

## บทที่ 2

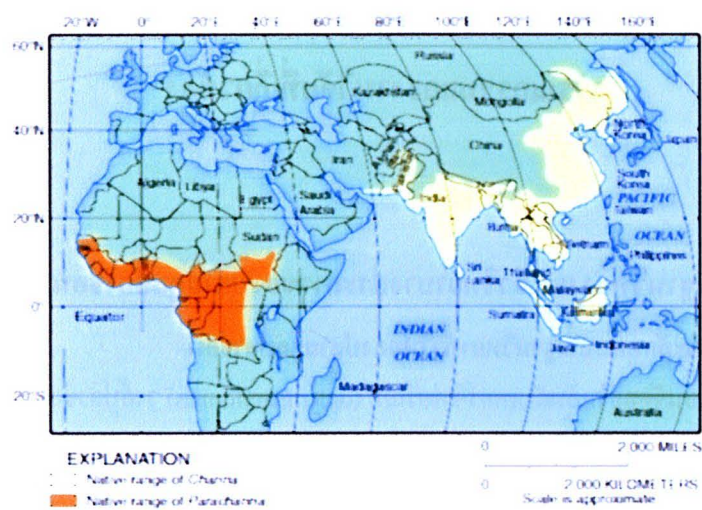
### วรรณกรรมและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

#### 1. อนุกรมวิธาน สันฐานวิทยา และชีววิทยาบางประการของปลาสกุลปลาช่อน

##### 1.1 อนุกรมวิธานและลักษณะสันฐานวิทยาทั่วไปของปลาสกุลปลาช่อน

ปลาสกุลปลาช่อนจัดอยู่ในอันดับเพอร์ซิฟอร์เมส (order Perciformes) วงศ์ปลาช่อน (family Channidae) สมาชิกในวงศ์นี้จำแนกเป็น 2 สกุล คือ สกุลปลาช่อน [genus *Channa* (Scopoli, 1777)] และสกุลปลาช่อนแอฟริกา [genus *Parachanna* (Teugels and Daget, 1984)] (Nelson, 1994; Courtenay and Williams, 2004) สมาชิกของสกุลปลาช่อนพบแพร่กระจายบริเวณทวีปเอเชีย ตั้งแต่ภาคตะวันออกเฉียงใต้ของประเทศอิหร่าน อัฟกานิสถาน ปากีสถาน อินเดีย เนปาล บังกลาเทศ พม่า ไทย ลาว เวียดนาม มาเลเซีย หมู่เกาะสุมาตรา อินโดนีเซีย เกาหลี ญี่ปุ่น จีน และไซบีเรีย ส่วนสมาชิกของสกุลปลาช่อนแอฟริกาพบเฉพาะในเขตร้อนของทวีปแอฟริกาเท่านั้น (Ng and Lim, 1990; Nelson, 1994; Courtenay and Williams, 2004) ดังแผนภาพการแพร่กระจายที่แสดงในภาพที่ 1 (Courtenay and Williams, 2004)

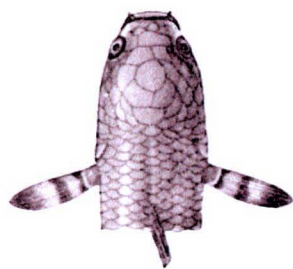
ลักษณะสันฐานวิทยาโดยทั่วไปของปลาวงศ์ปลาช่อน คือ มีลำตัวรูปร่างยาว (elongate) ตอนหน้ามีลักษณะเป็นรูปทรงกระบอก ตอนท้ายมีรูปร่างแบนข้าง หัวแบนในแนวนบนล่าง (depressed form) ตาอยู่บริเวณตำแหน่งด้านข้างตอนหน้า (dorsolateral position) ของหัว รูจมูก (nostril) ยื่นออกไปทางด้านหน้าลักษณะคล้ายท่อ และจะหดสั้นหรือหายไปเมื่อโตเต็มวัย ปากอยู่ด้านล่างสุดและมีขนาดใหญ่ จะงอยปากสั้นทู่ริมฝีปากล่างยื่นยาว เกล็ดริมฝีปากบนเล็กน้อย มีฟันที่มีลักษณะคล้ายฟันเขี้ยว (canine-like teeth) บนกระดูกขากรรไกรล่าง (mandibular teeth) และบางชนิดอาจมีฟันบนกระดูกหน้าโวมเมอร์ (prevomerine teeth) และกระดูกเพดานปาก (palatine teeth) ครีบประกอบด้วยก้านครีบอ่อนเท่านั้น โดยครีบหลังและครีบกันยาว ครีบหางมีลักษณะกลม เกือบเป็นแบบไซคลอยด์ (cycloid) หรือทินอยด์ (ctenoid) หลายชนิดมีเกล็ดขนาดใหญ่อยู่บริเวณด้านบนของหัวและเรียงตัวคล้ายกลีบกุหลาบ (rosette) และบริเวณใต้คางอาจมีแผ่นเกล็ดขนาดใหญ่ มีอวัยวะพิเศษช่วยในการหายใจ โดยมีลักษณะเป็นช่องว่างอยู่ด้านบนบนตอนท้าย (dorsoposterior) ของช่องเหงือกเรียกว่า “ช่องเหนือช่องเหงือก (suprabranchial chamber)” ช่องดังกล่าวช่วยเนื้อเยื่อผิวหนังที่เกี่ยวข้องกับการแลกเปลี่ยนก๊าซ (respiratory epithelium) ในปลาสกุลปลาช่อน ช่องดังกล่าวถูกกั้นโดยแผ่นกระดูกที่ยื่นมาจากส่วนผิวของกระดูกแกนเหงือกคู่ที่ 1 (first gill arch) และแขนงของกระดูกที่เชื่อมระหว่างแกนเหงือกคู่ที่ 2 กับขากรรไกรล่าง (hyomandibular process) ในขณะที่ปลาสกุลปลาช่อนแอฟริกาเป็นเพียงช่องว่างแบบง่าย (simple chamber) ลักษณะสันฐานวิทยาทั่วไปของปลาสกุลปลาช่อนแสดงดังในภาพที่ 2 (Ng and Lim, 1990; Nelson, 1994; Berra, 2001; Zhang *et al.*, 2002; Courtenay and Williams, 2004)



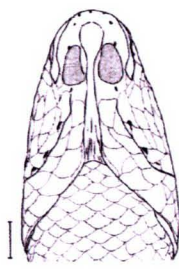
ภาพที่ 1    แผนภาพการกระจายตัวตามธรรมชาติของปลาวงศ์ปลาช่อน แสดงการกระจายตัวของสกุลปลาช่อน (*Channa* spp.) ที่พบเฉพาะในทวีปเอเชีย (บริเวณสีเหลืองในภาพ) และสกุลปลาช่อนแอฟริกา (*Parachanna* spp.) ที่พบเฉพาะในบริเวณเขตร้อนของทวีปแอฟริกา (บริเวณสีส้มในภาพ) (Courtenay and Williams, 2004)



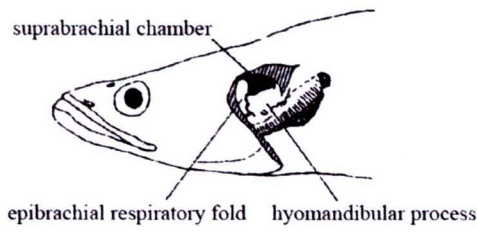
(ก)



(ข)



(ค)



(ง)

ภาพที่ 2    ลักษณะสัณฐานวิทยาบางประการของปลาสกุลปลาช่อน แสดงลักษณะรูปร่างภายนอกโดยทั่วไป (ก: Courtenay and Williams, 2005) ลักษณะของเกล็ดบนส่วนหัวด้านบนที่เรียงตัวคล้ายกลีบกุหลาบ (ข: Courtenay and Williams, 2004) ลักษณะของแผ่นเกล็ดใต้คาง (ค: Mukasinthorn, 1999) และลักษณะของช่องเหนือช่องเหงือกที่แบ่งเป็นสองช่อง (ง: Mukasinthorn, 1999)



ปัจจุบันเป็นที่ยอมรับกันว่า ปลาวงศ์ปลาช่อนประกอบด้วยสมาชิกทั้งหมด 2 สกุล 31 ชนิด โดยสกุลปลาช่อนแอฟริกาประกอบด้วยสมาชิกเพียง 3 ชนิด ได้แก่ *Parachanna obscura* (Günther, 1861), *Parachanna insignis* (Sauvage, 1984) และ *Parachanna aficana* (Steindachner, 1987) ในขณะที่สกุลปลาช่อนประกอบด้วยสมาชิกจำนวน 28 ชนิด ดังรายละเอียดที่แสดงในตารางที่ 1 และจำนวน 5 ชนิด ได้แก่ *Channa gachua* (Hamilton, 1822), *Channa marulius* (Hamilton, 1822), *Channa micropletes* (Cuvier, 1831), *Channa punctata* (Bloch, 1793) และ *Channa striata* (Bloch, 1797) ถูกจัดเป็นชนิดซับซ้อน (species complex) ซึ่งต้องมีการทบทวนทางอนุกรมวิธานอย่างละเอียดต่อไป (Nelson, 1994; Musikasinthorn, 1998, 2000; Musikasinthorn and Taki, 2001; Courtenay and Williams, 2004; Britz, 2007)

ตารางที่ 1 รายชื่อของปลาสกุลปลาช่อนที่ได้รับการยอมรับว่าเป็นชื่อที่ถูกต้อง (valid name)

| ลำดับ<br>ที่ | ชื่อวิทยาศาสตร์                            | ลำดับ<br>ที่ | ชื่อวิทยาศาสตร์                                            |
|--------------|--------------------------------------------|--------------|------------------------------------------------------------|
| 1            | <i>Channa amphibeus</i> (McClelland, 1845) | 2            | <i>Channa argus</i> (Cantor, 1842)                         |
| 3            | <i>Channa asiatica</i> (Linnaeus, 1758)    | 4            | <i>Channa aurantimaculata</i> Musikasinthorn, 2000         |
| 5            | <i>Channa bankanensis</i> (Bleeker, 1852)  | 6            | <i>Channa baramensis</i> (Steindachner, 1901)              |
| 7            | <i>Channa barca</i> (Hamilton, 1822)       | 8            | <i>Channa bleheri</i> Vierke, 1991                         |
| 9            | <i>Channa burmanica</i> Chaudhuri, 1919    | 10           | <i>Channa cyanospilos</i> (Bleeker, 1853)                  |
| 11           | <i>Channa gachua</i> (Hamilton, 1822)      | 12           | <i>Channa harcourtbutleri</i> (Annandale, 1918)            |
| 13           | <i>Channa lucius</i> (Cuvier, 1831)        | 14           | <i>Channa maculate</i> (Lucepède. 1802)                    |
| 15           | <i>Channa marulius</i> (Hamilton, 1822)    | 16           | <i>Channa maruloides</i> (Bleeker, 1851)                   |
| 17           | <i>Channa melanoptera</i> (Bleeker, 1855)  | 18           | <i>Channa melasoma</i> (Bleeker, 1851)                     |
| 19           | <i>Channa micropletes</i> (Cuvier, 1831)   | 20           | <i>Channa nox</i> Zhang, Musikasinthorn and Watanabe, 2002 |
| 21           | <i>Channa ornatipinnis</i> Britz, 2007     | 22           | <i>Channa orientalis</i> Schneider, 1801                   |
| 23           | <i>Channa panaw</i> Musikasinthorn, 1998   | 24           | <i>Channa pleurophthama</i> (Bleeker, 1851)                |
| 25           | <i>Channa punctata</i> (Bloch, 1793)       | 26           | <i>Channa pulchra</i> Britz, 2007                          |
| 27           | <i>Channa stewartii</i> (Playfair, 1867)   | 28           | <i>Channa striata</i> (Bloch, 1797)                        |

(Courtenay and Williams 2004; Britz, 2007)

## 1.2 ชีวิตวิทยาบางประการของปลาสกุลปลาช่อน

### 1.2.1 นิเวศวิทยา (ecology)

ปลาสกุลปลาช่อนเป็นปลาน้ำจืดที่สามารถอาศัยอยู่ในแหล่งอาศัยที่หลากหลาย เช่น ทะเลสาบ หนอง บึง อ่างเก็บน้ำ นาข้าว แม่น้ำและลำคลอง มีเขตการแพร่กระจายอยู่ในเขตร้อนและเขตกึ่งร้อน ลักษณะของแหล่งอาศัยค่อนข้างเฉพาะตัวในแต่ละชนิด บางชนิดพบทั่วไปแต่บางชนิดพบเฉพาะในบางแหล่งอาศัยเท่านั้น (Moshin and Ambak, 1983; Lee and Ng, 1991; Kottelat, 1994; Kottelat, 2001; Courtenay and Williams, 2004) นอกจากนี้ ปลาสกุลปลาช่อนยังมีความสามารถทนทานต่อสภาพแวดล้อมที่รุนแรงได้ เช่น *C. argus* สามารถอาศัยอยู่ในแหล่งน้ำที่ปกคลุมด้วยน้ำแข็ง (Okada, 1960) และ *C. melasoma* สามารถอาศัยอยู่ในแหล่งน้ำที่มีสภาพเป็นกรดเบสสูง คือมีค่า pH ประมาณ 3.1 - 9.6 ได้ (Lee and Ng, 1994)

ปลาสกุลปลาช่อนเกือบทุกชนิดมีพฤติกรรมการออกหากินในเวลากลางวัน โดยพิจารณาจากการนำเข้าออกซิเจน (oxygen uptake) ตามจังหวะรอบวัน (circadian rhythm) เช่นใน *C. marulius* มีการนำเข้าออกซิเจนสูงสุดในเวลากลางคืน ส่วน *C. striata* และ *C. gachua* มีการนำเข้าออกซิเจนสูงสุดในช่วงหัวค่ำ และ *C. punctata* มีการนำเข้าออกซิเจนสูงสุดในช่วงเย็นก่อนค่ำ ความแตกต่างของช่วงจังหวะดังกล่าวเป็นการปรับตัวในระบบนิเวศเพื่อลดการแก่งแย่งแข่งขันและการแบ่งปันทรัพยากรในแหล่งอาศัย (Mushin and Hughes, 1992)

ปลาสกุลปลาช่อนมีวิวัฒนาการเพื่อการหายใจโดยใช้อากาศโดยตรง (Lee and Ng, 1991; Berra, 2001) โดยมีช่องเหนือช่องเหงือกช่วยในการแลกเปลี่ยนแก๊สกับอากาศโดยตรง และหัวใจห้องล่าง (ventral aorta) แบ่งเป็น 2 ส่วน เพื่อให้สามารถเกิดการแลกเปลี่ยนแก๊สได้สองแบบ (bimodal respiration) คือ การแลกเปลี่ยนแก๊สกับน้ำและการแลกเปลี่ยนแก๊สกับอากาศได้พร้อมกัน (Das and Saxena, 1956; Graham, 1997) ช่องเหนือช่องเหงือกจะเริ่มทำงานเมื่อปลาอยู่ในช่วงปลาวัยอ่อน (Graham, 1997; Courtenay and Williams, 2004) และในบางชนิดมีการหายใจโดยใช้อากาศโดยตรงเท่านั้น (obligate air-breather) เช่น *C. marulius* ในขณะที่เป็นปลาวัยอ่อนมีการหายใจโดยการแลกเปลี่ยนแก๊สกับน้ำหรือใช้อากาศโดยตรงได้ (facultative air-breather) แต่เมื่อโตเต็มวัยมีการหายใจโดยใช้อากาศโดยตรงเท่านั้น (Wee, 1982)

ความสามารถในการหายใจโดยใช้อากาศได้โดยตรงทำให้ปลาสกุลปลาช่อนมีความสามารถในการอาศัยอยู่ในแหล่งน้ำที่มีปริมาณออกซิเจนต่ำได้ (Courtenay and Williams, 2004) นอกจากนี้ยังพบว่าหลายชนิดมีชีวิตอยู่โดยไม่ต้องอยู่ในน้ำได้เป็นเวลานานเท่าที่ร่างกายยังมีความชุ่มชื้นอยู่ หรือหลายชนิดโดยเฉพาะใน *C. striata* สามารถฝังตัวอยู่ในโคลนตลอดฤดูแล้งได้ (Smith, 1945) เนื่องจากบริเวณผิวหนังมีเซลล์เมือก (mucous cell) ทำหน้าที่สร้างสารเมือกออกมาปกคลุมร่างกาย สารเมือกดังกล่าวจะสร้างความชุ่มชื้นและทำให้เกิดการแลกเปลี่ยนแก๊สกับอากาศได้ (Mittal and Banerji, 1975; Wee, 1982; Lee and Ng, 1991)

นอกจากนี้ยังพบว่า ปลาสกุลปลาช่อนหลายชนิดสามารถเคลื่อนที่บนพื้นดิน (overland migration) โดยอาศัยการเคลื่อนไหวแบบบิดตัว (wriggling motions) (Lee and Ng, 1991; Berra, 2001) ซึ่งยังไม่มีรายงานที่แน่ชัดเกี่ยวกับจำนวนชนิดที่สามารถเคลื่อนที่บนพื้นดินได้ แต่หลายชนิดแสดงให้เห็นถึงพฤติกรรมนี้ (Lee and Ng, 1991; Courtenay and Williams, 2004) การเคลื่อนที่บนพื้นดินทำให้ปลาสามารถอพยพจากแหล่งอาศัยที่แห้งแล้งไปยังแหล่งน้ำอื่นที่อยู่ใกล้เคียงได้ ซึ่งอาจเป็นผลจากพฤติกรรมโดยกำเนิดในการตอบสนองต่อแหล่งน้ำและแหล่งอาหารที่ดีกว่า (Courtenay and Williams, 2004)



### 1.2.2 การกินอาหาร (feeding)

ปลาสกุลปลาช่อนที่อาศัยอยู่ในธรรมชาติเป็นสัตว์กินเนื้อ (carnivorous) โดยขณะที่เป็นปลาวัยอ่อน (larva) จะกินสาหร่ายและแพลงก์ตอน เมื่อเติบโตเป็นลูกปลา (juvenile) จะกินพวกตัวอ่อนแมลงน้ำ สัตว์พวกกุ้งและปู (crustaceans) และลูกปลา (Jhingran, 1984; Conlu, 1986) และเมื่อโตเต็มวัยจะเป็นผู้ล่าที่แท้จริง โดยจะกินเฉพาะสัตว์ที่ยังมีชีวิตอยู่ อาหารที่กินค่อนข้างหลากหลาย ประกอบด้วย หนอน แมลง กุ้ง ปู ลูกปลา ปลาขนาดเล็ก ลูกกบ และลูกเต่า นอกจากนี้ยังพบว่ามีพฤติกรรมเดียวกัน (Mohsin and Ambak, 1983; Conlu, 1986; Lee and Ng, 1994) มีพฤติกรรมการล่าเหยื่อแบบเดี่ยว (solitary) มีอาณาเขตหากินและล่าเหยื่อ โดยการจู่โจม (ambush feeder) (Jhingran, 1984; Welcomme, 1985; Conlu, 1986; Mahan *et al.*, 1978; Lee and Ng, 1991; Munshi and Hughes, 1992; Dasgupta, 2000)

### 1.2.3 การสืบพันธุ์ (reproduction)

ปลาสกุลปลาช่อนเป็นปลาที่มีพฤติกรรมการสร้างรังเลี้ยงลูก (nest brooding) (Kottelat *et al.*, 1993) หลายชนิดสร้างรังโดยการทำความสะอาดบริเวณน้ำบริเวณที่จะวางไข่ให้เป็นวงกลม และมีการถักทอพืชน้ำเป็นวงกลม ล้อมรอบบริเวณดังกล่าว เมื่อมองในแนวหน้าตัดจะเห็นเป็นรังที่ตรงกลางโล่ง ด้านนอกล้อมรอบด้วยพืชน้ำ และบางครั้งอาจพบชิ้นส่วนของพืชน้ำเปิดผิวน้ำบริเวณที่สร้างรังด้วย (Breder and Rosen, 1966; Ng and Lim, 1990; Courtenay and Williams, 2004)

ฤดูผสมพันธุ์ของปลาสกุลปลาช่อนแตกต่างกันในแต่ละชนิด ส่วนมากมีฤดูผสมพันธุ์อยู่ในช่วงเดือนมิถุนายนถึงเดือนสิงหาคม แต่ใน *C. striata* และ *C. punctata* พบการจับคู่ผสมพันธุ์ตลอดทั้งปี (Courtenay and Williams, 2004) พฤติกรรมการจับคู่เป็นแบบผัวเดียวเมียเดียว (monogamy) หรืออย่างน้อยที่สุดจะมีการจับคู่แบบทีละตัวที่ยาวนานในช่วงหนึ่ง (Okada, 1960) พฤติกรรมการจับคู่ผสมพันธุ์ของ *C. striata* เริ่มจากการที่ตัวผู้เกี่ยวพาราสีโดยการโอบรัด (encircling) และมีการผลักหรือดัน (nudging) ตัวเมีย จากนั้นเมื่อตัวเมียปล่อยไข่ออกมา ตัวผู้จะเข้าไปปล่อยน้ำเชื้อผสมกับไข่ที่ถูกปล่อยออกมา (Yaakob and Ali, 1992) การเข้าคู่ผสมพันธุ์จะใช้เวลาประมาณ 15 – 45 นาที และไข่ที่ได้รับการผสมแล้วจะฟักเป็นตัวภายในเวลาประมาณ 24 – 48 ชั่วโมง หลังจากการปฏิสนธิ (Parameswaran and Murugesan, 1976)

ไข่ของปลาสกุลปลาช่อนเป็นไข่อลอย มีหยดน้ำมัน (oil droplet) ขนาดใหญ่ ทำให้ไข่มีสีเหลือง และลอยขึ้นสู่ผิวน้ำเกาะกันเป็นแพคล้ายแผ่นฟิล์มบางอยู่ที่ผิวน้ำ ปลาสกุลปลาช่อนมีการกำหนดอาณาเขตถิ่นอาศัย (territory) โดยเพศใดเพศหนึ่งหรือทั้งเพศผู้และเมียจะคอยดูแลไข่และเลี้ยงลูก ยกเว้น *C. gachua* และ *C. orientalis* ที่เพศผู้มีพฤติกรรมอมไข่ไว้ในปาก (mouth brooder) (Ng and Lim, 1990; Courtenay and Williams, 2004) และใน *C. micropeltes* ยังมีพฤติกรรมทำร้ายมนุษย์ที่รู้จักอาณาเขตด้วย (Kottelat *et al.*, 1993)

### 1.2.4 วงจรชีวิต (life cycle)

การเจริญพัฒนาของปลาสกุลปลาช่อนแบ่งออกเป็น 5 ระยะ (จินตนา โตรณะโกศา และคณะ, 2550; Yaakob and Ali, 1992) ซึ่งรายละเอียดของแต่ละช่วงอายุ มีดังนี้

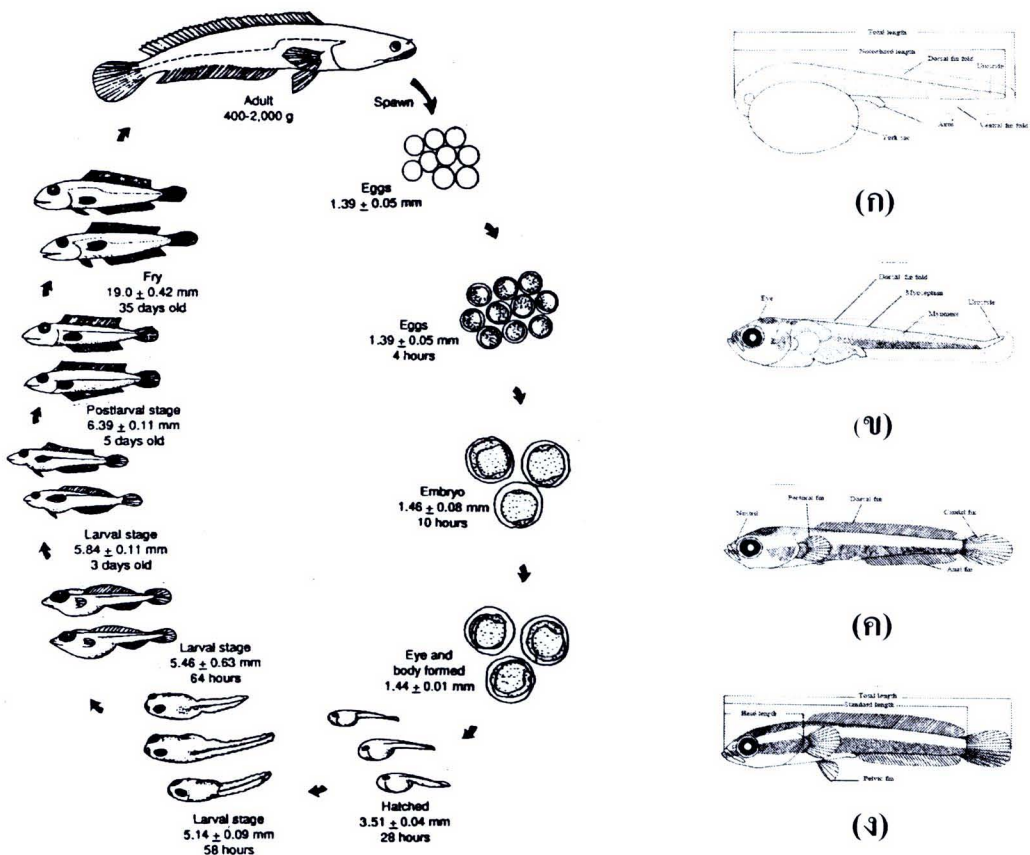
1) ลูกปลาวัยอ่อนระยะที่ดูอาหารสำรองยังปรากฏอยู่ (yolk sac stage) เริ่มตั้งแต่ลูกปลาแรกฟักจากไข่ซึ่งมีดูอาหารสำรองปรากฏอยู่ และสิ้นสุดลงเมื่อลูกปลาคูดซึมอาหารสำรองไปใช้จนหมด ระยะเวลาประมาณ 2 วัน (ภาพที่ 3ก)

2) ลูกปลาวัยอ่อนระยะแรก (pre larval stage) เริ่มตั้งแต่ระยะที่ลูกปลาดูดซึมอาหารสำรองไปใช้จนหมดจนกระทั่งกระดูกหางขึ้นสุดท้าย (urostyle) โกงังงอขึ้นและมีการพัฒนาของกระดูกเสริมความแข็งแรงของหางเกิดขึ้น ระยะนี้มีอายุ 3-5 วัน (ภาพที่ 3ข)

3) ลูกปลาวัยอ่อนระยะหลัง (post larval stage) เริ่มตั้งแต่ระยะที่กระดูกปลายหางโค้งงอขึ้น มีการพัฒนาของกระดูกเสริมความแข็งแรงเกิดขึ้นและมีการพัฒนาของอวัยวะต่างๆ ได้แก่ ก้านครีบหรือจุดดี จนถึงระยะที่ลูกปลามีการเปลี่ยนแปลงลักษณะภายนอกต่าง ๆ เหมือนปลาขนาดเล็ก ระยะนี้มีอายุ 7-23 วัน (ภาพที่ 3ค)

4) ลูกปลานขนาดเล็ก (juvenile stage) เป็นระยะหลังจากที่ลูกปลาวัยอ่อนมีการเปลี่ยนแปลงรูปร่างไปเหมือนกับพ่อแม่ แต่ระบบสืบพันธุ์ยังไม่มีการพัฒนาขึ้นมา ระยะนี้เริ่มตั้งแต่อายุ 27 วัน จนถึงประมาณ 50 วัน (ภาพที่ 3ง)

5) ปลาเต็มวัย (adult) เป็นระยะที่ปลาเมื่อวัยทุกอย่างครบสมบูรณ์ โดยเฉพาะระบบสืบพันธุ์ที่มีการพัฒนาจนสามารถสืบพันธุ์ได้ และมีขนาดโตกว่าลูกปลานขนาดเล็ก (ภาพที่ 4)



ภาพที่ 3 วัฏจักรชีวิตของปลาสกุลปลาช่อน (Yaakob and Ali, 1992) ภาพแทรกแสดงลักษณะสัณฐานวิทยาโดยทั่วไปในระยะลูกปลาวัยอ่อนที่มีถุงอาหารสำรอง (ก) ลูกปลาวัยอ่อนระยะแรก (ข) ลูกปลาวัยอ่อนระยะหลัง (ค) และลูกปลานขนาดเล็ก (ง) (จินตนา โตรณะโกคา และคณะ, 2550)



### 1.3 ปลาสกุลปลาช่อนในประเทศไทย

จากรายงานของชวลิต วิทยานนท์ (2544) และ Courtenay and Williams (2004) พบว่า มีปลาสกุลปลาช่อนในประเทศไทยจำนวน 7 ชนิด ดังนี้

#### 1.3.1 ปลาช่อน *Channa striata*

ลำตัวทรงกระบอกเรียวยาว ความยาวมาตรฐานอยู่ระหว่าง 20-50 เซนติเมตร (ชวลิต วิทยานนท์, 2547) และพบมีความยาวได้ถึงมากกว่า 90 เซนติเมตร (Bardach *et al.*, 1972 cited in Courtenay and Williams, 2004) หัวแบนในแนวนล่าง (depressed) ตามีขนาดใหญ่ ปากกว้าง มุมปากยาวถึงตา ริมฝีปากล่างยื่นยาวกว่าริมฝีปากบน ลำตัวด้านบนสีคล้ำอมเขียวมะกอกหรือน้ำตาลอ่อน ท้องสีจางด้านข้างลำตัวมีลายดำพาดเฉียง 6-7 เส้น (ชวลิต วิทยานนท์, 2547) ไม่มีแผ่นเกล็ดบริเวณใต้หาง ขากรรไกรล่างมีฟันเขี้ยว 4-6 ซี่ และมีฟันซี่เล็ก ๆ บนกระดูกหน้าโวมอร์และกระดูกเพดานปาก (Courtenay and Williams, 2004) ครีบทุกครีบไม่มีก้านครีบแข็ง ครีบหลังและครีบกันยาวจนเกือบถึงโคนหาง ครีบหลังมีก้านครีบ 37-46 อัน ครีบกันมีก้านครีบ 23-29 อัน ครีบอกมีขนาดใหญ่ ครีบท้องมีขนาดเล็ก ครีบหางกลม โคนครีบหางแบนข้างมาก เกล็ดบริเวณหัวมีขนาดใหญ่และรวมกันเป็นแผ่นคล้ายลายดอกกุหลาบอยู่ระหว่างใบตา เกล็ดตามเส้นข้างลำตัวมีจำนวน 49-55 เกล็ด (ชวลิต วิทยานนท์, 2547; Courtenay and Williams, 2004)

#### 1.3.2 ปลาก้าง *Channa gachua*

รูปร่างคล้ายปลาช่อน เมื่อโตเต็มที่มีขนาดประมาณ 17 เซนติเมตร (Kottelat, 1988; Courtenay and Williams, 2004) หัวกลมมน และมีขนาดสัมพัทธ์ของหัวมากกว่าความลึกลำตัว ลำตัวสีน้ำตาลเงินอ่อนถึงสีน้ำตาลคล้ำ และมีลายประหรือจุดสีดำคล้ำ ท้องสีจาง โคนครีบอกมีลายเส้นสีคล้ำจำนวน 4-6 แถบ ครีบหลังครีบกัน และครีบหางมีสีเทาหรือสีน้ำตาลเงินเรื่อ ขอบมีสีส้ม (ชวลิต วิทยานนท์, 2547; Lim *et al.*, 1990) ไม่มีแผ่นเกล็ดใต้หาง ขากรรไกรล่างมีฟันเขี้ยว 10-12 ซี่ ครีบหลังมีก้านครีบ 32-37 อัน ครีบกันมีก้านครีบ 20-23 อัน เกล็ดตามเส้นข้างตัวมีจำนวน 39-47 เกล็ด (Courtenay and Williams, 2004)

#### 1.3.3 ปลากระสง *Channa lucius*

ลักษณะคล้ายปลาช่อน แต่ลำตัวป้อมกว่า ขนาดโตเต็มที่ประมาณ 40 เซนติเมตร (Courtenay and Williams, 2004) หัวและตาเล็ก หน้าผากเว้าลาด ปากกว้างและเรียวจนขึ้นเล็กน้อย ข้างแก้มมีแต้มสีคล้ำใหญ่ คุ้ยควงตา ลำตัวด้านบนมีสีน้ำตาลอมเหลืองหรือเขียวมะกอกคล้ำ และมีลายประดำตลอด ท้องสีจางและมีประสีคล้ำ ครีบสีคล้ำและมีจุดสีจาง (ชวลิต วิทยานนท์, 2547) มีแผ่นเกล็ดใต้หาง มีฟันเขี้ยวขนาดใหญ่ที่กระดูกหน้าโวมอร์และกระดูกเพดานปาก ครีบหลังมีก้านครีบ 38-41 อัน ครีบกันมีก้านครีบ 27-29 อัน เกล็ดบริเวณเส้นข้างตัวมีจำนวน 58-65 เกล็ด ส่วนบริเวณระหว่างเส้นข้างตัวและฐานตอนหน้าของก้านครีบหลังมีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 5.5 เกล็ด (Ng and Lim, 1990; Courtenay and Williams, 2004)

#### 1.3.4 ปลาชะโด *Channa micropeltes*

รูปร่างลำตัวค่อนข้างกลมยาว เมื่อโตเต็มที่มีขนาดถึง 100 เซนติเมตร และหนักมากกว่า 20 กิโลกรัม (Lee and Ng, 1991; Talwar and Jhingran, 1992; Courtenay and Williams, 2004) อาจมีขนาดยาวถึง 150 เซนติเมตร (Courtenay and Williams, 2004) หัวมีลักษณะแบน ปากอยู่ด้านบน มีขนาดใหญ่และเฉียงในแนวทแยงไปจนถึงหลังลูกตา ตัวมีความหลากหลายและแปรผันตามช่วงอายุ ปลาที่ขนาดตัวโตมีฟันลำตัวสีน้ำตาล

อมเขียวมีลายประสีดำกระจายทั่วตัว เมื่อยังเป็นปลาขนาดเล็กมีสีลำตัวสีน้ำตาล และมีแถบสีดำ ส้ม และเหลือง พาดตามความยาวลำตัว 2 แถบ บริเวณหางสีแดงสด เมื่อเริ่มโตขึ้น สีและลายจะเริ่มจางหายไปกลายเป็นสีเขียว อดมน้ำตาลคล้ายสีของปีกแมลงภู่ (ชวลิต วิทยานนท์, 2547; Courtenay and Williams, 2004) มีแผ่นเกล็ดได้คาง ขากรรไกรล่างมีฟันเขี้ยวจำนวนมาก และพบฟันเขี้ยวขนาดใหญ่ที่กระดูกหน้าโวมอร์และกระดูกเพดานปาก ครีบหลังมีก้านครีบ 43 - 35 อัน ครีบกันมีก้านครีบ 27 - 30 อัน ครีบหางรูปร่างกลม ครีบท้องมีขนาดเล็กกว่า ประมาณครึ่งหนึ่งของครีบอก ลักษณะเฉพาะของปลาชนิดนี้คือเกล็ดมีขนาดเล็กกว่าชนิดอื่น (ชวลิต วิทยานนท์, 2547; Talwar and Jhingran, 1992; Courtenay and Williams, 2004)

### 1.3.5 ปลาซ่อนนุเห่า *Channa marulius*

ลำตัวเรียวยาวรูปร่างทรงกระบอกคล้ายปลาซ่อน แต่มีหัวเล็กและแบนกว่าชนิดอื่น ขนาดโตเต็มที่ประมาณ 120 - 122 เซนติเมตร (Talwar and Jhingran, 1992) ปกติพื้นลำตัวจะเป็นสีคล้ำ เช่น น้ำตาลแกมเขียว หรือสีดำ มีเกล็ดสีดำขอบขาววางตัวสลับกับเกล็ดทั่วไป เมื่อยังเป็นลูกปลาก็มีแถบสีส้มคาดตามความยาวจากหัวจรดโคนหาง โตขึ้นมีแถบดำราว 5 - 6 แถบ คาดขวางลำตัวส่วนที่อยู่ก่อนไปทางท้าย ใต้ท้องสีจาง ลำตัวด้านท้าย ครีบหลัง ครีบหาง และครีบท้องจะมีจุดสีด่างทั่วเหลือบแวววาวกระจายอยู่ทั่ว อยู่บริเวณบนและล่างของเส้นข้างลำตัว บริเวณโคนหางมีจุดสีดำล้อมรอบด้วยวงสีส้มสดคล้ายเครื่องหมายดอกจัน การที่มีรูปร่างเรียวยาวและมีหัวที่เล็กทำให้ดูคล้ายงูเห่า จึงเป็นที่มาของชื่อ "ปลาซ่อนนุเห่า" (ชวลิต วิทยานนท์, 2547) เกล็ดบริเวณหัวด้านบน มีขนาดปานกลางและเรียงตัวเป็นแผ่นคล้ายดอกกุหลาบ ไม่มีแผ่นเกล็ดได้คาง ขากรรไกรล่างมีฟันเขี้ยวจำนวนมาก 7-18 ซี่ แต่ไม่พบที่กระดูกเพดานปาก ครีบหลังมีก้านครีบจำนวน 45 - 55 ก้าน ครีบกันมีก้านครีบ 28 - 36 ก้าน เกล็ดบริเวณเส้นข้างตัวมีจำนวน 60 - 70 เกล็ด (Talwar and Jhingran, 1992; Courtenay and Williams, 2004)

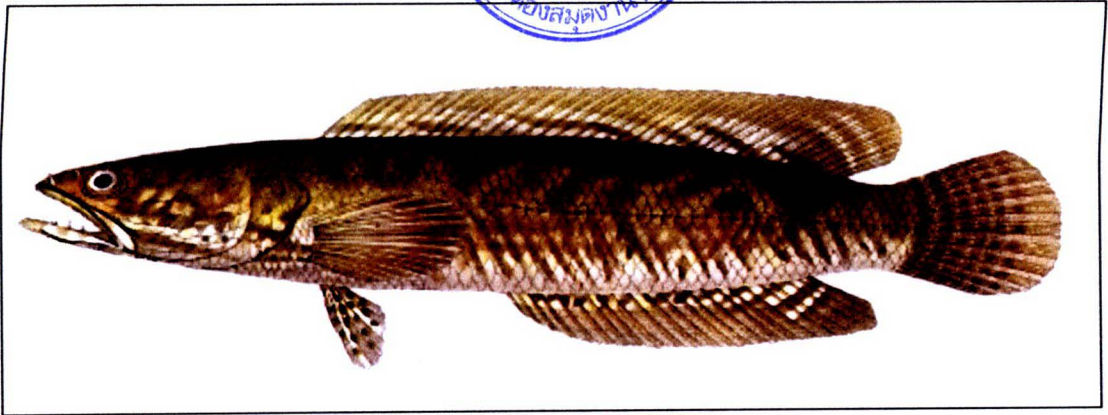
### 1.3.6 ปลาซ่อนข้าหลวง *Channa maruloides*

ลักษณะคล้ายปลาซ่อนนุเห่า แต่ลำตัวสั้นป้อมกว่า เมื่อโตเต็มที่มีความยาวประมาณ 90 เซนติเมตร ลำตัวสีเขียวอ่อน และมีลายสีเหลืองทองอมส้มสลับกับแต้มสีดำ ครีบบีจุดประสีเหลืองสด ท้องสีจาง ในประเทศไทยพบเฉพาะภาคใต้เท่านั้น (ชวลิต วิทยานนท์, 2547) ไม่มีแผ่นเกล็ดบริเวณได้คาง ไม่มีฟันเขี้ยวที่บริเวณกระดูกหน้าโวมอร์และกระดูกเพดานปาก ครีบหลังมีก้านครีบ 45-47 อัน ครีบกันมีก้านครีบ 30-31 อัน เกล็ดบริเวณเส้นข้างตัวมีจำนวน 55-58 เกล็ด (Kottelat *et al.*, 1993; Courtenay and Williams, 2004)

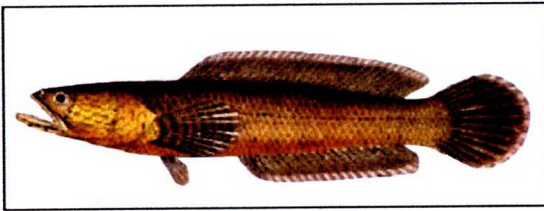
### 1.3.7 ปลาซ่อนพรุ *Channa melasoma*

ลักษณะคล้ายปลาซ่อน แต่ลำตัวผอมเพรียวกว่า ขนาดโตเต็มที่ประมาณ 35 เซนติเมตร (Inger and Kong, 1962) หัวโต ลำตัวสีเขียวอมม่วง ตามตัวไม่มีลวดลาย ไม่มีแผ่นเกล็ดที่คาง ครีบท้อง ครีบหาง และครีบหลังมีสีคล้ำ และมีขลิบขาวที่ครีบท้อง ครีบหลังมีก้านครีบ 37 - 40 ก้าน ครีบกันมีก้านครีบ 22 - 25 ก้าน เกล็ดตามแนวเส้นข้างตัวมีจำนวน 50 - 54 เกล็ด ในประเทศไทยพบเฉพาะบริเวณป่าพรุโต๊ะแดง จังหวัดนราธิวาส เท่านั้น (ชวลิต วิทยานนท์, 2547; Courtenay and Williams, 2004)

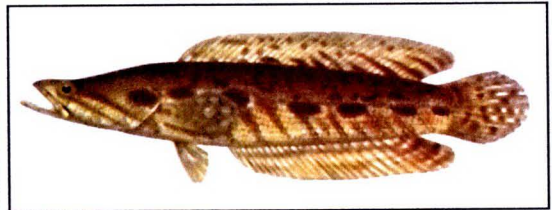




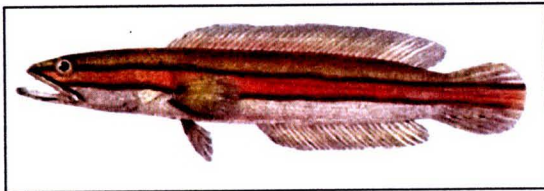
(ก)



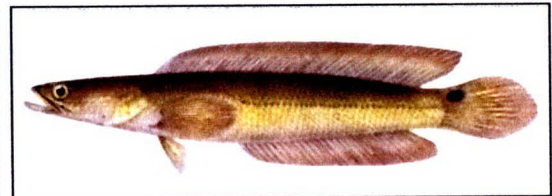
(ข)



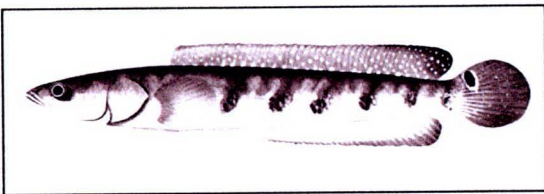
(ค)



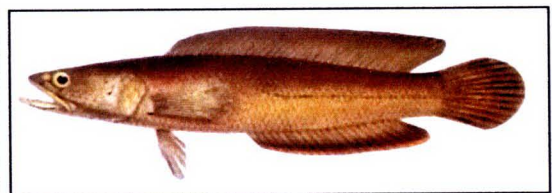
(ง)



(จ)



(ฉ)



(ช)

ภาพที่ 4 ลักษณะพื้นฐานวิทยาภายนอกของปลาสกุลปลาช่อนที่พบในประเทศไทย ได้แก่ *C. striata* (ก) *C. gachua* (ข) *C. lucius* (ค) *C. micropeltes* (ง) *C. marulius* (จ) *C. marulioides* (ฉ) และ *C. melasoma* (ช) (Courtenay and Williams, 2004)



ตารางที่ 2 ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของปลาสกุลปลาช่อนแต่ละชนิดที่พบในประเทศไทย

| ชนิด / ลักษณะ | ปลาช่อน<br><i>C. striata</i>                                              | ปลากัง<br><i>C. gachua</i>                                            | ปลากระสง<br><i>C. lucius</i>                                                                      | ปลาช่อนงูเห่า<br><i>C. murilius</i>                                                                                                                                                                    | ปลาชะโด<br><i>C. micropeltes</i>                                                                                                                                                                              | ปลาช่อนข้าหลวง<br><i>C. maruloides</i>                       | ปลาช่อนพรุ<br><i>C. melasoma</i> |
|---------------|---------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|----------------------------------|
| รูปร่าง       | ทรงกระบอกเรียวยาว แต่ลำตัวตอนหน้า ค่อนข้างแบนในแนว บนล่าง ส่วนหาง แบนข้าง | คล้ายปลาช่อน                                                          | คล้ายปลาช่อน แต่ ลำตัวป้อมกว่า และ ลำตัวตอนหน้ามี ลักษณะกลมมากกว่า                                | ทรงกระบอก คล้าย ปลาช่อน                                                                                                                                                                                | ทรงกระบอก และ กลมยาวมากกว่า                                                                                                                                                                                   | คล้ายปลาช่อน แต่ ลำตัวสั้นป้อมกว่า                           | คล้ายปลาช่อน แต่หอมเพรียกว่า     |
| ลักษณะสีลำตัว | สีคล้ำอมเขียวมะกอก หรือ สีน้ำตาลอ่อน ด้านหลังสีเข้ม ด้านท้องสีจาง         | น้ำเงินอ่อน หรือ น้ำเงินคล้ำ มีลายประหรือจุดสี ดำคล้ำตามตัว ท้องสีจาง | ลำตัวด้านหลัง สีน้ำตาลอมเหลือง หรือเขียวมะกอกคล้ำ และมีลายประต่าง ตลอด ท้องสีจางและมีเงา มีสีคล้ำ | สีคล้ำ เช่น น้ำตาล แกมเขียว หรือสีดำ ได้ทั้งท้องสีจาง และยังเป็นลูกปลาจะมีแถบสีส้มคาดตาม มีแถบสีส้มคาดตาม ความยาวจากหัวจรด โคนหาง ได้ชั้นมี แถบดำราว 5 - 6 แถบ คาดขวางลำตัว ส่วนที่อยู่ก่อน ไปทาง ท้าย | สีตัวหลากหลายและ แปรผันตามช่วงอายุ ปลาขนาดเล็กมีสี ลำตัวสีน้ำตาล และมี แถบสีคล้ำ ส้ม และ เหลืองพาดตามความ ยาวลำตัว 2 แถบ บริเวณหางสีแดงสด เมื่อเริ่ม โตขึ้น สีและ ลายจะเริ่มจางหายไป กลายเป็นสีเขียวอม น้ำตาล | สีเขียวอ่อน มีลายสี เหลืองทองอมส้ม สลับกับแต้มสีดำ ท้องสีจาง | สีเขียวอมม่วง ไม่มี ลวดลาย       |



ตารางที่ 2 ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของปลาสกุลปลาช่อนแต่ละชนิดที่พบในประเทศไทย (ต่อ)

| ชนิด<br>ลักษณะ                          | ปลาช่อน<br><i>C. striata</i>   | ปลาก้าง<br><i>C. gachua</i>           | ปลากระสง<br><i>C. lucius</i>       | ปลาช่อนงูเห่า<br><i>C. murulus</i> | ปลาชะโด<br><i>C. micropeltes</i>   | ปลาช่อนข้าหลวง<br><i>C. maruloides</i> | ปลาช่อนพรุ<br><i>C. melasoma</i>   |
|-----------------------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------|------------------------------------|
| ความยาว<br>มาตรฐาน                      | อาจยาวถึง 90 cm                | 17 cm                                 | 40 cm                              | 120 -122 cm<br>อาจยาวถึง 180 cm    | 100 -150 cm                        | 90 cm                                  | 35 cm                              |
| รูปร่างหัว                              | แบนในแนวบนล่าง                 | กลมมน                                 | หัวและตาขนาดเล็ก<br>หน้าผากเว้าลาด | เล็ก<br>แบนกว่าชนิดอื่น            | แบนในแนวบนล่าง                     | แบนในแนวบนล่าง                         | หัวโต<br>แบนในแนวบนล่าง            |
| แผ่นเกล็ด<br>บริเวณหัว                  | ขนาดใหญ่<br>เรียงตัวคล้ายเกล็ด | ขนาดปานกลาง ไม่<br>เรียงตัวคล้ายเกล็ด | ขนาดเล็ก ไม่เรียง<br>ตัวคล้ายเกล็ด | ขนาดปานกลาง<br>เรียงตัวคล้ายเกล็ด  | ขนาดเล็ก ไม่เรียง<br>ตัวคล้ายเกล็ด | ขนาดใหญ่ ไม่เรียง<br>ตัวคล้ายเกล็ด     | ขนาดใหญ่ ไม่เรียง<br>ตัวคล้ายเกล็ด |
| แผ่นเกล็ดใต้หาง                         | กุหลาบ                         | กุหลาบ                                | กุหลาบ                             | กุหลาบ                             | กุหลาบ                             | กุหลาบ                                 | กุหลาบ                             |
| จำนวนเกล็ด<br>บริเวณเส้นข้างตัว         | ไม่มี                          | ไม่มี                                 | มี                                 | ไม่มี                              | มี                                 | ไม่มี                                  | ไม่มี                              |
| พื้นที่เขี้ยวบริเวณ<br>ขากรรไกรล่าง     | 49-57                          | 39-47                                 | 58-65                              | 60-70                              | 83-94                              | 55-58                                  | 50-54                              |
| พื้นที่เขี้ยวบริเวณ<br>กระดูกหน้าโอมอร์ | 4-6 ซี่                        | 10-12 หรือ<br>อาจพบถึง 20 ซี่         | -                                  | 7 -18                              | ขนาดใหญ่<br>จำนวนมาก               | -                                      | -                                  |
| พื้นที่เขี้ยวบริเวณ<br>กระดูกหน้าปาก    | ซี่เล็ก ๆ<br>จำนวนมาก          | -                                     | ขนาดใหญ่                           | มี                                 | ขนาดใหญ่                           | ไม่มี                                  | -                                  |
| พื้นที่เขี้ยวบริเวณ<br>กระดูกเพดานปาก   | ซี่เล็ก ๆ<br>จำนวนมาก          | -                                     | ขนาดใหญ่                           | มี/ไม่มี                           | ขนาดใหญ่                           | ไม่มี                                  | -                                  |

ตารางที่ 2 ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของปลาสกุลปลาช่อนแต่ละชนิดที่พบในประเทศไทย (ต่อ)

| ลักษณะ                | ชนิด | ปลาช่อน<br><i>C. striata</i>          | ปลาทั้ง<br><i>C. gachua</i>                | ปลากระสง<br><i>C. luctus</i>           | ปลาช่อนงูเห่า<br><i>C. murilius</i>                                                                                                                              | ปลาชะโด<br><i>C. micropeltes</i> | ปลาช่อนข้าหลวง<br><i>C. maruloides</i> | ปลาช่อนพรุ<br><i>C. melasoma</i>         |
|-----------------------|------|---------------------------------------|--------------------------------------------|----------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------------|------------------------------------------|
| จำนวน<br>ก้านครีบท้อง |      | 37-46                                 | 32-37                                      | 38-41                                  | 45-55                                                                                                                                                            | 43-45                            | 45-47                                  | 37-40                                    |
| จำนวน<br>ก้านครีบก้น  |      | 23-29                                 | 20-23                                      | 27-29                                  | 28-36                                                                                                                                                            | 27-30                            | 30-31                                  | 22-25                                    |
| ลักษณะอื่นๆ           |      | ข้างลำตัวมีลายดำ<br>พาดเฉียง 6-7 เส้น | ครีบทีเทาหรือสีน้ำ<br>เงินเรื่อ ขอบมีสีส้ม | ข้างแก้มมีแถบสีดำ<br>ใหญ่คู่คล้ายดวงตา | มีเกล็ดสีดำขอบขาว<br>วางตัวสลับกับเกล็ด<br>ทั่วไป อยู่บริเวณบน<br>และล่างเส้นข้าง<br>ลำตัว                                                                       | เกล็ดมีขนาดเล็กกว่า<br>ชนิดอื่น  | ครีบทีมีจุดประสีแดง<br>สด              | ครีบทีมีสีดำ และมี<br>ขลิบขาวที่ครีบท้อง |
|                       |      |                                       | โคนครีบท้องมี<br>ลายเส้นสีดำ 4-6<br>แถบ    | ครีบทีสีดำ<br>และมีจุดสีจาง            | ลำตัวค่อนข้าง<br>ครีบท้อง ครีบท้อง<br>และครีบท้องมีจุดสี<br>ตะกั่วกระจายอยู่ทั่ว<br>บริเวณ โคนหางมีจุด<br>สีดำล้อมรอบด้วยวง<br>สีส้มสดคล้าย<br>เครื่องหมายดอกจัน |                                  |                                        |                                          |

หมายเหตุ: เครื่องหมายลบ (-) หมายถึง ไม่มีข้อมูลของลักษณะดังกล่าว



## 2. หลักการเบื้องต้นของการศึกษาทางมอร์โฟเมตริกส์

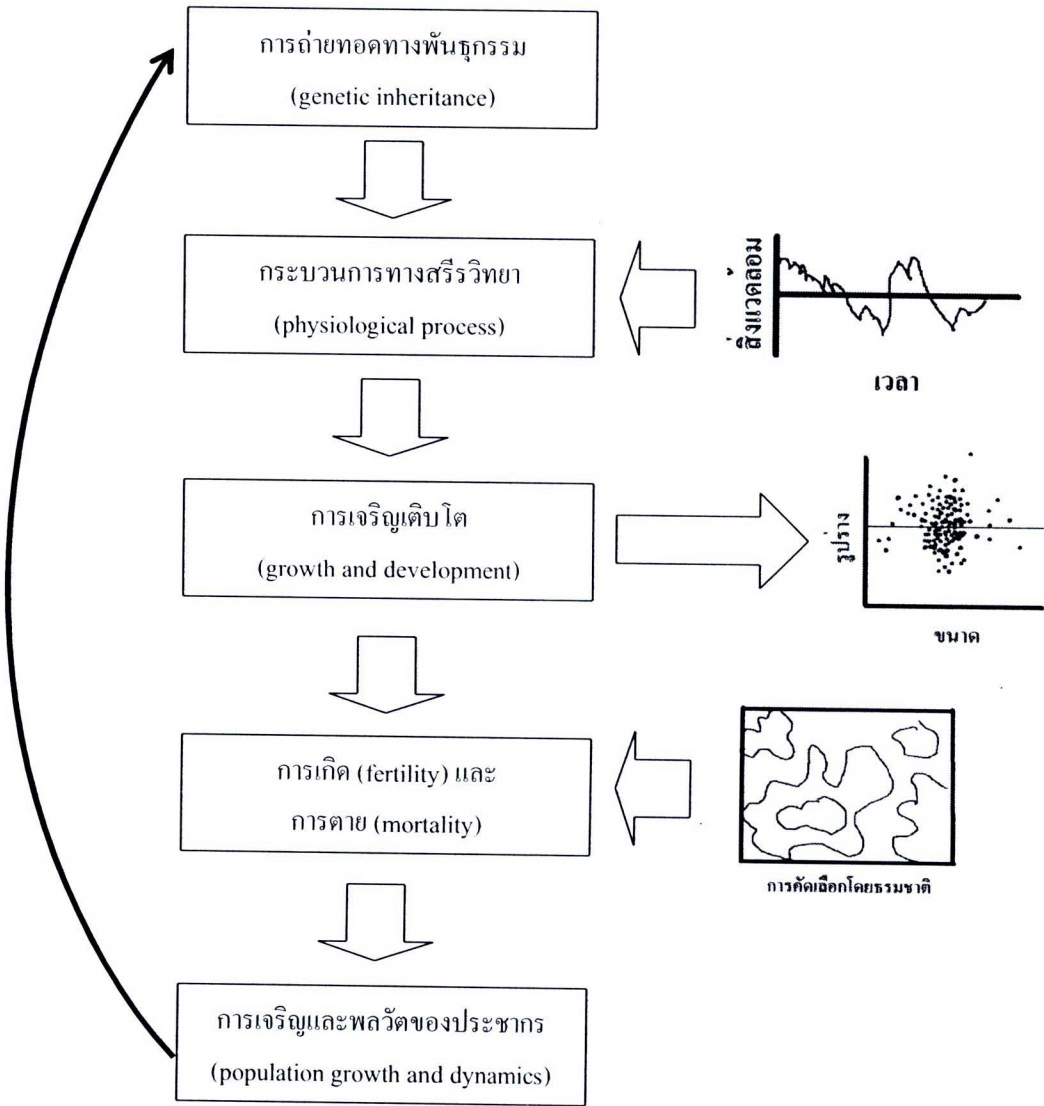
มอร์โฟเมตริกส์ (morphometrics) คือ วิธีการศึกษาเกี่ยวกับความแปรผันและการเปลี่ยนแปลงของรูปร่างทางสัณฐานวิทยา (morphological form) ซึ่งเป็นคุณสมบัติที่อธิบายถึงขนาด (size) และรูปร่าง (shape) ของสิ่งมีชีวิต (Bookstein, 1982; Rohlf and Marcus, 1993; Cadrin, 2000; Webster, 2006) รวมถึงลักษณะโครงสร้าง (structure) เช่น แบบรูป (pattern) พื้นผิว (texture) สี (color) และทิศทางเชิงปริภูมิ (spatial orientation) (Lastrel, 2000) โดยอธิบายและเปรียบเทียบในลักษณะการบรรยายเชิงปริมาณ (quantitative description) ด้วยหลักการและวิธีการทางคณิตศาสตร์และการวิเคราะห์ผลทางสถิติ (Rohlf and Marcus, 1993; Roth and Mercer, 2000; Lastrel, 2000)

การประยุกต์ใช้การวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมตริกส์ (morphometric analysis) ในการศึกษาความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาอาศัยหลักการที่ว่า ความแปรผันของการเติบโต (growth) การเจริญ (development) และการเจริญเต็มวัย (maturation) มีผลทำให้เกิดความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาภายในชนิด โดยเกิดจากอิทธิพลของปัจจัยทางพันธุกรรม สิ่งแวดล้อม และการคัดเลือกโดยธรรมชาติ (Alberch *et al.*, 1979; Wimberger, 1992; Robinson and Wilson, 1996; Cadrin, 2000) สิ่งมีชีวิตแต่ละตัวจะมีลักษณะทางพันธุกรรมที่เฉพาะตัว ปัจจัยความแตกต่างทางพันธุกรรมจะส่งผลกระทบต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาของสิ่งมีชีวิตแต่ละตัว โดยมีปัจจัยของสิ่งแวดล้อมเข้ามามีส่วนร่วมด้วย กลไกทางสรีรวิทยาดังกล่าวจะมีผลต่อการเจริญเติบโต โดยลักษณะหนึ่งที่เป็นผลของกระบวนการเจริญเติบโต คือ ความแตกต่างของขนาดและรูปร่าง ซึ่งเป็นคุณสมบัติทางมอร์โฟเมตริกส์ของสิ่งมีชีวิตที่จะตอบสนองต่อแรงผลักดันจากกระบวนการคัดเลือกตามธรรมชาติ สิ่งมีชีวิตตัวที่มีลักษณะที่สอดคล้องเหมาะสมกับสิ่งแวดล้อมในช่วงเวลานั้นจะมีชีวิตรอดและสามารถสืบพันธุ์เพื่อถ่ายทอดลักษณะทางพันธุกรรมไปยังรุ่นต่อไป (Alberch *et al.*, 1979; Cadrin, 2000) ดังสรุปในภาพที่ 5

อิทธิพลร่วมของปัจจัยทางพันธุกรรม สิ่งแวดล้อม และการคัดเลือกโดยธรรมชาติทำให้เกิดรูปแบบความแปรผันทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิต 2 แบบ (Levins, 1968; Conover and Schlitz, 1995; Marcil *et al.*, 2006) คือ ความแปรผันแบบร่วมกัน (cogradient variation) และ ความแปรผันแบบสวนทาง (countergradient variation)

ความแปรผันแบบร่วมกันเป็นผลจากการคัดเลือกแบบหลากหลาย (diversifying selection) และปัจจัยทางพันธุกรรมมีผลเสริมแรง (reinforce) ปัจจัยความแตกต่างทางสิ่งแวดล้อม (Levins, 1968; Berven *et al.*, 1979; Parson, 1997; Marcil *et al.*, 2006) ทำให้สิ่งมีชีวิตชนิดเดียวกันที่อาศัยอยู่ในแหล่งอาศัยเดียวกันมีความแปรผันทางสัณฐานวิทยาที่ต่างกัน (Marcil *et al.*, 2006) โดยความแตกต่างดังกล่าวอาจเป็นผลมาจากความแตกต่างทางพันธุกรรมเพียงอย่างเดียว (McPhail, 1992; Hatfield, 1997) หรือความแตกต่างของสิ่งแวดล้อมเพียงอย่างเดียว (Schluter, 1993; Day and Mcphail, 1996) หรืออิทธิพลร่วมกันระหว่างปัจจัยทางพันธุกรรมและสิ่งแวดล้อม (Wimberger, 1992; Robinson and Wilson, 1996)

ความแปรผันแบบสวนทางเป็นผลจากการคัดเลือกโดยธรรมชาติแบบเสถียร (stabilizing selection) และปัจจัยทางพันธุกรรมมีผลต้านทาน (counteract) ปัจจัยความแตกต่างของสิ่งแวดล้อม ทำให้ความแปรผันทางสัณฐานวิทยาลดลง (Berven *et al.*, 1979; Parson, 1997) แต่ทั้งนี้ สิ่งมีชีวิตจะมีความแตกต่างกันในระดับสรีรวิทยาหรือในระดับของฟังก์ชันชีวประวัติ เช่น อัตราการเจริญเติบโต อัตราการเกิด และอัตราการตาย (Conover and Present, 1990; Arendt and Wilson, 1999; Trusel, 2002; Kokita, 2004)



ภาพที่ 5 แผนภาพแสดงปฏิสัมพันธ์ร่วมกันของปัจจัยทางพันธุกรรม สิ่งแวดล้อม และการคัดเลือกโดยธรรมชาติ ที่มีผลต่อความแปรผันทางมอร์โฟเมตริกส์ของสิ่งมีชีวิต (ดัดแปลงจาก Cadrin, 2000)



วิธีการศึกษาทางมอร์โฟเมตริกส์มีหลายเทคนิคและวิธีการขึ้นกับวัตถุประสงค์ในการศึกษา ซึ่งแต่ละวิธีมีหลักเกณฑ์ (criteria) แตกต่างกัน แต่วิธีที่นิยมใช้ในการศึกษาความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตและใช้ในการศึกษาครั้งนี้ คือ วิธีการมอร์โฟเมตริกเชิงพหุแบบเทคนิคระบบเครือข่ายโครงขี้ด (TNS) และวิธีการมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิตแบบเทคนิคการวิเคราะห์หินเพลทสไปลัน (TPS) ซึ่งรายละเอียดเบื้องต้นของแต่ละวิธี มีดังนี้

## 2.1 มอร์โฟเมตริกส์เชิงพหุ (multivariate morphometrics)

มอร์โฟเมตริกส์เชิงพหุหรือมอร์โฟเมตริกส์แบบดั้งเดิม (traditional morphometrics) คือ การศึกษาทางมอร์โฟเมตริกส์ที่อธิบาย เปรียบเทียบ และแสดงให้เห็นถึงลักษณะและรูปแบบ ตลอดจนความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาโดยใช้หลักการสถิติเชิงพหุ (multivariate statistics) โดยกำหนดให้ลักษณะที่สนใจอยู่ในรูปของตัวแปรทางสถิติ (statistical variables) ตัวแปรดังกล่าวได้มาจากการวัดค่า (measure) ของลักษณะทางสัณฐานวิทยาจากตัวอย่าง (Rohlf and Marcus, 1993; Roth and Mercer, 2000; Lastel, 2006) ดังนั้นข้อมูลที่ใช้ในวิธีการมอร์โฟเมตริกส์เชิงพหุจึงเป็นข้อมูลต่อเนื่อง (continuous data) ได้แก่ ข้อมูลระยะทาง (distance) มุม (angle) หรืออัตราส่วน (ratio) (Bookstein, 1982; Rohlf and Marcus, 1993; Turan, 1999) ผลของการศึกษาด้วยวิธีการมอร์โฟเมตริกส์เชิงพหุจะอยู่ในรูปเชิงจำนวนหรือแผนภาพที่เกิดจากผลรวมเชิงเส้น (linear combination) ของตัวแปรที่ได้จากการวัด (Rohlf and Marcus, 1993)

ขั้นตอนของการศึกษาด้วยวิธีการมอร์โฟเมตริกส์เชิงพหุประกอบด้วย การนำเข้าข้อมูล (data acquisition) การแปลงค่าข้อมูล (data transformation) และการวิเคราะห์ผลทางสถิติ (statistical analysis) โดยรายละเอียดของแต่ละขั้นตอน มีดังนี้

### 2.1.1 การนำเข้าข้อมูล (data acquisition)

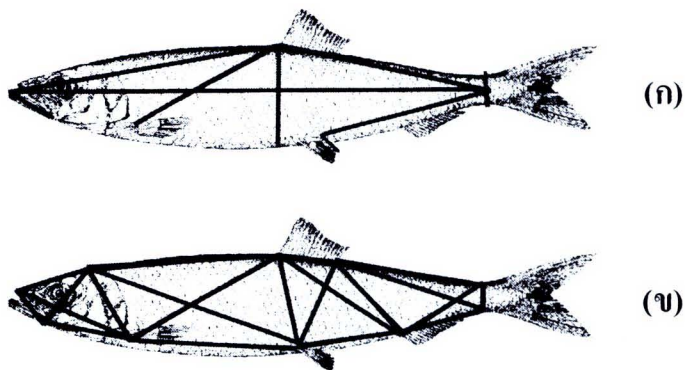
เทคนิคในการนำเข้าข้อมูลแบ่งออกเป็น 2 แบบ ได้แก่

#### 1) การวัดแบบดั้งเดิม (traditional measurement)

การวัดแบบดั้งเดิมเป็นการวัดค่าที่อ้างอิงบนระนาบแนวแกนร่างกาย (body-axis plane) ของตัวอย่าง และเป็นการวัดค่าจากบริเวณส่วนหัวของตัวอย่างเป็นส่วนมาก (Bookstein, 1982; Turan, 1999) ข้อมูลที่นำเข้าสำหรับการศึกษาทางมอร์โฟเมตริกส์ของปลาได้จากค่าการวัดในแนวที่สัมพันธ์กับความยาวหรือความลึกของลำตัว นอกจากนี้ยังพบว่า บางตำแหน่งของตัวอย่าง โดยเฉพาะตำแหน่งหน้าสุดของปาก และตำแหน่งสิ้นสุดของกระดูกสันหลัง ถูกใช้เป็นจุดศูนย์กลางเริ่มต้นของการวัดค่าซ้ำ (Turan, 1999; Cadrin, 2000) ดังแสดงในภาพที่ 6 นอกจากนี้การวัดแบบดั้งเดิมเป็นการวัดที่ไม่ครอบคลุมทั่วทั้งรูปร่างของตัวอย่าง ทำให้ข้อมูลที่สำคัญบางส่วนขาดหายไป (Bookstein, 1982; Struss and Bookstein, 1982; Turan, 1999) การคัดเลือกลักษณะที่สามารถอธิบายความแปรผันทางสัณฐานวิทยายังขึ้นอยู่กับโอกาสและความน่าจะเป็นทางสถิติ (Bookstein, 1982) ดังนั้นถ้าข้อมูลที่นำเข้าในการศึกษามีความสัมพันธ์กับทิศทางหลักของความแตกต่างของรูปร่าง (principal directions of shape differences) ผลการวิเคราะห์ทางสถิติจะไม่สามารถอธิบายความแปรผันทางสัณฐานวิทยาของตัวอย่างได้หรืออธิบายได้ไม่สมบูรณ์ (Struss and Bookstein, 1982; Turan, 1999; Cadrin, 2000)

## 2) ระบบเครือข่ายโครงยึด (truss network system)

วิธีการวัดแบบระบบเครือข่ายโครงยึด (TNS) ถูกพัฒนาขึ้นโดย Struss and Bookstein (1982) หลักการของวิธีการนี้คือ การกำหนดจุดกำหนด (landmark) ซึ่งเป็นจุดที่สังเกตได้ง่ายและเป็นจุดเสมือนที่ตรงกันในทุกตัวอย่าง (homologous point) แล้วสร้างเส้นตรงเชื่อมโยงระหว่างจุดกำหนดให้กลายเป็นเส้นดาข่ายสานกันอย่างเป็นระเบียบ (uniform network) คลุมทั่วตัวปลาดังแสดงในภาพที่ 6x จากนั้นวัดค่าความยาวของเส้นตรงแต่ละเส้น โดยถือว่าความยาวของเส้นตรงแต่ละเส้นคือตัวแปรลักษณะทางสัณฐานวิทยาแต่ละตัว ซึ่งในทางทฤษฎีค่าการวัดที่ได้จากการวางที่คลุมทั่วรูปร่างของตัวอย่างจะทำให้ความเป็นไปได้ของการอธิบายและแยกแยะความแตกต่างทางมอร์โฟเมตริกส์ทั้งในระดับภายในชนิดและระหว่างชนิดเพิ่มสูงขึ้นกว่าการใช้ข้อมูลจากการวัดแบบดั้งเดิม (Bookstein, 1982; Struss and Bookstein, 1982; Turan, 1999; Cadrin, 2000)



ภาพที่ 6 ภาพเปรียบเทียบการวัดค่าแบบดั้งเดิม (ก) และการวัดค่าแบบวิธีระบบเครือข่ายโครงยึด (ข)  
(ดัดแปลงจาก Cadrin, 2000)

### 2.1.2 การแปลงค่าข้อมูล (data transformation)

รูปแบบการเติบโตของสิ่งมีชีวิตแบ่งออกเป็น 2 แบบ คือ การเติบโตแบบไอโซเมตริก (isometric growth) ซึ่งเป็นการเติบโตที่โครงสร้างหรืออวัยวะของสิ่งมีชีวิตมีอัตราการเติบโต (growth rate) เท่ากันและคงที่ตลอดอายุขัย และการเติบโตแบบอัลโลเมตริก (allometric growth) ซึ่งเป็นการเติบโตที่โครงสร้างหรืออวัยวะของสิ่งมีชีวิตมีอัตราการเติบโตที่ไม่เท่ากันและแตกต่างกันในแต่ละช่วงของอายุขัย (Rohlf and Bookstein, 1987; Turan, 1999; Cadrin, 2000; McCoy *et al.*, 2006) นอกจากนี้ เนื่องจากข้อมูลในการศึกษาด้วยวิธีมอร์โฟเมตริกส์เชิงพหุคือค่าที่วัดจากตัวอย่างโดยตรง ซึ่งมีความสัมพันธ์กับขนาดร่างกาย (body size) ของตัวอย่าง หากตัวอย่างมีร่างกายขนาดใหญ่ค่าที่วัดได้จะมีค่ามาก ในขณะที่หากตัวอย่างมีร่างกายขนาดเล็กค่าที่วัดได้จะมีค่าน้อย ทำให้ข้อมูลมีความแปรผันที่เกิดจากอิทธิพลของขนาดร่างกาย (size-dependent variation) ไม่ใช่ข้อมูลที่อธิบายถึงความแปรผันของรูปร่าง (shape variation) อย่างแท้จริง จึงต้องกำจัดอิทธิพลของขนาดร่างกายออกไปจากข้อมูลก่อนที่จะทำการวิเคราะห์ผล (Rohlf and Bookstein, 1987; Turan, 1999; Cadrin, 2000) ซึ่งวิธีการกำจัดความแปรผันที่เกิดจากอิทธิพลของขนาดถูกพัฒนาขึ้นหลายวิธี แต่โดยสรุปแบ่งออกเป็น 3 วิธีหลัก ดังนี้



1) **วิธีแปลงค่าอัตราส่วน (ratio transformation)**

การแปลงค่าอัตราส่วน คือ การแปลงค่าข้อมูลที่ได้จากการวัดโดยเทียบกับสัดส่วนขนาดร่างกายของตัวอย่าง ค่าที่นิยมใช้เป็นตัวเปรียบเทียบคือค่าความยาวมาตรฐาน (standard length, SL) ซึ่งมีความสัมพันธ์กับค่าจากการวัดทุกตัว (Reist, 1985; Turan, 1999) หรืออาจแปลงค่าในรูปลอการิทึมของอัตราส่วน (logarithm of ratio) ซึ่งจะทำให้ข้อมูลมีการกระจายแบบปกติอีกด้วย (Reist, 1985) สำหรับสมการที่ใช้ในการแปลงข้อมูลด้วยวิธีแปลงค่าอัตราส่วนแสดงในสมการที่ 1 และ 2 (Turan, 1999)

$$M_{adj} = \frac{M}{SL} \tag{1}$$

$$M_{adj} = \frac{\log(M)}{\log(SL)} = \log\left(\frac{M}{SL}\right) \tag{2}$$

|       |                  |   |                             |
|-------|------------------|---|-----------------------------|
| เมื่อ | M                | = | ค่าจากการวัดโดยตรง          |
|       | M <sub>adj</sub> | = | ค่าการวัดที่ผ่านการแปลงแล้ว |
|       | SL               | = | ความยาวมาตรฐานของตัวอย่าง   |

2) **วิธีการถดถอยแบบอัลโลเมทรี (allometric regression)**

การแปลงค่าด้วยวิธีการถดถอยแบบอัลโลเมทรี คือ การแปลงค่าโดยอาศัยหลักการวิเคราะห์การถดถอย (regression analysis) ระหว่างค่าจากการวัดกับค่าความยาวมาตรฐาน โดยสมการที่ใช้ในการแปลงค่า ดังแสดงในสมการที่ 3 (Turan, 1999)

$$M_{adj} = \log M - \beta (\log SL - \log SL_{mean}) \tag{3}$$

|       |                    |   |                                                                                            |
|-------|--------------------|---|--------------------------------------------------------------------------------------------|
| เมื่อ | M                  | = | ค่าจากการวัดโดยตรง                                                                         |
|       | M <sub>adj</sub>   | = | ค่าการวัดที่ผ่านการแปลงแล้ว                                                                |
|       | SL                 | = | ความยาวมาตรฐานของแต่ละตัวอย่าง                                                             |
|       | SL <sub>mean</sub> | = | ความยาวมาตรฐานเฉลี่ยของตัวอย่างทั้งหมด                                                     |
|       | β                  | = | สัมประสิทธิ์ของการถดถอยเชิงเส้นโดยรวม (overall linear regression) ระหว่าง log M และ log SL |

3) **วิธีการแปลงโดยใช้วิธีการสถิติเชิงพหุ (multivariate transformation)**

การแปลงค่าวิธีนี้อาศัยหลักที่ว่า อิทธิพลของขนาดร่างกายที่มีผลต่อความแปรปรวนของรูปร่างไม่ได้เกิดขึ้นเนื่องจากความยาวเพียงความยาวเดียว แต่เกิดจากลักษณะร่วมกันของหลายตัวแปร (Teissier, 1960; Rohlf and Bookstein, 1987; Cadrian, 2000) ซึ่งเมื่อนำตัวแปรมอร์โฟเมตริกสัมวิเคราะห้ความแปรปรวนด้วยวิธีการวิเคราะห์องค์ประกอบหลัก (principal component analysis, PCA) พบว่า แกนองค์ประกอบหลักที่ 1

(PC1) มีความสัมพันธ์กับขนาดของตัวอย่างมากกว่าการอธิบายถึงรูปร่างของตัวอย่าง (Teissier, 1960) ดังนั้นจึงมีการคิดค้นหลายวิธีที่จะกำจัดอิทธิพลความแปรปรวนของขนาดร่างกายออกไปโดยอาศัยหลักการของสถิติเชิงพหุ ซึ่งแต่ละวิธีให้ผลที่แตกต่างกันเพียงเล็กน้อย แต่วิธีที่นิยมใช้มากที่สุดคือวิธีการปรับค่าขนาดของเบอร์นابی (Burnaby's size-adjustment method) (Rohlf and Bookstein, 1987; Lingenberg, 1996; Cadrin, 2000) ซึ่งวิธีการปรับค่าขนาดของเบอร์นابی (Burnaby, 1966) เป็นวิธีที่มีความสัมพันธ์กับภาพฉาย (projection) ของข้อมูลบนปริภูมิแนวตั้งฉากของเวกเตอร์ขนาด (size vector) วิธีการนี้จะดึงความแปรปรวนที่ขนานกับเวกเตอร์เงื่อนไขจำเพาะออก และลดมิติของความแปรปรวนลง หรืออีกนัยหนึ่ง หากใช้ PC1 เป็นเวกเตอร์ขนาด ความแปรปรวนเนื่องจากอิทธิพลของขนาดจะถูกปรับค่าโดยคำนวณจากค่าน้ำหนักปัจจัยของ PC1 (Burnaby, 1966; Rohlf and Bookstein, 1987; Rohlf, 1990; McCoy *et al.*, 2006)

### 2.1.3 การวิเคราะห์ผลทางสถิติ (statistical analysis)

วิธีการวิเคราะห์ผลทางสถิติที่ใช้ในการศึกษาด้วยวิธีมอร์โฟเมตริกส์เชิงพหุมีหลายวิธี แต่วิธีที่ง่ายและนิยมใช้กันอย่างแพร่หลาย ได้แก่ การวิเคราะห์องค์ประกอบหลัก (principal component analysis, PCA) และการวิเคราะห์จำแนกกลุ่ม (discriminant analysis, DA) โดยรายละเอียดของทั้งสองวิธีมีดังนี้

#### 1) การวิเคราะห์องค์ประกอบหลัก (principal component analysis, PCA)

การวิเคราะห์องค์ประกอบหลักเป็นเทคนิคที่วิเคราะห์ความสัมพันธ์ระหว่างตัวแปร โดยที่ไม่จำเป็นต้องทราบการเป็นสมาชิกของกลุ่มของตัวอย่างมาก่อน (no *a-priori* defined group) วัตถุประสงค์หลักของการวิเคราะห์ได้แก่ เพื่อตรวจสอบโครงสร้างของชุดตัวแปรที่มีผลต่อลักษณะเฉพาะของกลุ่มตัวอย่าง ซึ่งจะช่วยให้ทราบถึงปัจจัยหรือองค์ประกอบแฝงในข้อมูล เพื่อลดมิติของข้อมูลให้น้อยลงแต่สูญเสียข้อมูลสำคัญไปน้อยที่สุด ซึ่งจะช่วยให้ง่ายต่อการเข้าใจและการจัดการข้อมูล และเพื่อจัดกลุ่มหรือรวมตัวแปรที่มีความสัมพันธ์กันในกลุ่มหรือปัจจัยเดียวกัน ตัวแปรที่อยู่ในปัจจัยเดียวกันจะมีความสัมพันธ์กันมาก โดยอาจเป็นไปในทิศทางบวก (ความสัมพันธ์เป็นไปในทิศทางเดียวกัน) หรือทิศทางลบ (ความสัมพันธ์เป็นไปในทิศทางตรงข้ามกัน) ส่วนตัวแปรที่อยู่ต่างกลุ่มปัจจัยจะไม่มีความสัมพันธ์กันหรือมีความสัมพันธ์กันน้อย (Comney, 1973; Reyment, 1985; Lestrel, 2006; Jhonson and Wichern, 2007)

การจัดกลุ่มตัวแปรหรือปัจจัยอาศัยหลักการผสมเชิงเส้นของตัวแปร (แสดงในสมการที่ 4) โดยเลือกผสมตัวแปรที่อธิบายความแปรผันของข้อมูลได้มากที่สุดก่อน จากนั้นหาการผสมที่สองที่สามารถอธิบายความแปรผันได้มากที่สุดรองลงมา โดยที่การผสมครั้งหลังต้องไม่มีความสัมพันธ์กับการผสมก่อนหน้านี้ ทำการผสมต่อไปจนได้องค์ประกอบหลัก (หรือปัจจัย) ที่สามารถอธิบายความแปรผันของทุกตัวแปรได้ครบถ้วน ดังนั้นองค์ประกอบหลักจะอธิบายความแปรผันได้น้อยลงตามลำดับ (Lestrel, 2006; Jhonson and Wichern, 2007)

$$F_i = w_{i1}X_1 + w_{i2}X_2 + \dots + w_{ip}X_p \quad (4)$$

เมื่อ  $F_i$  = ปัจจัยหรือองค์ประกอบที่  $i$   
 $w$  = น้ำหนักปัจจัยของตัวแปร  $X$  ตัวที่ 1 ถึง  $p$  ในปัจจัยที่  $i$   
 $X$  = ตัวแปรอิสระตัวที่ 1 ถึง  $p$



ในการวิเคราะห์มอร์โฟเมตริกส์ วิธีการวิเคราะห์องค์ประกอบหลักถูกใช้เพื่อจัดกลุ่มของตัวแปรที่กำจัดอิทธิพลของขนาดออกไปแล้วเข้าด้วยกัน แล้ววิเคราะห์รูปแบบความแปรผันทางสัณฐานวิทยาที่เป็นผลเนื่องจากกลุ่มตัวแปรหรือปัจจัยทางมอร์โฟเมตริกส์นั้น (Reyment, 1985; Thorepe, 1988; Cadrin, 2000; Lestrel, 2006)

2) การวิเคราะห์จำแนกกลุ่ม (discriminant analysis, DA)

การวิเคราะห์จำแนกกลุ่มเป็นเทคนิคที่ใช้เพื่อแยกตัวอย่างที่มีการกำหนดหรือรู้กลุ่มอยู่ก่อนหน้าแล้ว (*a-priori* defined group) โดยใช้ข้อมูลที่เกิดขึ้นของแต่ละกลุ่ม (Fisher, 1936; MacGarigal *et al*, 2000; Jhonson and Wichern, 2007) วัตถุประสงค์ของการวิเคราะห์จำแนกกลุ่ม คือ เพื่อหาสาเหตุหรือปัจจัยที่ควรใช้ในการแบ่งกลุ่ม เพื่อสร้างสมการจำแนกกลุ่ม และเพื่อนำสมการจำแนกกลุ่มมาใช้จำแนกหน่วยวิเคราะห์หรือตัวอย่างใหม่ว่าควรจัดอยู่ในกลุ่มใด (MacGarigal *et al*, 2000; Jhonson and Wichern, 2007) หรือกล่าวโดยสรุป วัตถุประสงค์ของการวิเคราะห์จำแนกกลุ่มสามารถแบ่งออกเป็น 2 แนวทางหลัก คือ การแบ่งกลุ่ม (segregation) และการจำแนกกลุ่ม (classification)

1.1) การแบ่งกลุ่ม คือ การแบ่งหรือแยกกลุ่มที่เหมาะสมของตัวอย่างโดยอาศัยฟังก์ชันจำแนก (discriminant function หรือ canonical function หรือ canonical root) ซึ่งได้จากการผสมเชิงเส้นของตัวแปรตั้งแต่สองตัวขึ้นไป เพื่อให้ได้ฟังก์ชันที่สามารถแยกกลุ่มตัวอย่างที่กำหนดไว้ก่อนหน้าแล้วออกจากกันได้มากที่สุด โดยแต่ละฟังก์ชันจำแนกเป็นการผสมเชิงเส้นของตัวแปรที่มีการถ่วงน้ำหนักตามความสามารถในการจำแนกของตัวแปรนั้น (แสดงในสมการที่ 5)

$$D_i = \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + ... + \beta_n X_{in} + \beta \tag{5}$$

- เมื่อ
- $D_i$  = คะแนนจำแนก (canonical score) ฟังก์ชันที่ i
  - $X_i$  = ค่าตัวแปรอิสระตัวที่ 1 ถึง n ของฟังก์ชันจำแนกที่ i
  - $\beta$  = สัมประสิทธิ์การจำแนก (discriminant coefficient)
  - n = จำนวนตัวแปรอิสระที่ใช้ในการจำแนกกลุ่ม

1.2) การจำแนกกลุ่ม คือ กระบวนการในการตัดสินใจว่าตัวอย่างนั้นเป็นสมาชิกหรือมีความใกล้เคียงกับกลุ่มใด หรืออีกนัยหนึ่ง คือ การจัดจำแนกตัวอย่างให้เข้าเป็นสมาชิกของกลุ่มโดยฟังก์ชันจำแนกที่สร้างขึ้นมาจากขั้นตอนการการแบ่งกลุ่ม (MacGarigal *et al*, 2000; Jhonson and Wichern, 2007) โดยวิธีการวัดค่าระยะห่างระหว่างตัวอย่างกับกลุ่มที่นิยมใช้กันคือ วิธีการวัดค่าระยะห่างมาฮาลานอบิส (Mahalanobis distance,  $D^2$ ) เป็นวิธีการที่คิดขึ้นมาโดย Mahalanobis (1963) หลักการคำนวณหาระยะห่างระหว่างตัวอย่างสองตัวอย่าง ดังแสดงในสมการที่ 6

$$D_{jk}^2 = (X_j - X_k)^T \Sigma^{-1} (X_j - X_k) \tag{6}$$

- เมื่อ
- $D^2$

=

ค่าระยะห่างมาฮาลานอบิส
- $\Sigma$

=

เมตริกซ์ความแปรปรวน-ความแปรปรวนร่วมภายในกลุ่ม  
(pooled within-groups variance-covariance matrix)
- $X_j$

=

เวกเตอร์คะแนนการจำแนกของตัวอย่าง j
- $X_k$

=

เวกเตอร์คะแนนการจำแนกของตัวอย่าง k

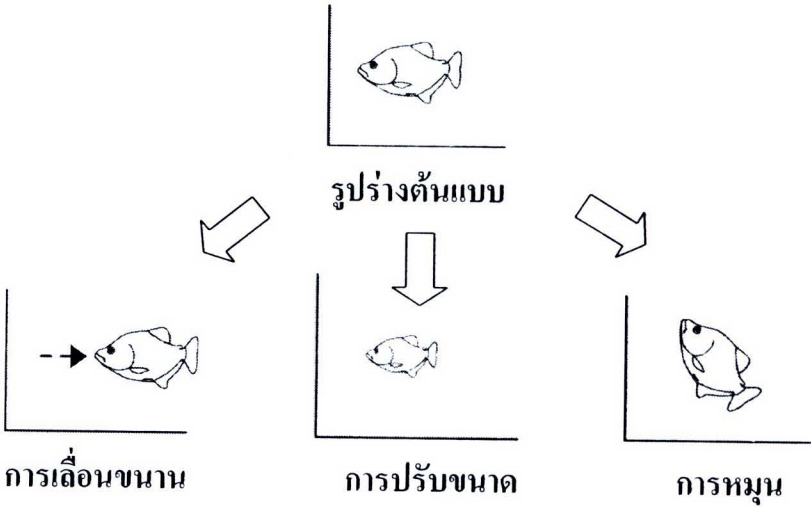
2.2 วิธีการมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต (geometric morphometrics)

มอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิตเป็นการศึกษาความแปรผันทางสัณฐานวิทยาโดยอาศัยหลักการทางเรขาคณิต (Bookstein, 1982; Zelditch *et al.*, 2004; Lastel, 2006) หลักการเบื้องต้นของมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต มีดังนี้

2.2.1 นิยามและสมบัติของรูปร่างในทางมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต

1) นิยามของรูปร่าง (definition of shape)

รูปร่าง (shape) ในทางมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต คือ ข้อมูลทางเรขาคณิตทั้งหมดของตัวอย่าง ซึ่งมีลักษณะเป็นข้อมูลหลายมิติอยู่ในตัวเองอยู่แล้ว (inherent multidimension) แต่ไม่มีหน่วย (dimensionless) และผลกระทบจากตำแหน่ง (location) มาตรฐาน (scale) และการหมุน (rotation) ถูกกำจัดออกไปแล้ว (Kendal, 1977) ดังนั้น การเลื่อนขนาน (translation) การปรับขนาด (rescaling) และการหมุน (rotation) ไม่มีผลทำให้รูปร่างเปลี่ยนแปลงไปจากเดิม (Kendal, 1977; Bookstein, 1982; Dryden and Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004) สามารถแสดงลักษณะของรูปร่างตามนิยามในทางมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิตได้ดังภาพที่ 7



ภาพที่ 7 รูปร่างและคุณสมบัติในการเลื่อนขนาน ปรับขนาด และการหมุน ซึ่งไม่ทำให้รูปร่างเปลี่ยนแปลง (ดัดแปลงจาก Zelditch *et al.*, 2004)



2) เมทริกซ์โครงแบบ (configuration matrix) และปริภูมิโครงแบบ (configuration space)

ข้อมูลที่ใช้ในการวิเคราะห์ทางมอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิตโดยอาศัยจุดกำหนดจะอยู่ในรูปของพิกัดจุดกำหนด (coordinate of landmark point) ซึ่งเป็นจุดสมนัย (correspondence) ในแต่ละตัวอย่าง และเข้าคู่กันทั้งในระดับระหว่างประชากรและระดับภายในประชากร (Bookstein, 1982; Dryden and Mardia, 1998)

ข้อมูลพิกัดจุดกำหนดทั้งหมดสามารถเขียนแทนได้ในรูปของเมทริกซ์โครงแบบ (configuration matrix) โดยถ้ากำหนดให้ ข้อมูลรูปร่างที่นำเข้าในการศึกษามีจำนวนจุดกำหนดทั้งหมด  $k$  จุด ในระนาบ  $m$  มิติ จะได้เมทริกซ์โครงแบบในระบบพิกัดคาร์ทีเซียน (Cartesian coordinate) จำนวน  $km$  เมทริกซ์ และหากข้อมูลที่ทำการศึกษาอยู่ในระนาบ 2 มิติ ( $m = 2$ ) สามารถเขียนแทนในรูปของเมทริกซ์โครงแบบหรือแสดงในรูปเวกเตอร์แถว (row vector) ได้ดังสมการที่ 7 และ 8 ตามลำดับ (Dryden and Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004)

$$X = \begin{bmatrix} x_1 & y_1 \\ x_2 & y_2 \\ \vdots & \vdots \\ x_k & y_k \end{bmatrix} \tag{7}$$

$$X = [x_1, x_2, \dots, x_k, y_1, y_2, \dots, y_k]^T \tag{8}$$

เซต (set) ที่เป็นไปได้ทั้งหมดของเมทริกซ์โครงแบบ เรียกว่า ปริภูมิโครงแบบ (configuration space) ซึ่งมีขนาด  $km$  มิติ (Dryden and Mardia, 1998)

ข้อมูลปริภูมิโครงแบบยังไม่ใช่ข้อมูลรูปร่างที่แท้จริง (non-true shape information) เป็นเพียงข้อมูลทางเรขาคณิตที่ยังได้รับผลกระทบจากตำแหน่ง มาตราส่วน และการหมุนตำแหน่งอยู่ ซึ่งคุณสมบัติของปริภูมิโครงแบบ มีดังนี้ (Dryden and Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004)

2.1) จุดเซนทรอยด์ (centroid)

จุดเซนทรอยด์ คือ จุดศูนย์กลางเสมือนของรูปร่าง เป็นจุดที่อยู่กึ่งกลางระหว่างแต่ละจุดกำหนด โดยคำนวณจากระยะห่างเฉลี่ยของตำแหน่งของแต่ละจุดกำหนด ในกรณีที่ปริภูมิโครงแบบ  $km$  อยู่ในระนาบ 2 มิติ ( $m = 2$ ) ตำแหน่งของจุดเซนทรอยด์สามารถหาได้ ดังแสดงในสมการที่ 9 และ 10

$$x_c = \frac{\sum_{i=1}^k x_i}{k} \tag{9}$$

$$y_c = \frac{\sum_{i=1}^k y_i}{k} \tag{10}$$

- เมื่อ
- $(x_c, y_c)$  = พิกัดของจุดเซนทรอยด์
  - $(x_i, y_i)$  = พิกัดของจุดกำหนดที่  $i$
  - $k$  = จำนวนจุดกำหนดทั้งหมด

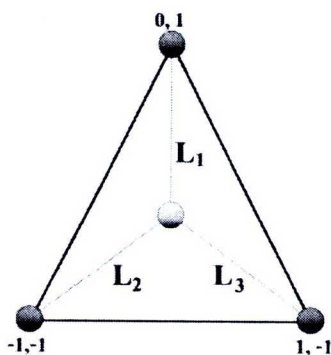
## 2.2) ขนาดเซนทรอยด์ (centroid size, CS)

ขนาดเซนทรอยด์ คือ ค่าที่แสดงมาตราส่วนของปริภูมิโครงแบบแบบหนึ่ง ซึ่งเป็นค่าที่นิยมใช้ในการศึกษามอร์โฟเมตริกส์เชิงเรขาคณิต เนื่องจากไม่มีความสัมพันธ์กับรูปร่าง (Zelditch *et al.*, 2004) ขนาดเซนทรอยด์ของปริภูมิโครงแบบ  $km$  มิติ ( $X$ ) ในระนาบ 2 มิติ ( $m = 2$ ) คือ ค่ารากที่สองของผลรวมกำลังสองของระยะห่างแต่ละจุดกำหนดกับจุดเซนทรอยด์ ซึ่งเป็นค่าที่ไม่ได้รับผลกระทบเนื่องจากการเปลี่ยนตำแหน่งของโครงแบบ เนื่องจากการเปลี่ยนตำแหน่งจะทำให้ทุกจุดกำหนดหรือจุดเซนทรอยด์เปลี่ยนไปด้วยค่าที่เท่ากัน คล้ายกับการนำค่าคงที่มาคูณเมตริกซ์โครงแบบ ซึ่งจะทำให้ค่าขนาดเซนทรอยด์เพิ่มขึ้นด้วยองค์ประกอบที่เท่ากัน นอกจากนี้ ปริภูมิโครงแบบที่มีค่าขนาดเซนทรอยด์ต่างกันไม่จำเป็นต้องมีรูปร่างที่แตกต่างกันเพียงแต่มีมาตราส่วน (ขนาด) ที่ต่างกันเท่านั้น (Dryden and Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004) ซึ่งสามารถหาได้โดยใช้สมการที่ 11

$$CS(X) = \sqrt{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^m (X_{ij} - C_j)^2} \quad (11)$$

- เมื่อ
- $i$  = แถวของเมตริกซ์โครงแบบ
  - $j$  = คอลัมน์ของเมตริกซ์โครงแบบ
  - $X_{ij}$  = ค่าจากตำแหน่ง  $ij$  ของเมตริกซ์โครงแบบ
  - $C_j$  = ค่าเซนทรอยด์ลำดับที่  $j$  ของเมตริกซ์โครงแบบ

คุณสมบัติของรูปร่างเกี่ยวกับจุดเซนทรอยด์และค่าเซนทรอยด์สามารถแสดงให้ง่ายต่อการเข้าใจได้โดยใช้รูปเรขาคณิตสามเหลี่ยมที่มีพิกัดคาร์ทีเซียน (Cartesian coordinate) ดังภาพที่ 8 จากภาพจะเห็นว่าจุดเซนทรอยด์ คือ จุดที่อยู่ระหว่างกึ่งกลางจุดกำหนดทั้งหมด ซึ่งมีพิกัดที่ตำแหน่ง (0,-0.333) และขนาดเซนทรอยด์ คือ ค่าดัชนีขนาดที่คำนวณจากรากที่สองของผลรวมกำลังสองของระยะทางระหว่างแต่ละจุดกำหนดกับจุดเซนทรอยด์ ( $L_1 + L_2 + L_3$ ) ซึ่งมีค่าเท่ากับ 2.16



ภาพที่ 8 จุดเซนทรอยด์ของรูปเรขาคณิตสามเหลี่ยมในระนาบ 2 มิติ (Zelditch *et al.*, 2004)

### 3) ปริภูมิก่อนรูปร่าง (pre-shape space)

ปริภูมิก่อนรูปร่าง คือ เซตย่อย (subset) ของรูปร่างในปริภูมิโครงแบบที่มีตำแหน่ง (พิกัดของจุดเซนทรอยด์) และมาตราส่วน (ขนาดเซนทรอยด์) ไม่แตกต่างกัน (Dryden and Madia, 1998) หรือหมายถึง รูปร่างในปริภูมิโครงแบบที่มีการปรับตำแหน่งของจุดเซนทรอยด์ให้ตรงกันโดยการเลื่อนขนานให้อยู่ที่ตำแหน่งจุดกำเนิด (0,0) และมีการปรับขนาดให้ค่าเซนทรอยด์มีค่าเท่ากับ 1 หรือที่เรียกว่าเซนทรอยด์หน่วย (unit centroid) (Dryden and Madia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004; McLeod, 2010)

การปรับตำแหน่งของรูปร่างให้ตรงกันทำได้โดยการนำค่าพิกัดของจุดเซนทรอยด์เข้าไปกระทำกับเมทริกซ์โครงแบบดังแสดงในสมการที่ 12 และเรียกวิธีการปรับค่าตำแหน่งของปริภูมิโครงแบบว่าการปรับศูนย์กลาง (centering) ส่วนการปรับขนาดเซนทรอยด์ทำได้โดยการนำค่าขนาดเซนทรอยด์ไปหารกับค่าพิกัดของแต่ละจุดกำหนด (Dryden and Madia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004)

$$XC = \begin{bmatrix} (x_1 - x_c) & (y_1 - y_c) \\ (x_2 - x_c) & (y_2 - y_c) \\ \vdots & \vdots \\ (x_k - x_c) & (y_k - y_c) \end{bmatrix} \quad (12)$$

เมื่อ  $XC$  = เมทริกซ์โครงแบบที่ปรับค่าศูนย์กลางแล้ว  
 $(x_c, y_c)$  = พิกัดของจุดเซนทรอยด์  
 $(x_i, y_i)$  = พิกัดของจุดกำหนดที่  $i$

ตัวอย่างของปริภูมิก่อนรูปร่างที่ง่ายต่อการเข้าใจมากที่สุด คือ ปริภูมิก่อนรูปร่างของรูปสามเหลี่ยมในระนาบ 2 มิติ ซึ่งมีลักษณะเป็นลูกทรงกลมที่มีรัศมีเท่ากับ 1 แต่อาจพิจารณาเฉพาะครึ่งบน (hypersphere) เนื่องจากอีกครั้งหนึ่งเป็นด้านที่สะท้อนของกันและกัน (reflected hemisphere) ดังแสดงในภาพที่ 9ก โครงแบบของรูปสามเหลี่ยมจะเรียงตัวในปริภูมิก่อนรูปร่างดังตัวอย่างที่แสดงในภาพที่ 9ข ซึ่งแสดงตัวอย่างบางส่วน of โครงแบบรูปสามเหลี่ยม และสามารถแสดงการจัดเรียงของโครงแบบรูปสามเหลี่ยมทั้งหมดในปริภูมิก่อนรูปร่างได้ดังภาพที่ 9ก เมื่อตัดขวางปริภูมิก่อนรูปร่างจะได้ดังภาพที่ 9ง ซึ่งจากภาพแสดงให้เห็นถึงการจัดวางตัวของโครงแบบสองโครงแบบ โดยพบว่าระยะห่างของโครงแบบทั้งสองสามารถพิจารณาได้สองแบบ คือ ระยะห่างบนพื้นผิวปริภูมิที่มีลักษณะเป็นเส้นโค้ง (arc) ซึ่งเรียกว่า ระยะห่างโพรครัสเทส (Procrustes distance,  $p$ ) และระยะห่างที่ตัดผ่านเข้าไปในปริภูมิซึ่งมีลักษณะเป็นเส้นตรง เรียกว่า ระยะห่างโพรครัสเทสบางส่วน (partial Procrustes distance,  $D_p$ ) (Dryden and Madia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004; McLeod, 2010)



#### 4) ปริภูมิรูปร่าง (shape space)

ปริภูมิรูปร่าง คือ ปริภูมิก่อนรูปร่างที่มีการหมุน โดยเลือกโครงแบบหนึ่ง (รูปร่างหนึ่ง) เป็นโครงแบบอ้างอิง (reference configuration) แล้วหมุนโครงแบบที่เหลือซึ่งเรียกว่า โครงแบบเป้าหมาย (target configuration) ให้สมนัยกับโครงแบบอ้างอิง โดยทิศทางในปริภูมิหลังจากหมุนแล้วต้องทำให้ค่าระยะห่างโพรครัสเตส ( $p$ ) ระหว่างโครงแบบเป้าหมายกับโครงแบบอ้างอิงมีค่าลดลง ดังนั้นปริภูมิรูปร่างจึงเป็นปริภูมิที่มีความแตกต่างกันเฉพาะรูปร่าง เนื่องจากความแตกต่างของตำแหน่ง มาตราส่วน และทิศทางในปริภูมิถูกกำจัดออกไปแล้ว มุมในการหมุน ( $\theta$ ) หาได้จากสมการที่ 13 (Dryden and Madia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004)

$$\theta = \arctangent \left( \frac{\sum_{j=1}^k y_{Rj} x_{Tj} - x_{Rj} y_{Tj}}{\sum_{j=1}^k x_{Rj} x_{Tj} + y_{Rj} y_{Tj}} \right) \quad (13)$$

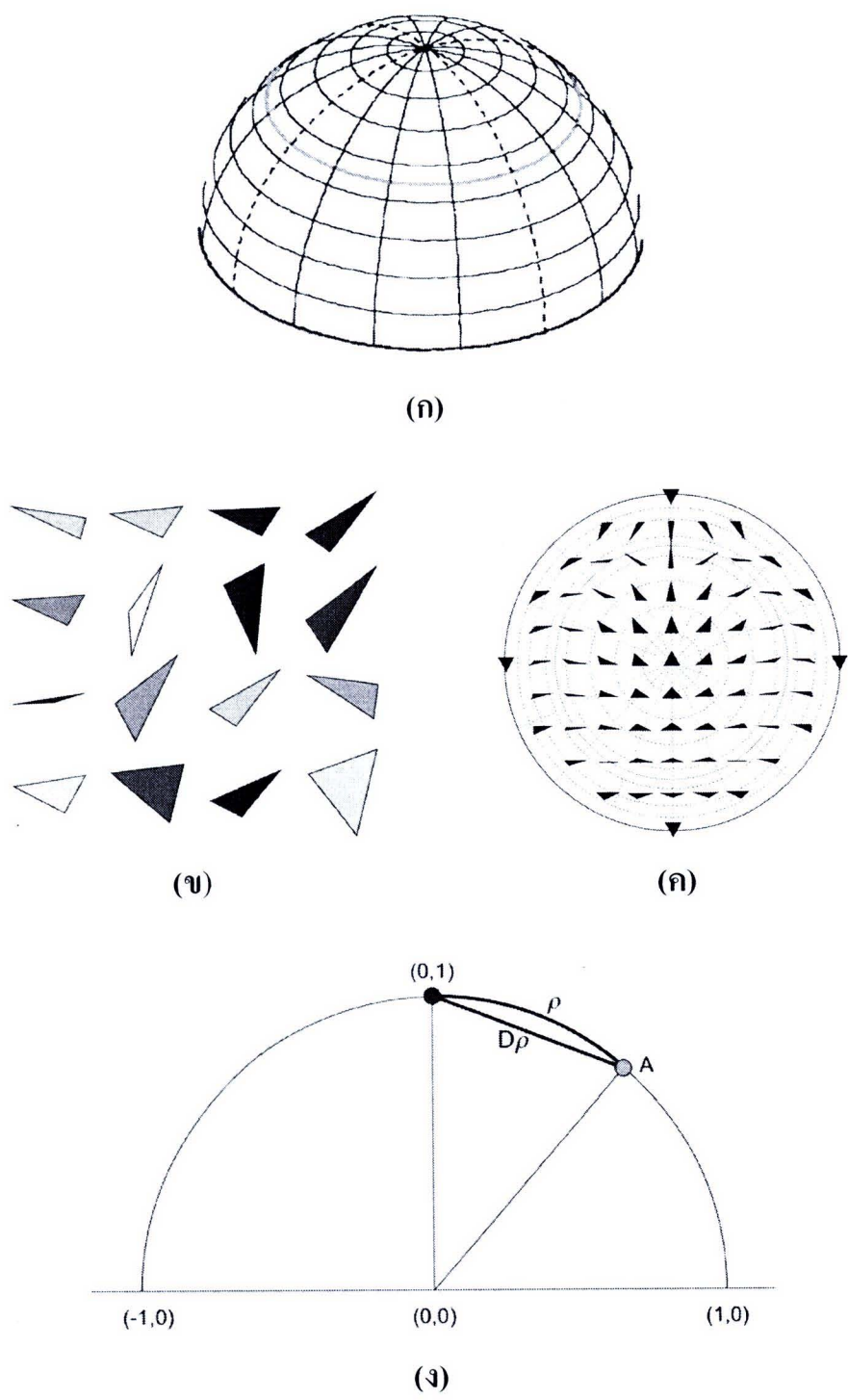
เมื่อ  $\theta$  = มุมในการหมุน  
 $x_T, y_T$  = พิกัดของโครงแบบเป้าหมาย  
 $x_R, y_R$  = พิกัดของโครงแบบอ้างอิง  
 $k$  = จำนวนจุดกำหนด

##### 4.1) ปริภูมิรูปร่างของเคนดัล (Kendall's shape space)

ปริภูมิรูปร่างของเคนดัล คือ ปริภูมิรูปร่างที่มีการหมุนเพื่อลดระยะห่างระหว่างโครงแบบโดยวัดระยะห่างในแนวตั้งฉากกับโครงแบบเดิม ระยะห่างดังกล่าวเรียกว่า ระยะห่างโพรครัสเตสเต็ม (full Procrustes distance,  $D_p$ ) ดังแสดงในภาพที่ 10 จากภาพแสดงโครงแบบ A ซึ่งเป็นโครงแบบในปริภูมิก่อนรูปร่างที่มีระยะห่างจากโครงแบบอ้างอิงเท่ากับ  $D_p$  หน่วย เมื่อทำการหมุนจะทำให้ได้โครงแบบใหม่ (โครงแบบ B) ซึ่งมีระยะห่างจากโครงแบบอ้างอิงเท่ากับ  $D_p$  หน่วย ซึ่งจะทำให้ได้เซตของโครงแบบใหม่ที่มีขนาดเซนทรอยด์เท่ากับ  $\cos(p)$  และเรียกปริภูมิของโครงแบบใหม่นี้ว่า ปริภูมิรูปร่างของเคนดัล (Kendall's shape space) (Dryden and Madia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004)

##### 4.2) ปริภูมิสัมผัส (tangent space)

เนื่องจากปริภูมิรูปร่างของเคนดัลมีคุณสมบัติไม่ใช่ปริภูมิยูคลิด (non-Euclidean space) ซึ่งมีความยุ่งยากในการเปรียบเทียบทางคณิตศาสตร์หรือสถิติ ดังนั้นจึงมีการพัฒนาวิธีในการเปรียบเทียบรูปร่างโดยปรับเปลี่ยนปริภูมิรูปร่างของเคนดัลให้เป็นปริภูมิสัมผัส (Tangent space) ซึ่งเป็นการส่ง (mapping) รูปร่างเฉลี่ย (mean shape) ลงบนระนาบสัมผัส (Dryden and Madia, 1998; McLeod, 2010) ดังแสดงในภาพที่ 10



ภาพที่ 9 ปริภูมิก่อนรูปร่าง (preshape space) ของรูปสามเหลี่ยม แสดงรูปร่างของปริภูมิครึ่งบน (hypersphere) (ก: คัดแปลงจาก Rohlf, 2002) ตัวอย่างของโครงแบบที่เป็นไปได้บางส่วนของรูปสามเหลี่ยม (ข: McLeod, 2010) การจัดเรียงตัวของโครงแบบในปริภูมิก่อนรูปร่าง (ค: McLeod, 2010) และ ภาคตัดขวางแสดงระยะห่างระหว่างสองโครงแบบในปริภูมิก่อนรูปร่าง (ง: McLeod, 2010)



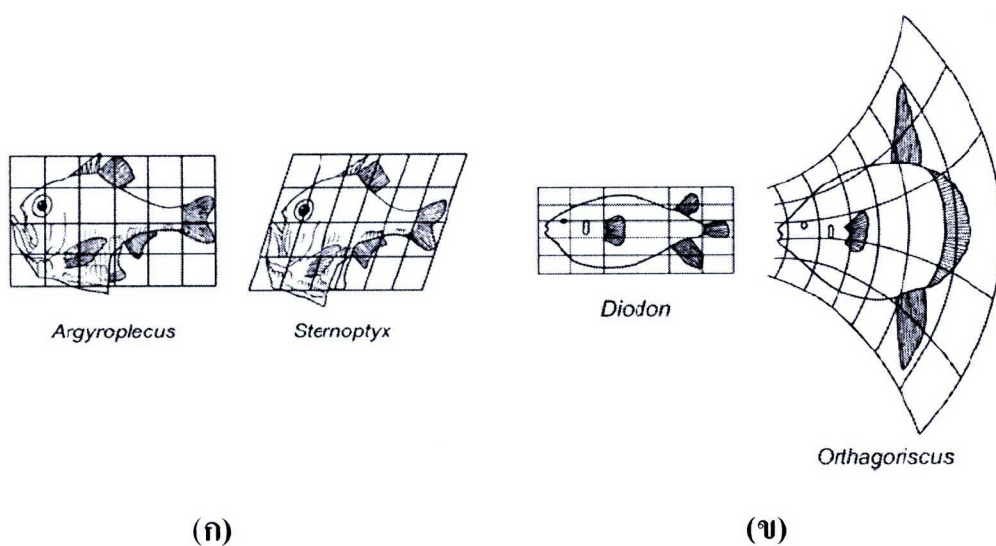




(reference) ส่วนอีกตัวอย่างหรืออีกรูปแบบก็บังคับให้เป็นตัวอย่างเป้าหมาย (target) จากนั้นสร้างเส้นตารางพิกัดฉาก (rectilinear grid) ทับกับตัวอย่างอ้างอิง แล้วสร้างเซตการแปลงทางคณิตศาสตร์เพื่อส่งพิกัดของตารางวางทับลงบนตัวอย่างเป้าหมาย โดยโครงสร้างที่สมนัย (correspondent structure) ของตัวอย่างต้องอยู่ในช่องตาราง (block) ที่สมนัยกัน และเรียกตารางที่ได้นี้ว่า ตารางการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง (deformation grid) (Zelditch et al., 2004; McLecod, 2010) ดังตัวอย่างที่แสดงในภาพที่ 12



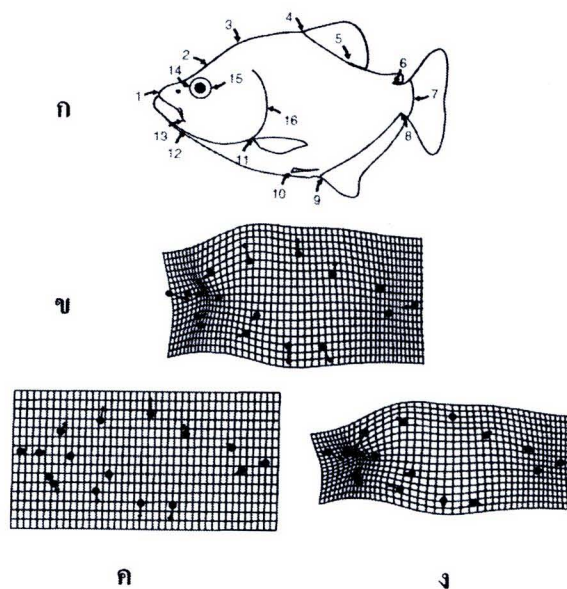
ภาพที่ 11 ตัวอย่างแบบจำลองของการวิเคราะห์หินเพลทสไปสัน (Belle, 2006)



ภาพที่ 12 การเปรียบเทียบความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาระหว่างสิ่งมีชีวิตสองชนิดของ D'Arcy Thomson ในรูปของตารางการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง (Thomson, 1917)

## 2) รูปแบบของการแปลง (transformation)

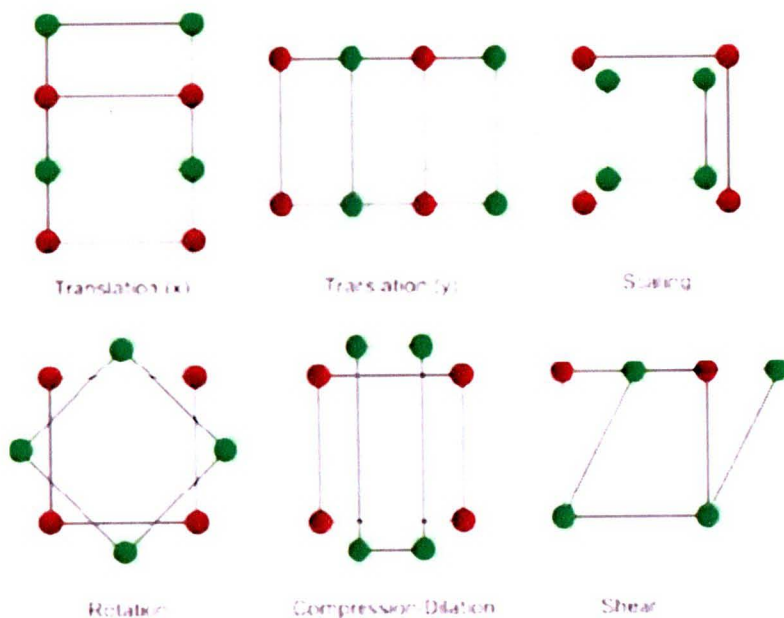
รูปแบบของการแปลงทางคณิตศาสตร์ของการวิเคราะห์หินเพลทสไปล์ แบ่งออกเป็น 2 แบบ ได้แก่ การแปลงแบบเอกรูป (uniform transformation) หรือการแปลงสัมพรรค (affine transformation) และการแปลงแบบไม่เอกรูป (non-uniform transformation) หรือการแปลงอสมพรรค (non-affine transformation) ผลของการแปลงทั้งสองแบบข้างต้นจะทำให้ได้ผลการวิเคราะห์ดังตัวอย่างที่แสดงในภาพที่ 13 แต่ทั้งนี้ ในการวิเคราะห์และสรุปผลต้องดูจากภาพรวมของการเปลี่ยนแปลง (total transformation) ที่เกิดจากองค์ประกอบรวมของการแปลงแบบเอกรูปและการแปลงแบบไม่เอกรูป



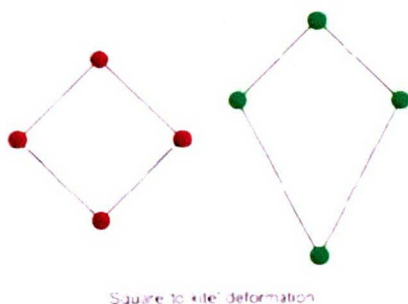
ภาพที่ 13 ตัวอย่างการวิเคราะห์ความแปรผันทางสัณฐานวิทยาด้วยเทคนิคการวิเคราะห์หินเพลทสไปล์ แสดงการกำหนดจุดตัวอย่าง (ก) ผลการวิเคราะห์ความแปรผันโดยรวม (ข) ผลการวิเคราะห์ความแปรผันเอกรูป (ค) และผลการวิเคราะห์ความแปรผันไม่เอกรูป (ง) (Zelditch *et al.*, 2004)

**2.1) การแปลงแบบเอกรูป** เป็นการแปลงที่ยังรักษาคูสมบัติการขนานกันของเส้นตาราง การเปลี่ยนแปลงรูปร่างอยู่ การแปลงแบบเอกรูปประกอบด้วย การเลื่อนขนานในแนวแกนเอกซ์ (translation along x-axis) การเลื่อนขนานในแนวแกนเวกซ์ (translation along y-axis) การปรับขนาด (scaling) การหมุน (rotation) การบีบ/ขยาย (compression/dilation) และการเฉือน (shear) ซึ่งลักษณะของการแปลงแบบเอกรูปแต่ละแบบแสดงดังภาพที่ 14 โดยการแปลงแบบเอกรูปสี่แบบแรกไม่ทำให้เกิดความแตกต่างของรูปร่าง แต่การแปลงสองแบบสุดท้าย คือ การบีบ/ขยาย และการเฉือนมีผลทำให้เกิดความแตกต่างของรูปร่าง ผลของการแปลงแบบเอกรูปจะทำให้เกิดความแตกต่างของรูปร่างในระดับภาพรวม (global difference) (Bookstein, 1989; Dryden and Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004; McLeeod, 2010)

2.2) การแปลงแบบไม่เอกรูป เป็นการเปลี่ยนแปลงของรูปร่างที่ทำให้คุณสมบัติการขนานกันของเส้นตรงการเปลี่ยนแปลงรูปร่างหายไป ตัวอย่างของการแปลงแบบไม่เอกรูปที่ง่ายที่สุด คือ การเปลี่ยนแปลงรูปร่างจากรูปสี่เหลี่ยมด้านขนาน (square) ไปเป็นรูปสี่เหลี่ยมรูปร่างว้า (kite) ดังตัวอย่างที่แสดงในภาพที่ 15 ผลของการแปลงแบบไม่เอกรูปจะทำให้เกิดความแตกต่างของรูปร่างในระดับเฉพาะบริเวณ (local difference) (Bookstein, 1989; Dryden and Mardia, 1998; Zelditch *et al.*, 2004; McLeod, 2010)



ภาพที่ 14 ตัวอย่างการแปลงแบบเอกรูป จุดสีแดงแสดงพิกัดของรูปร่างดั้งเดิม จุดสีเขียวแสดงพิกัดของรูปร่างหลังการแปลง (McLeod, 2010)



ภาพที่ 15 ตัวอย่างของการแปลงแบบไม่เอกรูป จุดสีแดงแสดงพิกัดของรูปร่างดั้งเดิม จุดสีเขียวแสดงพิกัดของรูปร่างหลังการแปลง (McLeod, 2010)



3) กระบวนการของการวิเคราะห์

ขั้นตอนแรกของการวิเคราะห์หินเพลาสไปล์นคือการหาพลังงานที่ใช้ในการบิดโค้งพื้นที่ผิว แต่เนื่องจากการคำนวณหาพลังงานที่ใช้ในการบิดโค้งพื้นที่ผิวที่ปิดล้อมด้วยจุดกำหนดเป็นเรื่องยาก เพราะมีพลังงานจำนวนมากกระทำต่อพื้นที่ปิด ดังนั้นจึงต้องหาพลังงานการบิดโค้งระหว่างจุดกำหนดทีละคู่ โดยสามารถได้จากสมการที่ 14 (McLeod, 2010)

$$U(r_{ij}) = r_{ij}^2 \ln(r_{ij}^2) \tag{14}$$

เมื่อ  $r_{ij}^2$  = กำลังสองของระยะทางระหว่างจุดกำหนด i และ j  
 $i, j$  = เซตของพิกัดจุดกำหนด

พลังงานที่กระทำต่อพื้นผิวทั้งหมดแสดงได้จากเมทริกซ์ย่อย (partitioned matrix, L) ดังในสมการที่ 15

$$L = \begin{bmatrix} P & Q \\ Q^t & 0 \end{bmatrix} \tag{15}$$

เมื่อ P = เมทริกซ์ของระยะทางระหว่างจุดกำหนด ซึ่งหาได้จากสมการที่ 16  
Q = เมทริกซ์พิกัดจุดกำหนดของโครงแบบอ้างอิง ซึ่งหาได้จากสมการที่ 17  
Q<sup>t</sup> = เมทริกซ์สลับเปลี่ยน (transpose matrix) ของเมทริกซ์ Q  
0 = เมทริกซ์ศูนย์ (zeros matrix) ขนาด 3x3

$$P = \begin{bmatrix} 0 & U_{12} & U_{13} & \cdots & U_{1k} \\ U_{21} & 0 & U_{23} & \cdots & U_{2k} \\ U_{31} & U_{32} & 0 & \cdots & U_{3k} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ U_{k1} & U_{k2} & U_{k3} & \cdots & 0 \end{bmatrix} \tag{16}$$

$$Q = \begin{bmatrix} 1 & x_1 & y_1 \\ 1 & x_2 & y_2 \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ 1 & x_k & y_k \end{bmatrix} \tag{17}$$

เมทริกซ์ L เป็นเมทริกซ์สมมาตร (symmetrical matrix) ที่มีขนาด (k+3) x (k+3) และเมทริกซ์ผกผันของเมทริกซ์ L (inverts matrix, L<sup>-1</sup>) แสดงให้ถึงพลังงานที่ใช้เลื่อนพิกัดของโครงแบบอ้างอิง (การบิดตัวของพื้นผิวของโครงแบบอ้างอิง) หรือที่เรียกว่า เมทริกซ์พลังงานการบิดโค้ง (bending energy matrix)

พลังงานการบิดโค้งพื้นผิวทั้งหมดหาได้โดยการรวมเมทริกซ์  $L^{-1}$  เข้ากับเมทริกซ์ค่าพิคของ  
 โครงแบบเป้าหมาย ( $X_t$ ) ที่เพิ่มเมทริกซ์ศูนย์ขนาด  $3 \times 2$  เข้าไปด้วย ( $X_{t+}$ ) ดังแสดงในสมการที่ 19 ทำให้ได้เมทริกซ์  
 ใหม่ที่เรียกว่า เมทริกซ์น้ำหนัก (weight matrix,  $W$ ) ซึ่งสามารถแบ่งออกเป็น 2 ส่วน โดยส่วนแรก ( $k$  แถวแรก)  
 เป็นค่าน้ำหนักของความแปรผันของรูปร่างแบบไม่เอกรูป และส่วนหลัง ( $3$  แถวสุดท้าย) เป็นค่าน้ำหนักของ  
 ความแปรผันของรูปร่างแบบเอกรูป

$$W = L^{-1}X_{t+} \quad (18)$$

$$X_{t+} = \begin{bmatrix} x'_1 & y'_1 \\ x'_1 & y'_1 \\ \vdots & \vdots \\ x'_1 & y'_1 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (19)$$

เมทริกซ์น้ำหนักแสดงค่าการบิด โค้งของพื้นผิวในสามมิติ ซึ่งสามารถแสดง  
 การเปลี่ยนแปลงในรูปของตารางการเปลี่ยนแปลงรูปร่างในสองมิติได้โดยการส่งพิกัดแกนแซดไปยังพิกัด  
 แกนเอกซ์และแกนวาย โดยใช้สมการที่ 20 และ 21 ตามลำดับ

$$Z_x(x, y) = W_{k+1,1} + W_{k+2,1}x + W_{k+3,1}y + \sum_{i=1}^k W_{i,1} U \left( \sqrt{(r_{i,1} - x_{i,1})^2 + (r_{i,2}x_{i,2})^2} \right) \quad (20)$$

$$Z_y(x, y) = W_{k+1,2} + W_{k+2,2}x + W_{k+3,2}y + \sum_{i=1}^k W_{i,2} U \left( \sqrt{(r_{i,1} - x_{i,1})^2 + (r_{i,2}x_{i,2})^2} \right) \quad (21)$$

เมทริกซ์พลังงานการบิดโค้งสามารถจัดเรียงใหม่ในรูปอนุกรมของเวกเตอร์ไอเกน (series  
 of eigenvectors,  $E_i$ ) และค่าไอเกน (eigenvalues,  $\lambda_i$ ) ได้ดังสมการที่ 22

$$L^{-1}E_i = \lambda_i E_i \quad (22)$$

เมทริกซ์การเปลี่ยนแปลงรูปร่างสามารถแสดงได้ในรูปของการรวมเชิงเส้นของไอเกน  
 เวกเตอร์ของเมทริกซ์พลังงานการบิดโค้ง โดยที่ค่าไอเกนแสดงถึงปริมาณของพลังงานการบิดโค้งที่ทำให้เกิด  
 การเปลี่ยนแปลงรูปร่าง และเนื่องจากค่าไอเกนของเมทริกซ์พลังงานการบิดโค้งจำนวนสามค่ามีค่าเท่ากับศูนย์  
 ดังนั้นจึงเหลือเวกเตอร์ไอเกนเพียง  $k-3$  เวกเตอร์ ที่แสดงถึงค่าองค์ประกอบของการเปลี่ยนแปลงรูปร่าง เรียก  
 เวกเตอร์ไอเกนดังกล่าวว่า การโก่งตัวบางส่วน (partial warps) เรียกตัวคูณเวกเตอร์ (vector multiplier) ว่า คะแนน  
 การโก่งตัวบางส่วน (partial warps scores) และเรียกการโก่งตัวบางส่วนที่มีผลทำให้เกิดการ โค้งของพื้นผิว (bent  
 surface) ว่า การโก่งตัวหลัก (principal warp) โดยค่าคะแนนการโก่งตัวบางส่วนสามารถนำไปวิเคราะห์ทางสถิติ  
 เพื่อเปรียบเทียบความแตกต่างของรูปร่างได้ (Slice et al., 1996; Zelditch et al., 2004)

### 3. การประยุกต์ใช้วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์เพื่อศึกษาความแปรผันทางสัณฐานวิทยา

วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ถูกใช้ในการศึกษาความแปรผันทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตในหลากหลายระดับ ไม่ว่าจะเป็นการศึกษาในระดับเซลล์ เนื้อเยื่อ โครงสร้าง อวัยวะ หรือระดับตัวตนของสิ่งมีชีวิต โดยถูกนำไปใช้ในหลากหลายสาขาวิชา ทั้งในด้านการแพทย์ อนุกรมวิธาน วิวัฒนาการ บรรพชีวินวิทยา เกษตรกรรมและการประมง รวมทั้งการศึกษาด้านมานุษยวิทยากายภาพ ดังตัวอย่างต่อไปนี้

#### 3.1 การประยุกต์ใช้ในทางการแพทย์

วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ถูกใช้อย่างแพร่หลายในทางการแพทย์ โดยมีวัตถุประสงค์ที่หลากหลาย เช่น เพื่อศึกษาเกี่ยวกับรูปแบบปกติของโครงสร้างหรืออวัยวะสำหรับใช้เป็นรูปแบบมาตรฐานในการเปรียบเทียบกับลักษณะที่มีความผิดปกติของโครงสร้างหรืออวัยวะดังกล่าว หรือใช้ในการศึกษาการเปลี่ยนแปลงทางพยาธิสภาพ และกายวิภาคของเซลล์ เนื้อเยื่อ หรือโครงสร้างของร่างกาย อันเนื่องมาจากการเจ็บป่วยหรืออุบัติเหตุ ตลอดจนใช้เพื่อการวินิจฉัยอัตโนมัติ (automated diagnosis) ตัวอย่างการวิเคราะห์มอร์โฟเมตริกส์ในระดับเซลล์ เนื้อเยื่อและอวัยวะ เช่น การศึกษามอร์โฟเมตริกส์ของไมโทคอนเดรียในเซลล์กล้ามเนื้อของมนุษย์ต่างช่วงอายุ เพื่อศึกษาเกี่ยวกับกระบวนการแก่ของเซลล์ (Bestoni-Freddari *et al.*, 2002) การศึกษาลักษณะทางมอร์โฟเมตริกส์ของเซลล์เม็ดเลือดของมนุษย์ภายใต้กล้องจุลทรรศน์แรงอะตอม (Fedorona *et al.*, 2008) และในการศึกษาและวิเคราะห์ความสัมพันธ์ทางพันธุกรรมต่อความแตกต่างของรูปร่างในระดับจุลกายวิภาคของบริเวณคอร์เทกซ์ (cortical area) ในสมองหนูทดลองสายพันธุ์แท้และสายพันธุ์ผสม (Airey *et al.*, 2006) เป็นต้น

การวิเคราะห์มอร์โฟเมตริกส์ในระดับโครงสร้างหรืออวัยวะของร่างกาย เช่น การประเมินพารามิเตอร์ทางมอร์โฟเมตริกส์ของโครงสร้างกระดูกจากภาพถ่ายรังสีของกระดูก เพื่อใช้เป็นดัชนีวัดค่าความแข็งแรงของกระดูกสะโพก (Asa *et al.*, 2005) การวิเคราะห์รูปแบบทางมอร์โฟเมตริกส์ของขากรรไกรล่างของมนุษย์เพื่อการศึกษาความผิดปกติทางพันธุกรรม (Chang *et al.*, 2002; Nicholson and Haravah, 2006) และการระบุอายุของตัวอย่างทางมานุษยวิทยา (Nicholson and Haravah, 2006) หรือการสำรวจและเปรียบเทียบรูปแบบความแปรผันร่วมระหว่างโครงสร้างของใบหน้ากับลักษณะของกระดูกที่เป็นส่วนประกอบของใบหน้า โดยการวิเคราะห์ภาพถ่ายรังสีด้านข้างของศีรษะของมนุษย์หลายเชื้อชาติ เพื่อวิเคราะห์รูปแบบใบหน้าปกติและรูปแบบใบหน้าที่มีความผิดปกติ (Bastir and Rosas, 2006) การวิเคราะห์รูปแบบของการแทรกสอดของเอ็น (Dargel *et al.*, 2000) การแตกแขนงของเส้นประสาท (Chynes *et al.*, 2004) และรูปแบบทางมอร์โฟเมตริกส์ของกระดูกแขน (Koslowsley *et al.*, 2007) เพื่อสร้างรูปแบบมาตรฐานสำหรับการวางแผนการรักษาหรือผ่าตัด

นอกจากนี้วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ยังถูกใช้ในการสร้างแบบจำลองเพื่อใช้ในการวินิจฉัยลักษณะของความผิดปกติ เช่น การใช้วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ในการวิเคราะห์ภาพถ่ายเอกซเรย์แม่เหล็กไฟฟ้า (MRI) เพื่อสร้างฐานข้อมูลในการระบุอาการผิดปกติของสมอง (Evans, 2005) การประเมินการเป็นมะเร็งต่อมลูกหมาก (Lemaitre *et al.*, 2009) หรือใช้เพื่อติดตามหรือประเมินการเปลี่ยนแปลงที่เป็นผลจากโรคหรือผลของการรักษา (Baccetti *et al.*, 1999)



### 3.2 การประยุกต์ใช้เพื่อการจัดจำแนกทางอนุกรมวิธาน

การประยุกต์ใช้วิธีการมอร์โฟเมตริกส์ในการศึกษาทางอนุกรมวิธานแบ่งออกเป็น 3 แนวทางหลัก ได้แก่ แนวทางแรก คือ การศึกษาความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาในระดับภายในกลุ่มประชากรที่อาศัยอยู่ในแหล่งอาศัยเดียวกัน (within-population) ซึ่งมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาเกี่ยวกับความแปรผันทางสัณฐานวิทยาและโครงสร้างของประชากร (assemblage structure) ตัวอย่างเช่น การศึกษาของ Bronte *et al.* (1999), Trapani (2003) และ Turan *et al.* (2003) เป็นต้น แนวทางที่สอง คือ การศึกษาความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาในระดับระหว่างกลุ่มประชากรที่อาศัยอยู่ในต่างแหล่งอาศัยกัน (between-populations) เช่น การศึกษาของ Vidalis *et al.* (1997), North *et al.* (2002), Turan (2004), Cadrin and Silva (2005), Turan *et al.* (2005), Marciel *et al.* (2006), Molina *et al.* (2006), Pollar *et al.* (2007), Omoniyi and Agbon (2008), Bagherian and Rahmani (2009) และ Çakmak and Alp (2010) เป็นต้น โดยมีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาเกี่ยวกับความแปรผันทางสัณฐานวิทยาที่เป็นผลเนื่องมาจากอิทธิพลของความแตกต่างทางชีวภูมิศาสตร์ (geographical difference) ซึ่งจะเป็นประโยชน์ต่อการระบุกลุ่มประชากรทางการประมง (fishery stock identification) เพื่อการบริหารจัดการการทำประมง หรือการกำหนดขอบเขตของชนิด (species limit) เพื่อการจัดจำแนกทางอนุกรมวิธาน และแนวทางสุดท้าย คือ การศึกษาความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาในระดับระหว่างชนิด (between-species) หรือระดับที่สูงกว่า ซึ่งเป็นการศึกษาที่มีวัตถุประสงค์เพื่อการจัดจำแนกทางอนุกรมวิธานเป็นหลัก เช่น การศึกษาของ Cavalcanti *et al.* (1999), Cheng *et al.* (2005), Haryono (2005) และ Bhasu and Rashid (2009) เป็นต้น

### 3.3 การประยุกต์ใช้ในการศึกษาเกี่ยวกับการเจริญพัฒนาและวิวัฒนาการ

วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ถูกใช้เป็นเครื่องมือหนึ่งในการศึกษาเกี่ยวกับการเจริญพัฒนาและวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิตร่วมกับเทคนิคหรือวิธีการอื่น ๆ (Roth and Mecer, 2000) ทั้งนี้ วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์เป็นเครื่องมือที่ช่วยในการอธิบายเชิงปริมาณ (Liu *et al.*, 1996) หรือช่วยค้นหา (Jernvall, 2000) เกี่ยวกับแนววิถีของการกระบวนการเจริญพัฒนา (ontogenetic trajectory) การเปลี่ยนแปลง (variability) หรือความแปรผันร่วม (covariance) ทางสัณฐานวิทยา (Roth and Mecer, 2000) เช่น การศึกษาเกี่ยวกับพัฒนาการ (ontogeny) ของรูปร่างในแต่ละช่วงอายุ (Hamza, 1999; Varian and Nichols, 2010) การศึกษาความหลากหลายทางสัณฐานวิทยา (morphological diversity) และโอกาสที่เป็นไปได้และสาเหตุของการแพร่ขยายพันธุ์ (adaptive radiation) ของปลากลุ่มปลาหมอสีแอฟริกา (African cichlid) (Young *et al.*, 2009) การศึกษาเกี่ยวกับการสร้างแบบจำลองของกระบวนการวิวัฒนาการ (Streelman *et al.*, 2003) การศึกษาเกี่ยวกับกายวิภาคศาสตร์เชิงหน้าที่ การเจริญพัฒนาและตำแหน่งทางพันธุกรรมของโครงสร้างกะโหลกหัวและขากรรไกร เพื่อวิเคราะห์เกี่ยวกับวิวัฒนาการการล่าเหยื่อแบบจำเพาะของกลุ่มปลาหมอสี (Stearns and Albersson, 2010) เป็นต้น

การศึกษาทางมอร์โฟเมตริกส์ยังถูกใช้ในการศึกษาเปรียบเทียบความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาของปลาที่อยู่ในสภาพเพาะเลี้ยงกับปลาที่อยู่ในสภาพธรรมชาติ เพื่อเปรียบเทียบผลของสภาพเพาะเลี้ยงต่อรูปร่างของปลา (Hard *et al.*, 2000; Çoban *et al.*, 2008) หรือการศึกษาเกี่ยวกับผลของการให้อาหารและการอดอาหารต่อการเปลี่ยนแปลงทางมอร์โฟเมตริกส์ของรูปร่าง เพื่อสร้างดัชนีบ่งชี้ถึงสถานะภาพทางโภชนาการ (Park *et al.*, 2007)

### 3.4 การประยุกต์ใช้ในทางนิเวศวิทยา

การศึกษาข้อมูลทางด้านมอร์โฟเมตริกส์ถูกประยุกต์ใช้ในการศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างปัจจัยของสิ่งแวดล้อมต่อความแปรผันและความแตกต่างทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตในหลากหลายแนวทาง ตัวอย่างเช่น การศึกษาเพื่อใช้เป็นดัชนีในการศึกษาโครงสร้างของกลุ่มประชากรหรือความกว้างของการใช้ทรัพยากร (Douglas and Matthews, 1992) การศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างปัจจัยทางนิเวศวิทยาของแหล่งอาศัยที่มีต่อความแปรผันทางสัณฐานวิทยา (Bemvenuti, 2006; Jørgensen *et al.*, 2008; Cochran-Biederman, 2010) การศึกษาเกี่ยวกับการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาที่เกิดจากการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยสิ่งแวดล้อม ซึ่งอาจเกิดจากการอพยพย้ายถิ่นอาศัยของสิ่งมีชีวิต (Niciesza, 1995; Collin *et al.*, 2005; Varien and Nichols, 2010) หรือการกระทำของมนุษย์ เช่น การสร้างเขื่อนเพื่อกั้นการไหลของกระแสน้ำ (Haas *et al.*, 2010) และการศึกษาเกี่ยวกับการปรับตัวทางสัณฐานวิทยาเชิงนิเวศเพื่อการใช้ประโยชน์หรือการแบ่งปันทรัพยากร ในแหล่งอาศัยของสิ่งมีชีวิต (Kassam *et al.*, 2003; Kerfott and Schaefer, 2006; Albertson, 2008) เป็นต้น

จากงานวิจัยที่ผ่านมาพบว่า ปัจจัยของสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อความแปรผันทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตกลุ่มปลาอยู่หลากหลาย เช่น อุณหภูมิ (Martin, 1949; Beacham, 1990; Loy *et al.*, 1996) ความเค็ม ระดับความลึก และความแรงของกระแสน้ำ (Hendry *et al.*, 2000; Imre *et al.*, 2002; Langerhans *et al.*, 2003; Bagherian and Rahmani, 2009) ชนิดอาหารและรูปแบบการกินอาหาร (Mayer, 1987; Wimberger, 1992; Day *et al.*, 1994; Robinson and Wilson, 1996; Andresson, 2003; Svanbäck and Eklov, 2003; Andresson *et al.*, 2005) ขนาดของเหยื่อ (Gatz, 1979; Turan, 2004) อย่างไรก็ตามปัจจัยดังกล่าวมีความสัมพันธ์กันอย่างซับซ้อน ทำให้การศึกษาอิทธิพลของปัจจัยของสิ่งแวดล้อมต่อการแปรผันทางสัณฐานวิทยาเป็นเรื่องที่ค่อนข้างซับซ้อน ได้ลำบาก นอกจากนี้ยังมีปัจจัยทางพันธุกรรม (McPhail, 1992; Hatfield, 1997; Kassam *et al.*, 2003; Hassam *et al.*, 2010) และอิทธิพลร่วมระหว่างปัจจัยทางพันธุกรรมและสิ่งแวดล้อม (Wimberger 1992; Robinson and Wilson, 1996; Marcil *et al.*, 2008; Hassam *et al.*, 2010) มีผลทำให้เกิดความแปรผันทางสัณฐานวิทยาของสิ่งมีชีวิตด้วย

วิธีการทางมอร์โฟเมตริกส์ยังถูกใช้ในการศึกษาเกี่ยวกับสัณฐานวิทยาเชิงหน้าที่ ซึ่งจากรายงานการศึกษาที่ผ่านมา ส่วนมากมุ่งความสนใจไปที่การศึกษาการตอบสนองทางสัณฐานวิทยาเชิงหน้าที่ต่อปัจจัยของสิ่งแวดล้อมใน 2 แนวทาง คือ การปรับตัวเพื่อให้สอดคล้องเหมาะสมกับการกินอาหาร (feeding adaptation) ดังเช่น การศึกษาของ Hegrenes (2001), Sardiña and Cazorla (2005), Andersson *et al.* (2006), Russo *et al.* (2007), Mérona *et al.* (2008) และ Corse *et al.* (2009) เป็นต้น และการปรับตัวเพื่อให้สอดคล้องเหมาะสมกับการเคลื่อนที่หรือว่ายน้ำ (swimming adaptation) ดังเช่น การศึกษาของ Boily and magnam (2002), Fisher and Hogan (2007), Liao (2007), Ohberger *et al.* (2008) และ Rouleau *et al.* (2010) เป็นต้น