บทที่ 7
โครงสร้างประชากร การเพิ่มและลดของประชากรพืช
(ชั่วโมงบรรยายที่ 17 - 18)

จุดประสงค์การเรียนรู้ นักศึกษาสามารถ

1. อธิบายคำศัพท์ที่เกี่ยวข้องกับการศึกษาประชากรพืช และสามารถอธิบายปัจจัยที่มีผลต่อการเพิ่มลดจำนวนประชากร
2. ใช้ตารางชีพ (cohort life table) ในการวิเคราะห์การเปลี่ยนแปลงของประชากร
3. อธิบายอัตราการเติบโตของประชากร λ ที่คำนวณมาจาก transition matrix model
4. อธิบายการนำการศึกษาทางนิเวศวิทยาประชากรไปประยุกต์ใช้ได้

ความหมายของคำที่เกี่ยวข้อง

ประชากร (population) มาจากภาษาละติน (ปลายศตวรรษที่ 16) จากคำกริยา popolare หรือคำนามว่า populus ที่แปลว่า คน (people) ในทางนิเวศวิทยาพืช ประชากร หมายถึง กลุ่มของพืชชนิดเดียวกันที่ครอบครองพื้นที่พื้นที่หนึ่งในเวลาเดียวกัน

เมื่อพูดถึงการศึกษาประชากร เราอาจได้ยินคำว่า รุ่น (cohort) ซึ่งจะหมายถึง กลุ่มของพืชที่งอกหรือเข้าสู่การศึกษา ในเวลาเดียวกัน

นิเวศวิทยาประชากร (population ecology)

นิเวศวิทยาประชากร คือ การศึกษาการเปลี่ยนแปลงของประชากรสิ่งมีชีวิต และปฏิสัมพันธ์ระหว่างประชากรนั้นกับสิ่งแวดล้อม ซึ่งสิ่งแวดล้อมอาจเป็นปัจจัยให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในประชากรนั่นเอง

การศึกษาการเปลี่ยนแปลงของขนาดประชากรไปตามเวลาในพื้นที่หนึ่ง องค์ประกอบของการศึกษา ได้แก่ จำนวน (number) องค์ประกอบ (composition) และ การกระจาย (dispersion)

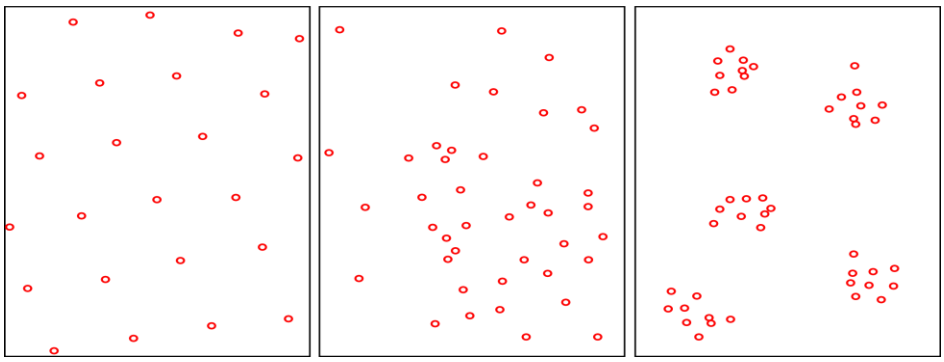
การกระจายตัว (distribution) ในการศึกษาการกระจายตัวของพืช จะมีการศึกษาความหนาแน่น (จำนวนต่อหน่วยพื้นที่) และรูปแบบการกระจาย (pattern of dispersion)

ประชากรศาสตร์ (demography) การศึกษาการเปลี่ยนแปลงขนาด และโครงสร้างของประชากรตามเวลา

รูปแบบการกระจายของประชากรในพื้นที่ (pattern of dispersion)

รูปแบบการกระจายของประชากรมีสามลักษณะ คือ

1. การกระจายแบบสม่ำเสมอ (uniform) มักพบในพื้นที่ที่มักมีทรัพยากรน้อย หรือสิ่งมีชีวิตมีความสามารถในการยับยั้งการเจริญเติบโต
2. การกระจายแบบสุ่ม (random) มักพบในพื้นที่ที่มีทรัพยากรที่ให้กับสิ่งมีชีวิตเพียงพอ
3. การกระจายแบบเกาะกลุ่ม (clumped) เป็นลักษณะที่พบได้ง่ายในธรรมชาติ พืชอยู่ใกล้กัน มy กพบในพื้นที่ที่ทรัพยากรกระจายไม่สม่ำเสมอ (patchy resources)



a.แบบสม่ำเสมอ (Uniform) b. แบบสุ่ม (Random) c. แบบเกาะกลุ่ม (Clumped)

ภาพที่ 7.1 รูปแบบการกระจายของประกรในพื้นที่หนึ่ง ๆ และตัวอย่าง a. การกระจายแบบสม่ำเสมอ (uniform) ใน Creosote bush (*Larrea tridentate*) b. แบบสุ่ม (random) ในแดนดิไลออน (dandelion (*Taraxacum* sp.)) และ c. แบบเกาะกลุ่ม (clumped) ของพืชบริเวณโอเอซิสในทะเลทราย (dessert oasis)

(ที่มา: แผนภาพ http://biobook.nerinxhs.org/bb/ecology/population_biology/1000px-Population_distribution.png

Creosote bush: http://sky.scnu.edu.cn/life/class/ecology/chapter/Chapter9.files/image024.jpg

Dandelion: https://rvsueandcrew.files.wordpress.com/2012/05/sany0013.jpg

Dessert oasis: https://livelovegod.files.wordpress.com/2012/05/dessert-oasis.jpg)

ปัจจัยที่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงจำนวนประชากร

กล่าวโดยรวมคือ

1. สภาพแวดล้อม
2. ทรัพยากรที่มี เช่น ธาตุอาหาร น้ำ
3. การแข่งขันระหว่างพืช
4. การถูกรบกวน
5. รูปแบบการกระจายตามชีวภูมิศาสตร์ของพืช (biogeography)

หากจัดหมวดหมู่ของปัจจัยที่มีผลต่อการเปลี่ยนแปลงจำนวนประชากรสามารถจัดได้เป็น

1. ปัจจัยที่เป็นอิสระต่อความหนานแน่นของประชากร (density-independent factor) ความหนาแน่นของประชากรไม่มีผลต่อการตายของประชากร เช่น ในปีหนึ่ง ๆ ในฤดูแล้ง ความแห้งแล้งในพื้นที่หนึ่งมักทำให้ประชากรพืชครึ่งหนึ่งตายไป ความแห้งแล้งนี้เป็นปัจจัยที่อิสระต่อความหนาแน่น เพราะเมื่อแห้งพืชก็ตายเพราะขาดน้ำ นอกจากนั้นการตายอาจเกิดจาก น้ำท่วม (ภาพที่ 7.2)

ภาพที่ 7.2 น้ำท่วมทำให้ต้นไม้ตาย

(ที่มา: https://www.uaex.edu/environment-nature/disaster/images/1118261-SMPT-500px.jpg)

2. ปัจจัยที่ไม่เป็นอิสระต่อความหนาแน่นของประชากร (density-dependent factor) ใช้ตัวอย่างประชากรเดิมข้างต้นในข้อ 1 ในปีหนึ่งปรากฏว่าประชากรมีมากกว่าปกติ เมื่อถึงฤดูแล้งประชากรของพืชตายไปมากกว่าครึ่งหนึ่ง ซึ่งมากขึ้นกว่าในปีปกติ เพราะความหนาแน่นที่มากขึ้น พืชแก่งแย่งน้ำกันมากขึ้น ประชากรที่ตายเพิ่มจากปีปกตินี้ได้รับอิทธิพลมาจากความหนาแน่นของ

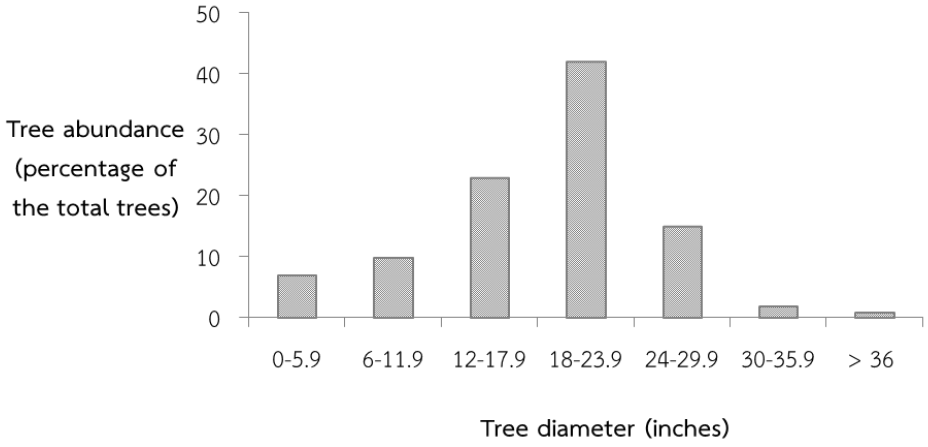
ประชากร (density-dependent mortality) นอกจากนั้น ความหนาแน่นของเมล็ดอาจส่งผลต่อการถูกกินโดยสัตว์ (ภาพที่ 7.3)

ภาพที่ 7.3 เมล็ดที่กระจุกอยู่ที่เดียวกันมากเสี่ยงต่อการถูกกินโดยสัตว์ (ในภาพคือเมล็ดของต้นนางพญาเสือโคร่ง (*Prunus cerasoides*)
(ถ่ายภาพโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)

โครงสร้างของประชากร (population structure)

ในการศึกษาประชากรนอกจากสนใจในแง่ขนาดประชากรแล้ว สิ่งสำคัญหนึ่งที่ผู้ศึกษาต้องทำความเข้าใจ คือ โครงสร้างของประชากร (population structure) ซึ่งประกอบด้วย 2 องค์ประกอบ คือ

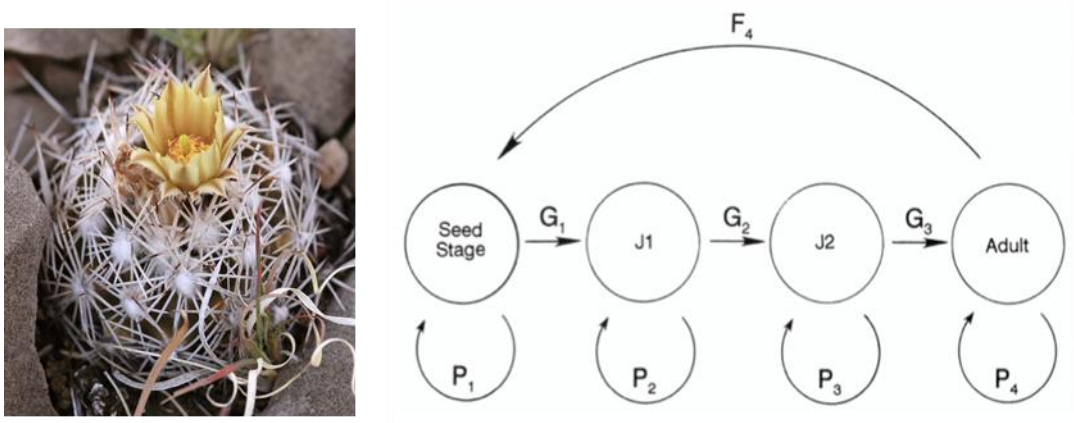
1. กลุ่มอายุ หรือ กลุ่มระยะ (age หรือ stage class) ของสิ่งมีชีวิต และ
2. ความถี่สัมพัทธ์ของประชากร (relative frequency) ของแต่ละกลุ่มอายุ หรือ กลุ่มระยะ (ภาพที่ 7.4)



ภาพที่ 7.4 ตัวอย่างแผนภูมิแจกแจงความถี่สัมพัทธ์ของต้นไม้ขนาดเส้นผ่านศูนย์กลางขนาดต่างกัน
(ภาพโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)

โครงสร้างประชากรเป็นสิ่งที่สำคัญเพราะ ในประชากรหนึ่ง ๆ สิ่งมีชีวิตมีขนาดตัว อายุ และ/หรือลักษณะทางสรีระที่แตกต่างกันออกไปอย่างมาก เช่น ระยะต้นกล้า กับระยะต้นที่โตเต็มวัย สิ่งมีชีวิตขนาดต่าง ๆ กัน และอายุต่าง ๆ มีอิทธิพลที่ต่างกันออกไปกับการเพิ่มขึ้นของประชากร เช่น พืชที่โตเต็มที่และถึงขนาดที่เจริญพันธุ์ได้แล้ว ก็จะมีผลต่อการเพิ่มขึ้นจำนวนสิ่งมีชีวิตรุ่นใหม่มากกว่าต้นกล้าที่กำลังเจริญเติบโต

การศึกษาการเพิ่มและลดลงของประชากรจะเป็นเรื่องง่ายมาก ถ้าเราเพียงสนใจแต่จำนวนทั้งหมดโดยไม่คำนึงถึงโครงสร้างประชากร แต่ในความเป็นจริงโครงสร้างประชากรเป็นสิ่งสำคัญ ทำให้การศึกษามีข้อมูลที่ซับซ้อนมากขึ้น และต้องอาศัยเครื่องมือที่ชื่อว่า แผนภาพตารางชีพ (life table graph) มาช่วยให้เข้าใจระยะต่าง ๆ ของประชากร (ภาพที่ 7.5)



ภาพที่ 7.5 *Coryphantha robbinsorum* และแผนภาพตารางชีพของ *C. robbinsorum* (ที่มา:http://swbiodiversity.org/imglib/maba/flora/MABA/201104/Coryphantha_robbinsorum-W.jpg)

ตัวอย่าง แผนภาพตารางชีพของพืชจำพวกกระบองเพชรชื่อ *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae) ศึกษาโดย Schmalzel และคณะในปี ค.ศ. 1995 ประกอบด้วย 4 ระยะ (ภาพที่ 7.5) คือ

1. ระยะเมล็ด (seed stage)
2. ระยะต้นอ่อนขนาดที่ 1 (J1)
3. ระยะต้นอ่อนขนาดที่ 2 (J2)
4. ระยะโตเต็มที่ (adult)

การเปลี่ยนแปลงโครงสร้างประชากรสามารถเขียนแทนด้วยตัวอักษรและตัวเลขที่แสดงแต่ละระยะ

$G_{1, 2, 3}$ คือ สัดส่วนของพืชที่เปลี่ยนแปลงจากระยะหนึ่งไปสู่อีกระยะหนึ่ง

$P_{1, 2, 3, 4}$ คือ สัดส่วนของพืชที่ยังคงอยู่ในระยะเดิม (ยังไม่เจริญเติบโตไปเป็นระยะถัดไป)

F_4 คือ ความสามารถมีบุตร (fecundity) จำนวนเมล็ดที่ต้นเต็มวัยผลิต ต่อต้น ต่อปี

หลังจากที่ได้ แผนภาพตารางชีพแล้ว ผู้ศึกษาสามารถเก็บข้อมูลภาคสนาม และสามารถประมานค่าของการเปลี่ยนแปลงระหว่างระยะได้

การทำตารางชีพ (cohort life table) ของพืช

ใช้ในการศึกษาประชากรพืช โดยมีการนับจำนวนเริ่มต้น จากนั้นเมื่อเวลาผ่านไป นับจำนวนอีกครั้ง แล้วหาว่า มีจำนวนรอด จำนวนที่ตาย และคำนวณโอกาสที่ประชากรจะรอด รวมไปถึงออกลูกหลานได้เท่าใด สามารถใช้ในการพิจารณาว่าประชากรมีความเสี่ยงที่จะหายไปหรือไม่ ตัวอย่างข้อมูลแสดงในตารางที่ 7.1

ตารางที่ 7.1 การเก็บข้อมูล cohort life table ของ *Phlox drummondii* (Polemoniceae)

Age class (x)	(days)	Number of total individuals (a_x)	Total number of offspring (F_x)
0 -	63	996	-
63 -	124	668	-
124 -	184	295	-
184 -	215	190	-
215 -	264	176	-
264 -	278	172	-
278 -	292	167	-
292 -	306	159	53
306 -	320	154	485
320 -	334	147	802
334 -	348	105	1000
348 -	362	22	95
362	-	0	-

การคำนวณคุณลักษณะของประชากรทำโดยคำนวณค่าต่าง ๆ ในแต่ละ age class แสดงในตารางที่ 7.2

ตารางที่ 7.2 ตัวอย่างการคำนวณคุณลักษณะของประชากร

l_x	สัดส่วนของประชากรเริ่มต้นที่รอดไปถึงช่วงอายุต่อไป (การอยู่รอด) (l_0 = 1.000) คำนวณ: a_x / a_{x-1} (หาร)
d_x	สัดส่วนของสิ่งมีชีวิตจากประชากรที่ตายไปในแต่ช่วงอายุ (การตาย) คำนวณ: $l_x - l_{x+1}$ (ลบ)
q_x	อัตราการตาย แสดงถึงว่าแต่ละช่วงอายุมีการตายรุนแรงอย่างไร คำนวณ: d_x / l_x (หาร)
q_x/Day	อัตราการตายเฉลี่ยต่อวัน คำนวณ: q_x/Day (หาร)

นอกจากนั้น สามารถเก็บข้อมูลรุ่นลูกที่ประชากรผลิตขึ้น เมื่อถึงวัยเจริญพันธุ์ คำนวณค่าต่าง ๆ ด้านการเจริญพันธุ์แสดงในตารางที่ 7.3

ตารางที่ 7.3 ตัวอย่างการคำนวณคุณลักษณะของประชากรในด้านการเจริญพันธุ์

m_x	การผลิตรุ่นลูกต่อสิ่งมีชีวิต หรือค่าเฉลี่ย reproductive output ในแต่ละช่วงอายุ คำนวณ: F_x / a_x (หาร)
$l_x m_x$	ค่าของการอยู่รอด และการผลิตรุ่นลูก
R_0	Basic reproductive rate (R_0) คำนวณ: $R_0 = \sum l_x m_x$

ค่า R_0 แสดงให้เห็นว่า ประชากรหนึ่งตัวสามารถผลิตรุ่นลูกได้เท่าใด โดยมีการคิดจากการอยู่รอดและความสามารถในการผลิตรุ่นลูกมากหรือน้อยของพืชแต่ละตัว เช่น ถ้ามีค่า 1 แสดงให้เห็นว่า พืชแต่ละตัวสามารถผลิตรุ่นลูกได้ 1 ตัว ประชากรรุ่นต่อไปก็จะมีแนวโน้มคงที่

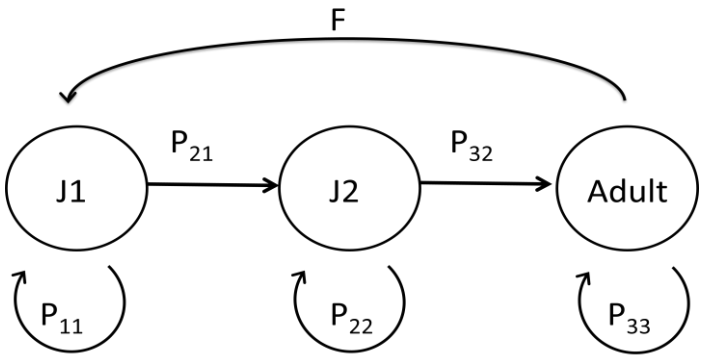
การศึกษาประชากรโดยใช้ transition matrix model

ในพืชบางชนิด การแสดงช่วงชีวิตต่าง ๆ life history สามารถแสดงถึงการเปลี่ยนแปลงของประชากร ได้ดีกว่าการใช้ช่วงอายุ (age class) matrix model เป็นโมเดลที่สามารถทำได้เมื่อมีการเก็บข้อมูลของประชากรที่ประกอบด้วยหลายช่วงอายุ (age class) หรือหลายช่วงชีวิตรวมกัน สามารถใช้ในการตอบคำถาม เช่น

-ปัจจัยทางกายภาพส่งผลต่อการเติบโตของประชากรหรือไม่

-การรอดชีวิตและการตายส่งผลต่อประชากรอย่างไร เป็นต้น

กลับมาดูที่แผนภาพประชากร จากการเก็บข้อมูลประชากรเริ่มต้น และครั้งที่ 2 (next census) (ภาพที่ 7.6)



ภาพที่ 7.6 แผนภาพตารางชีพของพืชชนิดหนึ่ง ประกอบด้วย juvenile ขั้น 1 (J1), 2 (J2) ก่อนที่จะเป็นต้นเต็มวัย (adult) P แสดงการเปลี่ยนแปลงสัดส่วนของประชากรที่อยู่ในช่วงเดิม หรือเปลี่ยนแปลงเป็นช่วงอื่น

(แผนภาพโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)

เราสามารถเขียน matrix แสดงการเปลี่ยนแปลงที่สอดคล้องกับแผนภาพ ภาพที่ 7.6 ได้ดังนี้

		Present census		
		J1	J2	Adult
Next	J1	P11	P12	F
census	J2	P21	P22	P23
	Adult	P31	P32	P33

ในที่นี้ พบว่า

- ไม่มีรุ่น J1 ที่ไปเป็น Adult ได้ทันที (P31) ใน matrix เขียนแทนด้วย 0
- ไม่มีรุ่น J2 ที่กลับไปเป็น J1 (P12) ใน matrix เขียนแทนด้วย 0
- ไม่มีรุ่น J3 ที่กลับไปเป็น J2 (P23) ใน matrix เขียนแทนด้วย 0

ดังนั้น จะได้ transition matrix ดังนี้

		Present census		
		J1	J2	A
Next census	J1	P11	0	F
	J2	P21	P22	0
	A	0	P32	P33

ประชากรในอนาคตคิดได้จาก จำนวนประชากรในปัจจุบันของช่วงต่าง ๆ (N_{J1} N_{J2} N_A) และ transition matrix คูณกัน ดังนี้

Present		Transition matrix				Future population				
N_{J1}		P11	0	F		$N_{J1}\cdot P11$	+	0	+	$N_A\cdot F$
N_{J2}	X	P21	P22	0	=	$N_{J1}\cdot P21$	+	$N_{J2}\cdot P22$	+	0
N_A		0	P32	P33		0	+	$N_{J2}\cdot P32$	+	$N_A\cdot P33$

การคิดจำนวนประชากรในอนาคตนี้ อยู่บนเงื่อนไขที่ว่า การเปลี่ยนแปลงประชากร transition matrix คงที่เมื่อเวลาผ่านไป

คำถามสำคัญของการศึกษาประชากร คือ ในอนาคตจำนวนประชากรจะมีทิศทางเพิ่มขึ้น หรือลดลง คำถามนี้สามารถหาได้จากการแก้สมการ matrix

ให้ A คือ matrix ขนาด n x n

λ คือ eigenvalue

x คือ eigenvector ที่เกี่ยวข้องกับ eigenvalue λ

จะได้ว่า $Ax = \lambda x$

ในที่นี้จะไม่ลงในรายละเอียดการคำนวณ แต่ขอให้เข้าใจว่า ต้องการหาค่า λ โดย λ หรือเรียกว่า population growth rate แสดงถึงการเติบโตของประชากร ดังนี้

λ เท่ากับ 1 แสดงถึงประชากรคงที่ในอนาคต

λ มากกว่า 1 แสดงถึงประชากรเพิ่มในอนาคต

λ น้อยกว่า 1 แสดงถึงประชากรลดในอนาคต

เมื่อคำนวณ λ ได้ของแต่ละประชากร สามารถเปรียบเทียบค่าที่ได้ เพื่อพิจารณาการเปลี่ยนแปลงที่เป็นผลจากปัจจัยต่าง ๆ

ตัวอย่างการศึกษา

Bruna และ Oil (2005) ศึกษาการเปลี่ยนแปลงประชากรของ *Heliconia acuminate* (ภาพที่ 7.7) ใน 3 พื้นที่ คือ ป่าสมบูรณ์ ผืนป่าที่เป็นถูกทำลายเป็นผืนเล็ก (fragment) ขนาด 10 เฮกแตร์ และ 1 เฮกแตร์ ซึ่งจากการใช้ transition matrix model พบว่า ในผืนป่าสมบูรณ์การเติบโตประชากรอยู่ที่ (λ) ประมาณ 1.05 แสดงถึงประชากรที่เพิ่มขึ้นเล็กน้อย ส่วนในผืนป่า fragment มีค่าการเติบโตประชากรอยู่ที่ประมาณ 1 ทั้งสองผืนป่า ซึ่งชี้ให้เห็นว่าประชากรคงที่ แต่ทั้งนี้ในผืนป่าที่เป็น fragment ขนาด 1 เฮกแตร์ การเก็บข้อมูลแสดงให้เห็นการลดลงของการเจริญพันธุ์ (reproduction rate)

ภาพที่ 7.7 *Heliconia acuminate*

(ที่มา: http://p3.storage.canalblog.com/38/03/469674/50913843.jpg)

การศึกษาประชากร สามารถนำไปใช้ในด้านต่าง ๆ เช่น การศึกษาเพื่ออนุรักษ์พันธุ์พืช การศึกษาเพื่อพิจารณาชนิดพันธุ์ต่างถิ่นว่าจะเพิ่มขึ้นและเป็นปัญหาต่อไปหรือไม่ และการเปลี่ยนแปลงประชากรพืชที่เป็นผลกระทบจากการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ

คำถามท้ายบท

1. รูปแบบการกระจายตัวแบบใดที่การครอบครองพื้นที่ของสิ่งมีชีวิตไม่มีผลต่อการครอบครองพื้นที่ของอีกสิ่งมีชีวิตหนึ่ง
2. การแพร่กระจายของโรคพืชที่เป็นแบบแพร่ทางอากาศ (air-borne pathogens) ซึ่งมีผลทำให้ประชากรพืชตายไป จัดเป็น density-independent หรือ density-dependent factor เพราะเหตุใด จงอภิปราย
3. กระบวนการที่ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงประชากรคืออะไร
4. อะไรคือข้อจำกัดในการศึกษาประชากรโดยใช้ตารางชีพ
5. นักศึกษาจะนำความรู้ด้านประชากรพืช ไปใช้เพื่ออนุรักษ์พันธุ์พืชได้อย่างไร จงอภิปราย

วิดีโอ หรือเอกสารข้อมูลเพื่อศึกษาเพิ่มเติม

เรื่อง	URL	QR Code
Plant sampling methods (VDO)	https://www.youtube.com/watch?v=rYZjL8tWmJc	

บรรณานุกรมท้ายบท

Bruna, E. M. and Oli, M. K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: Life-table response experiments. Ecology, 86: 1816–1824. doi:10.1890/04-1716.

Gurevitch, J., Scheiner, S. M., and Fox, G. A. 2006. The ecology of plants, 2nd edn. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA. 574 pp.

Schmalzel, R. J., Reichenbacher, F. W., and Rutman, S. 1995. Demographic study of the rare Coryphantha robbinsorum (Cactaceae) in southeastern Arizona. Madroño 42(3): 332-348.