดินภายใต้กลุ่มโกงกางและแสมพบว่ามีค่า pH 5.6 และ 6.0 ตามลำดับ และดินภายใต้กลุ่มโกงกางซึ่งขึ้นเป็นพันธุ์ไม้เบิกนำมีค่า pH 5.0 ในทำนองเดียวกัน Thomlinson (1957) กล่าวว่าดินภายใต้กลุ่มโกงกางมีค่า pH ต่ำ ส่วนดินภายใต้กลุ่มแสมขาว มีค่า pH ผันแปรมากตั้งแต่ 6.7-7.4 (Navalker และBharucha, 1948) Blasco (1977) พบว่าแสมทะเลสามารถเจริญเติบโตบนดินกรด pH 3.5-4.0 ได้

อินทรียวัตถุ (organic matter) ปริมาณอินทรียวัตถุและธาตุอาหารในป่าชายเลนส่วนใหญ่ได้มาจากการร่วงหล่นของใบไม้และเศษใบไม้ (สนิท อักษรแก้ว และคณะ, 2522) ซึ่งมักจะมีการสลายตัวช้า อัตราการสลายตัวของอินทรียวัตถุขึ้นอยู่กับ pH และความรุนแรงที่ดินจะได้รับการเปลี่ยนแปลงให้แห้งและเปียก การสลายตัวจะเป็นไปอย่างรวดเร็วเมื่อดินแห้งและเริ่มเปียกอีกครั้งหนึ่ง (Hesse, 1961 b) อินทรียวัตถุในป่าชายเลนที่เกิดจากการสลายตัวของรากและใบภายใต้กลุ่มโกงกางที่มีอายุน้อยจะมีปริมาณอินทรียวัตถุ 8.7% และภายใต้โกงกางที่มีอายุมากจะมีปริมาณอินทรียวัตถุ 3.3-5.7% (Giglioli และ Thornton, 1965)

Hesse (1961 a) พบว่าดินในบริเวณแนวเขตโกงกางจะมีอินทรียวัตถุสูงกว่าในแนวเขตแล่ม โดยจะมีค่า 11.9 และ 5.9% ตามลำดับ Macnae (1968) อ้างถึง Anderson (unpublished data) ซึ่งศึกษาใน Sarawak และพบว่าดินทรายที่พืชในวงศ์ Dipterocarpaceae สามารถเจริญเติบโตอยู่ได้นั้นจะมีอินทรียวัตถุเพียง 5-15% ขององค์ประกอบดิน

ความจุในการแลกเปลี่ยนประจุบวก (cation exchange capacity) Hesse (1961 a) พบว่าความจุในการแลกเปลี่ยนประจุบวกของดินภายใต้กลุ่มโกงกางมีค่าประมาณ 125 meq/100 g soil ความจุในการแลกเปลี่ยนประจุบวก จะมีความสัมพันธ์และมีแนวโน้มไปทางเดียวกับอินทรียวัตถุในดิน (Zinke, 1976)

Hesse (1961 a) วิเคราะห์ปริมาณไนโตรเจนทั้งหมด แอมโมเนียและไนเตรทของดินในบริเวณแนวเขตโกงกาง แนวเขตแล่ม และบริเวณหาดเลนงอกใหม่ พบว่าปริมาณไนโตรเจนทั้งหมด แอมโมเนีย และไนเตรทของดินบริเวณแนวเขตโกงกาง มีค่าประมาณ 0.4400%, 1 และ 1 ppm ตามลำดับ ดินบริเวณแนวเขตแล่ม มีค่าประมาณ 0.3900%, 8 และ 2 ppm ตามลำดับ และดินในบริเวณหาดเลนงอกใหม่มีค่าประมาณ 0.3500%, 13 และ 1 ppm ตามลำดับ

Hesse (1961 a) วิเคราะห์ปริมาณฟอสฟอรัสทั้งหมดและฟอสฟอรัสที่สามารถสกัดได้ของดินในบริเวณแนวเขตโกงกาง แนวเขตแล่ม และบริเวณหาดเลนงอกใหม่ พบว่า ปริมาณฟอสฟอรัสทั้งหมดและฟอสฟอรัสที่สามารถสกัดได้ของดินบริเวณแนวเขตโกงกางมีค่าประมาณ 0.1510 และ 0.0018% ตามลำดับ ดินบริเวณแนวเขตแล่ม มีค่าประมาณ 0.1290 และ และ 0.0010% ตามลำดับ และดินในบริเวณหาดเลนงอกใหม่ มีค่าประมาณ 0.0750 และ 0.0013% ตามลำดับ

ซัลเฟอร์เป็นลักษณะอย่างหนึ่งของดินในป่าชายเลน และมักพบกาซไฮโดรเจนซัลไฟด์เกิดขึ้นภายใต้ดินเลน Hesse (1961 a) วิเคราะห์ปริมาณซัลเฟอร์ทั้งหมดของดินในบริเวณแนวเขตโกงกาง แนวเขตแล่ม และบริเวณหาดเลนงอกใหม่ พบว่ามีค่าประมาณ 2.227, 0.577 และ 0.244% ตามลำดับ Giglioli และ Thornton (1965) ศึกษาความแตกต่างของปริมาณซัลเฟอร์ทั้งหมดในดินภายใต้กลุ่มโกงกางและแล่มที่มีอายุแตกต่างกัน

พบว่าดินภายใต้กลุ่มโกงกางที่มีอายุน้อยจะมีปริมาณซัลเฟอร์เพิ่มขึ้นอย่างรวดเร็วจากผิวดินเมื่อเทียบกับระดับความลึกมากกว่า 6 นิ้ว คือที่ผิวดินมีค่า 2 mg/100 g soil เพิ่มขึ้นเป็น 6-8 mg/100 g soil ที่ระดับความลึกมากกว่า 6 นิ้ว และดินภายใต้กลุ่มโกงกางที่มีอายุมาก ปริมาณซัลเฟอร์ที่ผิวดินมีค่า 4.5 mg/100 g soil เพิ่มขึ้นเป็น 7.8 mg/100 g soil ที่ระดับความลึกมากกว่า 6 นิ้ว แต่ดินภายใต้กลุ่มแสมจะมีปริมาณซัลเฟอร์ลดลงจากผิวดินเมื่อเทียบกับระดับความลึกมากกว่า 6 นิ้ว คือที่ผิวดินมีค่า 9 mg/100 g soil ลดลงเป็น 6-8 mg/100 g soil ที่ระดับความลึกมากกว่า 6 นิ้ว

Hesse (1961 a) วิเคราะห์ปริมาณแคลเซียมคาร์บอเนตของดินในบริเวณแนวเขตโกงกาง แนวเขตแสม และหาดเลนงอกใหม่ พบว่ามีค่า 6.6, 6.2 และ 17% ของน้ำหนักดินแห้งตามลำดับ

Jordan (1964) กล่าวถึงความเค็มของดินในป่าชายเลนบริเวณ Sierra Leone ว่า ดินแนวเขตแสมมีค่าความเค็มสูงกว่าดินในแนวเขตลำแพน

2. <u>การระบายน้ำและความชื้นในดิน</u>

การระบายน้ำของดินในป่าชายเลนขึ้นอยู่กับปริมาณคลอไรด์ของน้ำในดิน (Giglioli และ King, 1966) และ pH ของดิน (Giglioli และ Thornton, 1965) พันธุ์ไม้ป่าชายเลนที่ขึ้นอยู่ในแต่ละแนวเขตต้องการดินที่มีการระบายน้ำแตกต่างกัน Chapman และ Ronaldson (1958) พบว่าแสมทะเลจะเจริญเติบโตได้ดีโดยเฉพาะทางด้านความสูงที่มีการระบายน้ำดี ส่วนในบริเวณที่มีน้ำขังจะทำให้ต้นแคระแกรน Macnae และ Kalk (1962) รายงานว่าพืชในสกุลแสมขึ้นได้ทั้งในบริเวณชายฝั่งที่เป็นดินเลนและดินทรายที่มีการระบายน้ำดี แต่ Walter (1971) กล่าวว่าสกุลแสมชอบดินทรายมากกว่าดินเลนซึ่งมีการระบายน้ำไม่ดี Chapman (1971) พบว่าการระบายน้ำในบริเวณใกล้อ่าวจะดีกว่าบริเวณอื่น และพบว่าแสมทะเลที่ขึ้นอยู่รอบ ๆ อ่าวมีการเจริญเติบโตดีมาก Thom (1967) พบว่าสกุลแสมชอบขึ้นในดินที่แห้งและแน่นกว่าสกุลโกงกาง ขณะที่สกุลประสักชอบขึ้นในดินที่ชุ่มน้ำ สกุลตะบูน สกุลฝาด และสกุลโปรง จะพบขึ้นอยู่เฉพาะในดินที่มีการระบายน้ำดี ส่วนจากชอบดินที่มีน้ำขัง Giglioli และ King (1966) ศึกษาความชื้นของดินภายใต้กลุ่มพืชสกุลโกงกาง และสกุลแสม พบว่ามีค่าความชื้นระหว่าง 67-245% และ 28.6-143.3% ตามลำดับ

3. ความเค็มของน้ำ

ความเค็มของน้ำเป็นปัจจัยสำคัญในการควบคุมการกระจายของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนโดยที่การท่วมของน้ำทะเลเป็นเพียงปัจจัยร่วม (de Haan, 1931) การแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้จะขึ้นอยู่กับ ความแตกต่างของค่าเฉลี่ยความเค็มในแต่ละฤดูกาลและระยะทางจากชายฝั่งทะเล ป่าชายเลนจะเกิดในบริเวณที่มีความเค็มสูง ต่ำ หรือมีความผันแปรของความเค็มได้ (Davis, 1940) และพันธุ์ไม้ป่าชายเลนบางชนิดยังสามารถเจริญเติบโตได้ในน้ำจืด เช่น เหงือกปลาหมอม่วง (Acanthus ilicifolius) และปรงทะเล (Acrostichum aureum) (Walter, 1971, Steenis, 1958 a) แต่อย่างไรก็ตามพันธุ์ไม้ป่าชายเลนจะเจริญเติบโตได้ดีในน้ำเค็ม โดยจะสะสมโซเดียมคลอไรด์ปริมาณมากใน cell sap และมีใบหนาอวบน้ำ Kuenzler (1969) กล่าวว่า การที่ความเค็มมีบทบาทสำคัญต่อพันธุ์ไม้ป่าชายเลนไม่ใช่เพราะเกลือเป็นสิ่งจำเป็นสำหรับการเจริญเติบโต แต่เป็นเพราะความเค็มของดินและน้ำจะเป็นปัจจัยที่ช่วยลดการแก่งแย่งระหว่างพันธุ์ไม้ป่าชายเลนแต่ละชนิด ปัจจัยที่มีผลต่อการผันแปรของความเค็มได้แก่ การท่วมของน้ำทะเล ปริมาณน้ำจืดจากแม่น้ำและปริมาณน้ำฝน (Troll และ Dragendorff, 1931)

Davis (1940) ได้สรุปความสำคัญของความเค็มของดินและน้ำในป่าชายเลนไว้ 6 ประการคือ 1) ความเค็มจะผันแปรไปตามฤดูกาลเนื่องจากปริมาณน้ำฝน 2) ป่าชายเลนจะมีความทนทานต่อความเค็มในช่วงกว้าง แต่สภาพน้ำกร่อยจะเหมาะสมกับการเจริญเติบโต 3) การแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้จะสัมพันธ์กับค่าเฉลี่ยของความเค็มของดินและน้ำผิวดินในแต่ละฤดูกาล 4) โดยปกติดินจะมีความเค็มสูงกว่าและผันแปรน้อยกว่าน้ำผิวดิน 5) ค่าความเค็มที่สูงที่สุดจะพบในบริเวณที่ระดับน้ำอยู่ติดกับผิวดินและมีอัตราการระเหยสูง 6) ความเค็มของน้ำผิวดินและน้ำในดินจะมีค่าเพิ่มขึ้นเมื่ออยู่ลึกเข้าไปในแผ่นดินมากขึ้น ซึ่ง Walter (1971) กล่าวไว้เช่นเดียวกัน

พันธุ์ไม้ป่าชายเลนแต่ละชนิดจะมีความต้องการและความทนทานที่เฉพาะต่อช่วงของความเค็ม นอกเหนือจากช่วงที่ทนทานได้นี้แล้วจะพบว่าความเค็มมีบทบาทเป็นปัจจัยจำกัดต่อการเจริญเติบโต (Steenis, 1958 a) ความทนทานต่อความเค็มจะขึ้นอยู่กับปัจจัย 3 ประการคือ ชนิดของเกลือ ชนิดของพืชและระยะของการเจริญเติบโต นอกจากนี้อุณหภูมิและแสงสว่างยังมีผลต่อการตอบสนองของพืชต่อความเค็มอีกด้วย (Tsopa, 1939)

พันธุ์ไม้ป่าชายเลนที่มีความทนทานต่อความเค็มในช่วงกว้างที่สุดคือ แสมทะเลซึ่งสามารถเจริญเติบโตในบริเวณที่น้ำในดินเกือบเป็นน้ำจืดจนถึงในดินที่มีความเค็มสูงกว่า 30‰ (Macnae, 1968 และ Walsh, 1974) ซึ่งจะทำให้ต้นแคระแกรน มีการแตกแยนงของรากมาก และมีต่อมขับเกลือ (salt secretion gland) จำนวนมาก Macnae (1968) กล่าวถึงบางบริเวณใน Inhaca ซึ่งมีความเค็มของน้ำในดินสูงเกิน 100‰ พบว่าแสมทะเลและฝาดขาวขึ้นอยู่ได้แต่แสมทะเลจะแคระแกรนสูงไม่เกินระดับเอว Conner (1969) พบว่าการเจริญเติบโตของแสมทะเลจะปกติเมื่อมีโซเดียมคลอไรด์เป็นองค์ประกอบหลักของเกลือ แต่ถ้าองค์ประกอบหลักเป็นโปตัสเซียมคลอไรด์และแคลเซียมคลอไรด์จะทำให้การเจริญเติบโตช้า แสมขาวจะขึ้นในแนวเขตที่ติดชายฝั่งทะเลและสามารถทนทานต่อความเค็มในช่วงกว้าง แสมดำจะขึ้นอยู่บริเวณด้านในของป่าชายเลนหรือบริเวณที่ได้รับอิทธิพลของน้ำจืดมาก (Macnae, 1968)

Watson (1928) กล่าวว่า โกงกางใบใหญ่จะขึ้นในพื้นที่ที่มีอิทธิพลของน้ำทะเลเด่นชัด คือจะอยู่ในบริเวณถัดจากแนวเขตที่อยู่ติดชายฝั่งทะเลซึ่งความเค็มของน้ำในบริเวณนี้มีค่า 20‰ หรือมากกว่า ส่วนโกงกางใบเล็กจะขึ้นในพื้นที่ที่ได้รับอิทธิพลของน้ำจืดมาก คือจะขึ้นในบริเวณเหนือปากแม่น้ำขึ้นไปและมีความเค็มน้อยกว่า 15‰ Thomlinson (1957) พบว่าความเค็มของน้ำในดินภายใต้กลุ่มโกงกางมีระหว่าง 15-24‰ ในขณะที่ภายใต้กลุ่มแสมมีความเค็มระหว่าง 16-42‰

สกุลลำพูต้องการคลอไรด์ที่เป็นองค์ประกอบของน้ำในดินที่คงที่ในขณะที่สกุลโกงกางและสกุลแสมสามารถขึ้นได้ในพื้นที่ที่มีความเค็มของน้ำในดินเปลี่ยนแปลงอยู่เสมอ (Walsh, 1974) Jordan (1964) ได้ให้เหตุผลว่าการที่สกุลแสมมีความทนทานต่อความเค็มได้สูงเพราะพืชพวกนี้มี permeable มาก Macnae (1968) กล่าวว่าลำแพนหิน (S. griffithii) ชอบขึ้นในบริเวณชายฝั่งทะเลที่มีความเค็มปกติ ลำพู (S. caseolaris) จะเจริญเติบโตได้เฉพาะในบริเวณที่มีความเค็มน้อยกว่า 10‰ (Macnae, 1968)

สกุลถั่ว-ประสัก มักจะพบขึ้นอยู่ในบริเวณที่มีความเค็มน้อยกว่า 25‰ ถั่วดำ (Bruguiera parviflora) จะเจริญได้ดีที่สุดเมื่อมีความเค็มประมาณ 20‰ ประสักดอกขาว (B. sexangula) พบในบริเวณที่มีความเค็มประมาณ 10‰ หรือต่ำกว่า ส่วนพังกาหัวสุ่ม

(B. gymnorrhiza) จะมีความทนทานต่อ ความเค็มในช่วง 10-25‰ และสกุลโปรง โดยเฉพาะโปรงแดง (Ceriops tagal) จะเจริญเติบโตได้ในบริเวณที่มีความเค็มมากกว่า 30‰ de Haan (1931) ศึกษาในอินโดนีเซีย พบว่าพังกาหัวสุ่มและถั่วดำทนทานต่อความเค็มในช่วง 1.0-3.0‰ ประสักดอกขาวทนทานต่อความเค็มในช่วง 0.1-1.0% โกงกางใบใหญ่และโกงกางใบเล็กทนทานได้ในช่วง 0.1-3.0%

4. ความถี่ของน้ำขึ้น-น้ำลง

ความถี่ของน้ำขึ้น-น้ำลง เป็นปัจจัยที่สำคัญอย่างหนึ่งที่จะควบคุมการกระจายของพันธุ์ไม้ป่าชายเลน และยังมีอิทธิพลต่อการตั้งตัวของลูกไม้ (Clarke and Hannon, 1969) Macnae (1968) กล่าวว่า การแบ่งแนวเขตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนจะเกี่ยวข้องกับการเพิ่มพูนระดับความสูงของพื้นดินและการลดความถี่ในการท่วมถึงของน้ำทะเล

Watson (1928) ได้จัดจำแนกพันธุ์ไม้ป่าชายเลนตามความสัมพันธ์กับความถี่ที่น้ำทะเลท่วมถึงเป็น 5 บริเวณคือ

บริเวณที่ 1 พื้นดินจะถูกน้ำท่วมเมื่อน้ำขึ้นทุกครั้ง (flooded by all high tide) ไม่มีพันธุ์ไม้ชนิดใดขึ้นได้ภายใต้สภาวะเช่นนี้ ยกเว้นโกงกางใบใหญ่ (Rhizophora mucronata)

บริเวณที่ 2 พื้นดินจะถูกน้ำท่วมขณะที่มีน้ำขึ้นปานกลาง (flooded by medium high tide) พันธุ์ไม้ที่ขึ้นอยู่ได้แก่ แสมขาว (Avicennia alba) แสมทะเล (A. marina) ลำแพนหิน (Sonneratia griffithii) และริมฝั่งแม่น้ำจะมีโกงกางใบใหญ่

บริเวณที่ 3 พื้นดินจะถูกน้ำท่วมขณะที่มีน้ำขึ้นสูงสุดตามปกติ (flooded by normal high tide) พันธุ์ไม้ป่าชายเลนจะเจริญเติบโตได้ดีในสภาพเช่นนี้ แต่สกุลโกงกางจะขึ้นได้หนาแน่นที่สุด

บริเวณที่ 4 พื้นดินจะถูกน้ำท่วมขณะที่น้ำขึ้นสูงสุด (flooded by spring tide) พันธุ์ไม้ที่ขึ้นได้คือ พังกาหัวสุ่ม (Bruguiera gymnorrhiza) และถั่วขาว (B. cylindrica)

บริเวณที่ 5 พื้นดินจะถูกน้ำท่วมขณะที่น้ำขึ้นสูงสุดเป็นพิเศษ (flooded by equinoctial tide) พังกาหัวสุ่มจะขึ้นเป็นพืชเด่น แต่โกงกางใบใหญ่และตะบูน (Xylocarpus obovatus) ก็ขึ้นอยู่ได้เช่นกัน

การขึ้นลงของน้ำทะเลมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงความเค็ม (Clarke และ Hannon, 1969) อุณหภูมิ ปริมาณออกซิเจน และ pH ของน้ำ ประวีณ วุฒิสถิรภิญโญ (2519) กล่าวว่า ในขณะที่น้ำขึ้นและไหลเข้าไปในป่าชายเลนจะทำให้ความเค็ม อุณหภูมิ และปริมาณออกซิเจนของน้ำเพิ่มขึ้นกว่าในขณะที่น้ำลง แต่สำหรับค่า pH Kato (1966) พบว่า pH ของน้ำจะมีค่าสูงในขณะที่น้ำลง

<u>การสืบพันธุ์และการเจริญเติบโตของพันธุ์ไม้ป่าชายเลน</u>

พันธุ์ไม้ป่าชายเลนสามารถให้เมล็ดทุกปีเป็นจำนวนมาก ซึ่งโดยทั่วไปแล้วการสืบพันธุ์ตามธรรมชาติในป่าชายเลนนับว่าดีมาก (Sukwong และคณะ, 1976) พันธุ์ไม้ป่าชายเลนหลายชนิดเมล็ดงอกเป็นต้นอ่อนได้ในขณะที่ผลยังติดอยู่บนต้น (vivipary) ได้แก่ พันธุ์ไม้สกุลโกงกาง สกุลประสัก สกุลโปรง สกุลรังกะแท้ และเสียมอนาง ส่วนสกุลแสมเป็นแบบกึ่งงอกบนต้น (semi-vivipary) นอกจากนี้พันธุ์ไม้บางชนิดในป่าชายเลนยังสามารถแตกหน่อ (coppice) ได้แก่ สกุลแสม และกล้าไม้ขนาดเล็กของวงศ์โกงกาง (Huberman, 1959) ผลหรือกล้าไม้ของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนเมื่อร่วงหล่นจากต้นก็สามารถที่จะปักลงไปในเลนและเจริญเติบโตได้ทันที ซึ่ง Dale (1938) สังเกตุว่ามีลูกไม้ของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนจำนวนมากขึ้นอยู่ภายใต้แม่ไม้ แต่ถ้าผลไม่ปักลงไปในเลนก็จะถูกกระแสน้ำพัดพาไปในที่สุด (Aksornkoae, 1975) Vankatesan (1966) กล่าวว่า ผลของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนมีการแพร่กระจายโดยน้ำและลม โดยที่ผลสามารถลอยน้ำได้เป็นเวลาหลายวัน โดยไม่เสียหาย พอถึงที่ที่เหมาะสมก็จะงอกเช่น กล้าไม้ของสกุลแสม สามารถลอยอยู่ในน้ำได้ประมาณ 3 เดือน จึงตายไปถ้ารากไม่สามารถหาที่ยึดเกาะได้ (Davis, 1940) นอกจากนี้พันธุ์ไม้ทุกชนิดยังงอกรากได้รวดเร็วมากเพื่อรักษาลูกไม้ให้ปลอดภัยจากแรงดึงดูดของกระแสน้ำและลูกไม้ไม่จำเป็นต้องจมลงเลนเพื่อการงอกราก (Nokes, 1954) Chapman (1966) พบว่ากล้าไม้สามารถหายใจในสภาพไม่มีออกซิเจน (anaerobic respiration) เพื่อให้กล้าไม้มีชีวิตอยู่อย่างปลอดภัยระหว่างลอยอยู่ในน้ำ ระยะเวลาที่

กล้าไม้สามารถลอยอยู่ในน้ำขึ้นอยู่กับอายุของกล้าไม้และความเค็มของน้ำทะเล (Chapman, 1976) ถ้าน้ำทะเลมีความเค็มสูงจะทำให้กล้าไม้ลอยอยู่ได้นาน (Stephens, 1962) ซึ่งจะทำให้มีโอกาสแพร่กระจายได้ไกล แต่อย่างไรก็ตามกล้าไม้ไม่สามารถลอยทวนกระแสน้ำ ดังนั้นการขึ้นลงของน้ำทะเลจึงเป็นปัจจัยจำกัดไม่ให้กล้าไม้แพร่กระจายลึกเข้าไปในแผ่นดิน (Chapman, 1976)

<u>ปัจจัยที่มีผลต่อการตั้งตัว (establishment) ของกล้าไม้ป่าชายเลน</u>

1. <u>ความเค็มของน้ำ</u> ความเค็มของน้ำทะเลมีบทบาทต่อการตั้งตัวของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนเพียงเล็กน้อย (Steenis, 1958 a , Aksornkoae, 1975) พันธุ์ไม้ป่าชายเลนบางชนิดสามารถเจริญเติบโตได้โดยอาศัยน้ำจืด แต่อย่างไรก็ตามกล้าไม้แต่ละชนิดจะตั้งตัวได้ดีในบริเวณที่มีความเค็มของน้ำทะเลเหมาะสม Clarke และHannon (1970) พบว่ากล้าไม้แสมทะเลที่เพิ่งแตกใบ 0-2 ใบ ต้องการน้ำทะเลในการเจริญเติบโตโดยเฉพาะเกี่ยวกับการเจริญเติบโตของราก

2. <u>ความรุนแรงและความลึกของน้ำทะเล</u> ความรุนแรงของน้ำทะเลถ้าไม่มากนักก็ไม่มีผลต่อการตั้งตัวของกล้าไม้ป่าชายเลน (McMillan, 1971) ส่วนความลึกของน้ำทะเล มีผลต่อการตั้งตัวของกล้าไม้ป่าชายเลนมากกว่าการดำรงชีวิตของพืชที่โตแล้ว กล้าไม้แต่ละชนิดจะมีความทนทานต่อการท่วมของน้ำทะเลเป็นเวลานานต่างกัน (Clarke และ Hannon, 1970) เช่นกล้าไม้ของสกุลแสมไม่สามารถตั้งตัวได้ถ้ามีน้ำลึกกว่า 16 เซนติเมตร (Davis, 1940) กล้าไม้ของสกุลโกงกางอาจอยู่รอดได้ถ้ามีน้ำท่วมยอดนานถึงปีหรือมากกว่า แต่ถ้าน้ำลึกเกินกว่า 60 เซนติเมตร กล้าไม้จะไม่สามารถตั้งตัวอยู่ได้ (Stephens, 1962)

3. <u>แสงสว่าง</u> พันธุ์ไม้ป่าชายเลนส่วนใหญ่ต้องการแสงสว่างเต็มที่จึงจะสามารถงอกและออกรากได้รวดเร็ว ดังนั้นเรือนยอดของป่าชายเลนตามธรรมชาติซึ่งหนาแน่นและสม่ำเสมอกันจึงทำให้กล้าไม้ของพันธุ์ไม้มีค่าทางเศรษฐกิจบางชนิดไม่สามารถเจริญเติบโตต่อไปได้ (Huberman, 1959) แต่เมื่อเปิดเรือนยอดให้มีแสงสว่างมาก ๆ กล้าไม้ป่าชายเลนจะมีความหนาแน่นเพิ่มขึ้น (Snedaker และ Lugo, 1973) Macnae (1963) พบว่ากล้าไม้และลูกไม้ของสกุลแสมจะเจริญเติบโตได้ไม่ดีภายใต้ร่มเงา กล้าไม้จะตายถ้าอยู่ภายใต้ร่มเงาของแม่ไม้หรือแม้แต่แม่ไม้ตายแต่มีพืชสกุลโกงกางและสกุลประสักปกคลุมอยู่ แต่การศึกษาใน

Auckland (Chapman, 1976) พบว่า แล่มทะเลในระยะที่เป็นกล้าไม้ไม่ต้องการแล่งล่ว่าง ล่วนกล้าไม้ถั่วยาวและพังกาหัวสุมล่ามารถทนร่มได้ดี (Huberman, 1959)

4. การขังของน้ำบริเวณผิวดิน กล้าไม้ของพันธุ์ไม้ป่าชายเลนบางชนิดจะตั้งตัวและเจริญเติบโตได้เฉพาะในบริเวณน้ำขังเหนือผิวดิน ได้แก่ ล่กุลโกงกาง (Macnae และ Kalk, 1962) กล้าไม้บางชนิดกลับมีอัตราการตายสูงในบริเวณเช่นนี้ ได้แก่ ล่กุลแล่ม แต่ถ้ากล้าไม้แตกใบได้ 2-4 ใบแล้วจะไม่เป็นอันตราย (Clarke และ Hannon, 1971)

5. จำนวนครั้งที่ถูกน้ำท่วม Chapman (1971) กล่าวว่า จำนวนวันที่ล้มผัล่อากาล่ติดต่อกันจะมีความล้าคัญต่อการตั้งตัวของกล้าไม้มากกว่าจำนวนวันที่จมอยู่ใต้น้ำ กล้าไม้จะทนทานต่อจำนวนวันที่ล้มผัล่อากาล่ได้แตกต่างกันและยังได้กล่าวถึง ความล้มพันธ์ระหว่างการร่วงหล่นของกล้าไม้กับความต้องการน้ำในวันแรก ๆ ว่ามีความล้าคัญมากและจะเป็นปัจจัยที่กำหนดขอบเขตและระดับความสูงของพื้นที่ที่พันธุ์ไม้แต่ละชนิดล่ามารถขึ้นอยู่ได้

นอกจากนี้ยังมีปัจจัยอื่น ๆ ที่มีผลต่อการตั้งตัวของกล้าไม้ป่าชายเลนได้แก่ ชนิดของดิน (Steenis, 1958 a) อายุของกล้าไม้และตำแหน่งที่กล้าไม้ขึ้นอยู่ (Davis, 1940, Clarke และ Hannon, 1970)