

บรรณานุกรม

- ไพเราะ สุทธากรณ์. 2537. องค์ประกอบชนิดและการแพร่กระจายของปลาไว้อ่อนในบริเวณอ่าวพังงา. รายงานการสัมมนาวิชาการประจำปี 2537 กรมประมง ระหว่าง 19-21 กันยายน 2537 ณ ห้องประชุมอานนท์และสถาบันวิจัยการเพาะเลี้ยงสัตว์น้ำจืด. หน้า 261-279.
- ไพบูลย์ ผิวนาว, บุญศรี จารุธรรมโสภณ และ ไพเราะ สุทธากรณ์. 2543. การแพร่กระจายและความชุกชุมของลูกสัตว์ทะเลเศรษฐกิจไว้อ่อน บริเวณหมู่เกาะอาดัง จังหวัดสตูล. เอกสารวิชาการฉบับที่ 12/2543. กองประมงทะเล, กรมประมง. 52 หน้า.
- วุฒิชัย เจนการ และ สุชาติ สว่างอารีรักษ์. 2530. การแพร่กระจายของลูกปลาไว้อ่อนที่พบตามแนวชายฝั่งด้านตะวันตกของไทย. ในรายงานสัมมนาวิชาการประจำปี 2530
- วุฒิชัย เจนการ, Kiorboe, Thomas, สุริย์ พวงอินทร์ และ สุชาติ สว่างอารีรักษ์. 2534. ความสัมพันธ์ระหว่างผลผลิตชีวภาพกับตัวแปรทางฟิสิกส์และเคมีบริเวณ Shelf front ในทะเลอันดามัน. รายงานการสัมมนาวิชาการประจำปี 2534 กรมประมง. หน้า 176-187.
- วุฒิชัย เจนการ. 2535. ลูกปลาไว้อ่อนบริเวณ Shelf front ในทะเลอันดามัน. รายงานการสัมมนาวิชาการประจำปี 2537 กรมประมง ระหว่าง 16-18 กันยายน 2535 ณ สถาบันวิจัยประมงน้ำจืด บางเขน. หน้า 343-353.
- สุพิชญ์ วงศ์ชินวิทย์. 2545. การจำแนกชนิด และการแพร่กระจายของปลาไว้อ่อนบริเวณป่าชายเลนในคลองหว่าง จังหวัดระนอง. วิทยานิพนธ์ปริญญาโท. มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์, กรุงเทพฯ.
- Alpers, W. , H. Wang-Chen and L. Hock, 1997. "Observation of internal waves in the Andaman Sea by ERS SAR," Proc. 3rd ERS Symp. on Space at the Service of our environment, Florence Italy, 17-21 March 1997, pp.1287-1291
- Balley, K., Houde, E. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. Adv. mar. Biol. 25: 1-83
- Choat JH, Doherty PJ, Kerrigan BA, Leis JM (1993) A comparison of towed nets, purse seine and light aggregation devices for sampling larvae and pelagic juveniles of coral reef fishes. Fish Bull 91:195-209
- Cowen, RK. 2002. Oceanographic influences on larval dispersal and retention and their consequences for population connectivity. Coral Reef Fishes. Academic Press. London, New York. pp. 149-170
- Espinosa-Fuentes, M. L. and Flores-Coto, C. 2004. Cross-shelf and vertical structure of ichthyoplankton assemblages in continental shelf waters of the Southern Gulf of Mexico. Estuarine Coastal Shelf Sci., 59, 333-352
- Frank, K. T., Loder, J. W., Carscadden, J. E., Leggett, W. C., and Taggart, C. T. 1992. Larval flatfish distributions and drift on the southern Grand Banks. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 49: 467-483

- Global Ocean Associates. 2002. *An Atlas of Oceanic Internal Solitary Waves (May 2002): The Andaman Sea Prepared for the Office of Naval Research - Code 322PO*. 16 p
- Gray, C. A. 1993. Horizontal and vertical trends in the distributions of larval fishes in coastal waters off central New South Wales, Australia. *Mar. Biol.*, 116, 649–666
- Heath, M. R. 1992. Field investigations of the early life stages of marine fish. *Advances in Marine Biology* 28: 1–174
- Inall, M.E., Shapiro, G.I. and Sherwin, T.J. 2001. Mass transport by non-linear internal waves on the Malin Shelf. *Continental Shelf Research*. 21:1449-1472.
- Janekarn, V., Hylleberg J. 1989. Coastal and offshore primary productivity along the west coast of Thailand (Andaman Sea) with notes on physical-chemical variables. *Phuket Marine Biological Centre Research Bulletin*. 51:1-20
- Janekarn, V. and P. Boonruang, 1986. Composition and abundance of fish larvae in mangrove areas along the east coast of Phuket Island western peninsular, Thailand. *Phuket Mar. Biol. Cent. Res. Bull.* 44: 1-22.
- Janekarn, V. and T. Kiørboe. 1991a. Temporal and spatial Distribution of fish larvae and their environmental biology in Phang-nga Bay, Thailand. *Phuket mar. biol. Cent. Res. Bull.* 56: 23-40
- Janekarn, V. and T. Kiørboe. 1991b. The distribution of fish larvae along the Andaman coast of Thailand. *Phuket mar. biol. Cent. Res. Bull.* 56: 41-61
- Khokiattiwong, S. The Dynamic variation of water circulation in the Andaman Sea, Thailand. (in preparation)
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull. U.S.*, 73: 453-62
- Leichter J.J., Shellenbarger G., Genovese S.J. & Wing S.R. 1998. Breaking internal waves on a Florida (USA) coral reef: A plankton pump at work?. *Marine Ecology Progress Series*. 166:83-97.
- Leichter J.J. & Miller S.L. (1999) Predicting high-frequency upwelling: spatial and temporal patterns of temperature anomalies on a Florida coral reef. *Continental Shelf Research*. 7:911-928.
- Leichter, J.J, Stewart, H.L., and Miller, S.L. 2003. Episodic nutrient transport to Florida coral reefs. *Limnol. Oceanogr.* 48(4):1394–1407.
- Nielsen, T.G , P. K. Bjørnsen, P. Boonruang, M. Fryd, P. J. Hansen, V. Janekarn, V. Limtrakulvong, P. Munk, O. S. Hansen, S. Satapoomin, S. Sawangarreruks, H. A.

- Thomsen, J. B. Østergaard. 2004. Hydrography, bacteria and protist communities across the continental shelf and shelf slope of the Andaman Sea (NE Indian Ocean). *Marine Ecology Progress Series*. 274:69-86.
- Osborne, A.R., and Burch, T.L. 1980. Internal solitons in the Andaman Sea. *Science* . 208:451-460
- Sabates A, M. Maso. 1992. Unusual larval fish distribution pattern in a coastal zone of the western Mediterranean. *Limnol Oceanogr* 37- 1252 1260
- Sanvicente-Añorve L, C Flores-Coto & L Sánchez-Velasco. 1998. Spatial and seasonal patterns of larval fish assemblages in the southern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 62: 17-30
- Szmant, A.M. 2002 Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline?. *Estuaries*. 25(4b):743-766.
- Thamrongnawasawat, T. and Linfoot, C. 1994. *A preliminary report on the development of an integrated data management system for the pilot resource survey of the Surin national Park, Thailand. Proceedings. Third ASEAN-Australia Symposium on Living Coastal Resources, Chulalongkorn University, Bangkok, Thailand, Australian Institute of Marine Sciences.*
- Thorrold SR, Williams DMcB. 1996. Meso-scale distribution patterns of larval and pelagic juvenile fishes in the central Great Barrier Reef lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 145: 17-31
- Thresher, R.E. 1984 *Reproduction in reef fishes*. T.F.H. Publications, Inc. Ltd., Neptune City, New Jersey. 399 p
- Wium-Andersen, S. 1977. Primary production in waters around Surin Islands off the West Coast of Thailand Phuket Thailand. *Phuket Marine Biological Center*: 4
- Young, P. C., Leis, J. M., Hausfeld, H. F. 1986. Seasonal and spatial distribution of fish larvae in waters over the North West Continental Shelf of Western Australia. *Mar Ecol. Prog Ser* 31: 209-222
- Yesaki, M. and Jantarapagdee, P. 1981 Wind stress and temperature changes off the west coast of Thailand. *Phuket Marine Biological Centre Research Bulletin*. 28:27-41.



ภาคผนวก ก

Internal wave

คลื่นใต้น้ำ (Internal Wave)

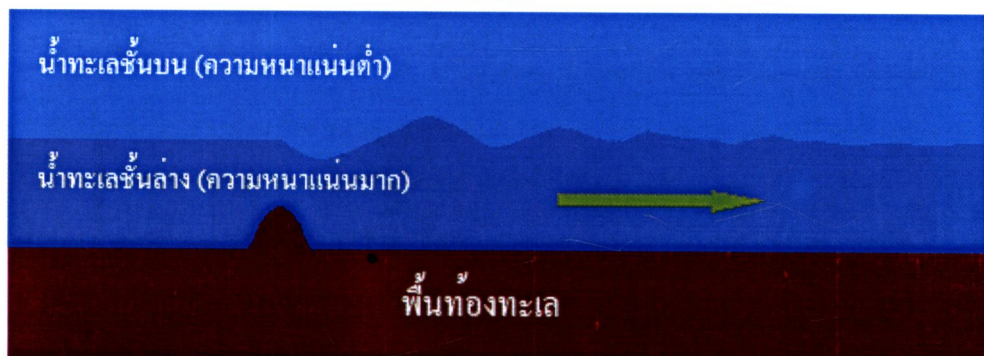
เป็นคลื่นที่เกิดจากแรงโน้มถ่วงของโลก มีลักษณะของคลื่นที่มีความถี่ต่ำและความสูงของคลื่นมากกว่าคลื่นที่พบที่ผิวน้ำ เป็นคลื่นที่เกิดระหว่างชั้นน้ำทะเลที่มีความหนาแน่นแตกต่างกัน เนื่องด้วยในทะเลที่ห่างจากชายฝั่งมีระดับน้ำที่ลึก จะพบว่าในแนวความลึกจากผิวน้ำลงไปยังพื้นที่ท้องทะเลนั้น จะมีลักษณะของน้ำถูกแบ่งเป็นชั้น โดยมวลน้ำที่พบที่ชั้นผิวน้ำ (20-150 เมตร โดยประมาณ) จะมีความเค็มอยู่ในช่วงประมาณ 32-33 ส่วนในพันส่วน อุณหภูมิประมาณ 25-30 องศาเซลเซียส และมีปริมาณธาตุอาหารต่ำ ส่วนชั้นน้ำทะเลที่อยู่ลึกลงไปนั้นความเค็มของน้ำทะเลจะสูงกว่าที่ชั้นผิวน้ำ (33-35 ส่วนในพันส่วน) อุณหภูมิต่ำกว่า 20-25 องศาเซลเซียส และมีปริมาณสารอาหารที่สูง

จากลักษณะที่น้ำทะเลมีการแบ่งเป็นชั้นน้ำนี้เองทำให้ที่บริเวณที่มีการแบ่งชั้นน้ำนี้มีการเปลี่ยนแปลงของความเค็มต่อความลึกอย่างรวดเร็ว (เรียกชั้นน้ำนี้ว่า Pycnocline) การเกิดคลื่นใต้น้ำ (internal wave) จะเกิดขึ้นที่บริเวณชั้นน้ำนี้

สาเหตุและลักษณะการเกิดคลื่นใต้น้ำ

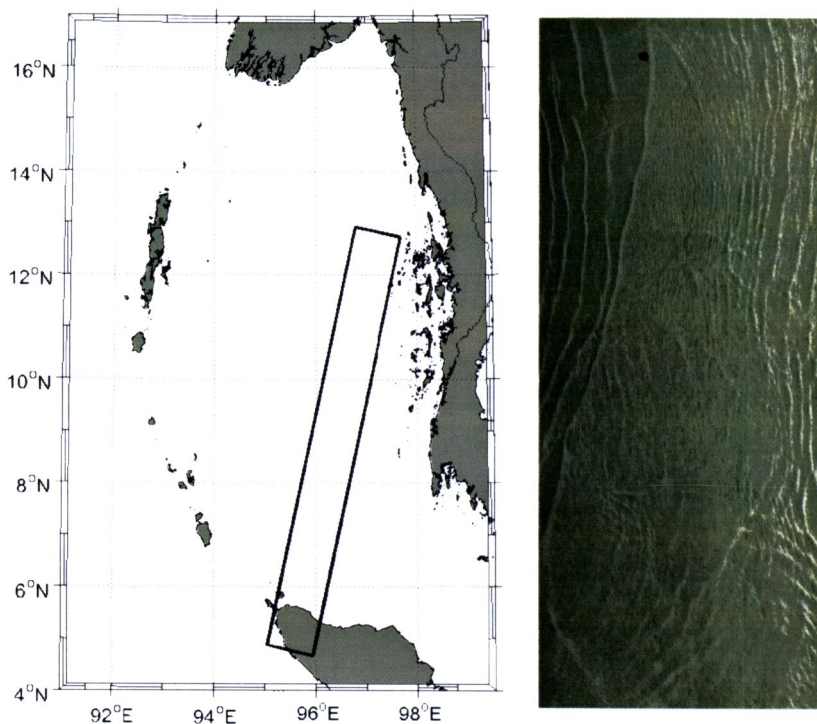
คลื่นใต้น้ำจะพบเกิดที่บริเวณรอยต่อของชั้นน้ำที่มีความแตกต่างของความหนาแน่นของน้ำชั้นบน (ความหนาแน่นต่ำ) และน้ำชั้นล่าง (ความหนาแน่นสูง) โดยพบที่มีความเกี่ยวพันกับการไหลของกระแสน้ำ ในหลายพื้นที่พบว่าได้รับอิทธิพลจากกระแสน้ำขึ้น-ลง (Tidal Currents) ที่ไหลผ่านพื้นที่ท้องน้ำที่มีความสลับซับซ้อน หรือแนวภูเขา-สันเขาใต้ทะเล นอกจากนี้ อาจเกิดจากการเปลี่ยนแปลงของแรงกดอากาศเหนือพื้นท้องทะเล เช่นการเกิดพายุ

ผิวน้ำทะเล



คลื่นใต้น้ำมีพบที่ไหนได้บ้าง

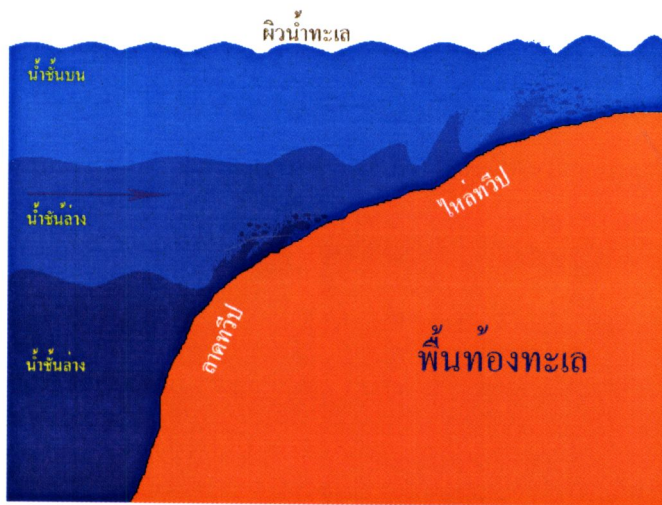
มีรายงานการพบคลื่นใต้น้ำในทะเลหลายแห่งทั่วโลก เช่น บริเวณฟลอริดาในมหาสมุทรแอตแลนติกฝั่งตะวันตก บริเวณทะเลจีนใต้ในมหาสมุทรแปซิฟิกฝั่งตะวันตก และทะเลอันดามัน เป็นต้น



ภาพถ่ายดาวเทียม ERS-2 (C-band, VV) SAR แสดงให้เห็นถึงชุดคลื่นใต้น้ำที่เกิดขึ้นในทะเลอันดามัน (แหล่งที่มาของภาพจาก Global Ocean Associates, 2004)

คลื่นใต้น้ำส่งผลกระทบต่อระบบนิเวศชายฝั่งอย่างไรบ้าง

คลื่นใต้น้ำเป็นคลื่นที่มีความยาวคลื่นมากและความสูงของคลื่นน้อย แต่เมื่อคลื่นมีการเคลื่อนตัวใกล้แนวชายฝั่งน้ำที่ตื้น คลื่นก็จะเปลี่ยนเป็นมีลักษณะคลื่นที่มีความสูงเพิ่มมากขึ้นความยาวคลื่นน้อยลง โดยความสูงของคลื่นอาจเพิ่มขึ้นเป็นหลายสิบเมตรถึงร้อยเมตร และแตกตัวลงเมื่อถึงที่ชายฝั่งที่มีระดับความลึกของน้ำระดับหนึ่ง หรือในกรณีที่นอกชายฝั่งมีแนวไหลทวีปที่ลาดชัน เมื่อคลื่นใต้น้ำเคลื่อนตัวมากระทบกับแนวไหลทวีปก็จะทำให้เกิดการแตกตัว การแตกตัวของคลื่นใต้น้ำจะทำให้เกิดการฟุ้งกระจายมวลน้ำชั้นลึกขึ้นสู่ใกล้ผิวน้ำ หรือชายฝั่ง ปริมาณและการฟุ้งกระจายนี้จะมากน้อยเพียงใดขึ้นอยู่กับลักษณะของคลื่น (ความยาวและความสูงของคลื่น) และความลึกของชั้นน้ำ (pycnocline) ที่เกิดคลื่น หากชั้นน้ำที่เกิดคลื่นนี้อยู่ใกล้ผิวน้ำก็จะทำให้อากาศที่มวลน้ำลึกไหลทะลักเข้ามาในชายฝั่งได้มาก



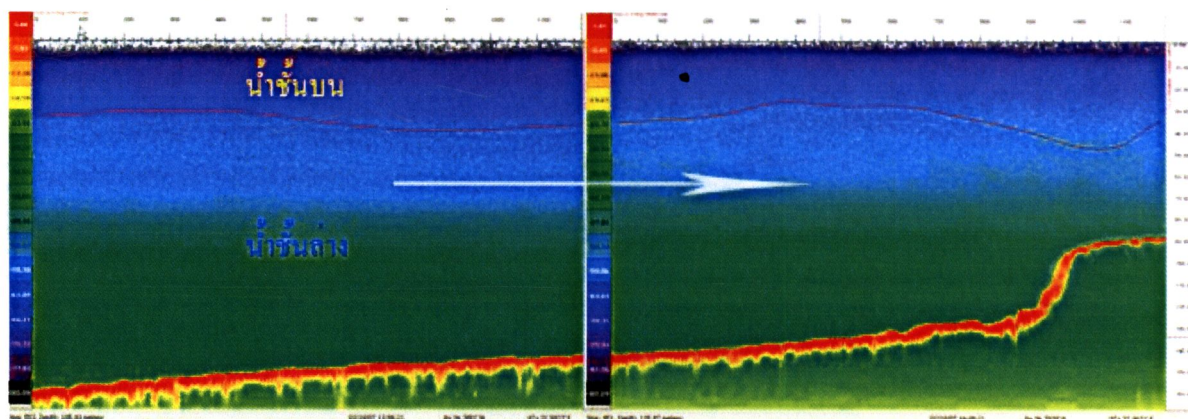
ความลึกของชั้นน้ำ (pycnocline) ที่เกิดคลื่นได้น้ำนั้นจะเปลี่ยนแปลงตามฤดูกาลหรือกระบวนการทางสมุทรศาสตร์ที่เกิดขึ้นในทะเลนั้นๆ อิทธิพลของคลื่นได้น้ำต่อการฟุ้งกระจายของมวลน้ำทะเลลึกต่อระบบนิเวศชายฝั่งนั้นขึ้นอยู่กับความลึกของชั้นน้ำที่เกิดคลื่นและความลึกของทะเลด้วย

มวลน้ำลึกที่ฟุ้งกระจายหรือไหลทะลักเข้ามาในชายฝั่งมีลักษณะคุณสมบัติ คือ มีความเค็มที่สูง (>33-35 ส่วนในพันส่วน) อุณหภูมิต่ำ (<20 ถึง 25 องศาเซลเซียส) ระดับออกซิเจนละลายน้ำต่ำ (<2 ถึง 4 มิลลิกรัมต่อลิตร) และมีปริมาณธาตุอาหารสูง โดยน้ำที่มาจากมวลน้ำที่ลึกมากก็จะมีเค็มและปริมาณธาตุอาหารมากขึ้น และมีอุณหภูมิและระดับออกซิเจนละลายน้ำที่ต่ำลง ดังนั้นการที่มีสารอาหารฟุ้งกระจายขึ้นสู่ผิวน้ำและชายฝั่งมากขึ้นก็จะเพิ่มความอุดมสมบูรณ์ของชายฝั่ง โดยเฉพาะแพลงตอนพืช และสาหร่ายในทะเลบริเวณนั้นๆ แต่ในบางครั้งการมีสารอาหารมากเกินไปก็อาจส่งผลกระทบต่อระบบนิเวศ เช่นทำให้เกิดการสะสมของแพลงตอนพืชหรือสาหร่ายได้ โดยเฉพาะในบริเวณแนวปะการัง หากมีการสะสมของสาหร่ายขึ้นก็อาจนำไปสู่ความเสื่อมโทรมของแนวปะการังขึ้น และโดยปกติระบบนิเวศแนวปะการังนั้นปริมาณสารอาหารจะมีไม่สูงมาก แต่ระบบนิเวศแนวปะการังมีการไหลเวียนของสารอาหารได้รวดเร็วจึงทำให้แนวปะการังมีความอุดมสมบูรณ์ได้ การที่มีสารอาหารเพิ่มขึ้นมามากในแนวปะการังจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างสิ่งมีชีวิตในแนวปะการัง โดยเฉพาะสัตว์ที่อาศัยเกาะชายฝั่งในแนวปะการังจะมีมากขึ้นและทำให้แนวปะการังมีความเปราะและจะแตกหักหรือพังทลายได้ง่ายขึ้น

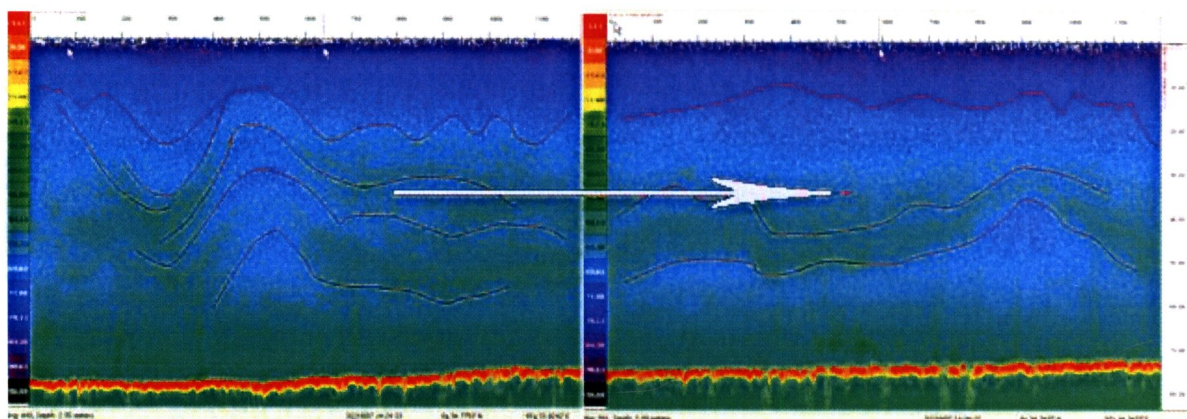
นอกจากนี้หากมวลน้ำที่ฟุ้งกระจายเข้าสู่ชายฝั่งเกิดจากคลื่นได้น้ำขนาดใหญ่ ได้นำมวลน้ำจากชั้นน้ำที่ลึกกว่า 100-150 เมตร ที่มีอุณหภูมิที่ต่ำกว่า 20 องศาเซลเซียส และระดับออกซิเจนละลายน้ำต่ำกว่า 2 มิลลิกรัมต่อลิตร เข้ามาปกคลุมพื้นที่ตื้นน้ำชายฝั่ง โดยระยะเวลาที่ปกคลุมนั้นอาจนานพอที่จะ

ทำให้สิ่งมีชีวิตที่พื้นท้องน้ำบริเวณชายฝั่งตายลงในจำนวนมากได้ หากเกิดปรากฏการณ์ดังกล่าวบ่อยครั้งและเป็นเวลานานอาจส่งผลกระทบต่อให้เกิดสภาพเสื่อมโทรมของทรัพยากรชายฝั่งได้

คลื่นใต้น้ำในทะเลอันดามัน



ภาพที่ได้จากเครื่อง Biosonic ที่ใช้สแกนชั้นน้ำเพื่อดูความแตกต่างของความหนาแน่นของมวลน้ำในชั้นน้ำจากผิวเพื่อหาคลื่นใต้น้ำที่บริเวณนอกฝั่งด้านตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลัน จากภาพจะเห็นชั้นน้ำที่มีความแตกต่างของความหนาแน่นอยู่ที่ประมาณ 25-40 เมตร (เส้นสีแดง) และจะเห็นลักษณะชั้นน้ำที่เป็นคลื่น เมื่อคลื่นที่ชั้นน้ำดังกล่าวเคลื่อนตัวไปทางขวาเข้าใกล้ชายฝั่งที่ตื้น (ความลึกประมาณ 90-70 เมตร) จะเห็นลักษณะการเปลี่ยนแปลงรูปร่างของชั้นน้ำ (เริ่มยกตัวสูงขึ้น และท้ายที่สุดจะแตกตัวเป็นก้อนมวลน้ำ) คลื่นที่แสดงในภาพเป็นคลื่นที่มีความยาวคลื่นไม่มากนัก จากข้อมูลที่ได้จากการศึกษาพบว่าในหนึ่งรอบการขึ้นลงของน้ำในช่วงน้ำเป็นจะมีคลื่นใต้น้ำขนาดใหญ่เข้ามาหนึ่งครั้ง

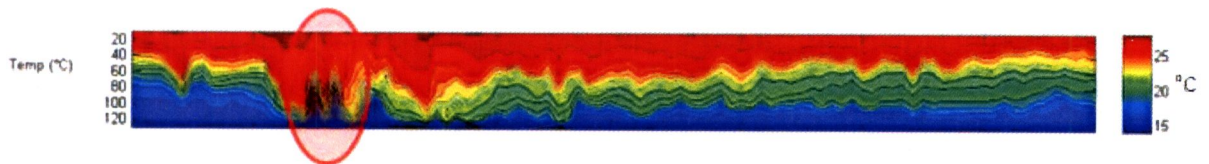


ภาพที่ได้จากเครื่อง Biosonic ที่บริเวณชายฝั่งความลึกของน้ำ 70-80 เมตร (ต่อจากภาพบน) พบว่าชั้นคลื่นมีการแตกตัวเป็นก้อนมวลน้ำกระจายเข้าหาแนวเกาะ

เกิดขึ้นเกือบตลอดทั้งปี โดยมีการเคลื่อนตัวของคลื่นใต้น้ำจากทางฝั่งตะวันตกของทะเลอันดามัน (ใกล้แนวหมู่เกาะอันดามัน และนิโคบาร์) มายังฝั่งทะเลอันดามันด้านตะวันออก (ชายฝั่งประเทศพม่า ไทย

และมาเลเซีย) แต่จากการสังเกตพบว่าอิทธิพลของมวลน้ำลึกที่เกิดจากการเคลื่อนตัวของคลื่นใต้น้ำเข้าสู่ชายฝั่งของประเทศไทยนั้นมักพบในช่วงต้นปี คือ เดือนมกราคม ถึง เมษายน

ผลเบื้องต้นจากการศึกษาวิจัยภายใต้ความร่วมมือระหว่างสถาบันวิจัยและพัฒนาทรัพยากรทางทะเล ชายฝั่งทะเลและป่าชายเลน ร่วมกับจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย และ ศูนย์วิจัยระบบนิเวศวิทยาในเขตร้อน (Tropical Marine Ecological Research Center) เมือง Bremen ประเทศเยอรมันนี โดยการสนับสนุนจากสำนักงานคณะกรรมการการวิจัยแห่งชาติของประเทศไทย และมูลนิธิสนับสนุนการวิจัยแห่งชาติของประเทศเยอรมันนี ในต้นปี 2550 พบว่าในช่วงเวลาดังกล่าวมีปรากฏการณ์ของคลื่นใต้น้ำเกิดขึ้น และได้มีอิทธิพลต่อการพัดพาเอามวลน้ำจากทะเลลึกจำนวนมากเข้าสู่ชายฝั่งบ่อยครั้ง และในช่วงเวลาดังกล่าว (ระหว่างเดือนมกราคม ถึงเดือนเมษายน) มีรายงานการพบการสะพรั่งของแพลงตอนพืช และการตายของสัตว์น้ำจำนวนมากในทะเลนอกชายฝั่งตามเกาะแก่งต่างๆ ตั้งแต่ทางด้านเหนือ



ของเกาะภูเก็ตจนถึงบริเวณหมู่เกาะตะรุเตา



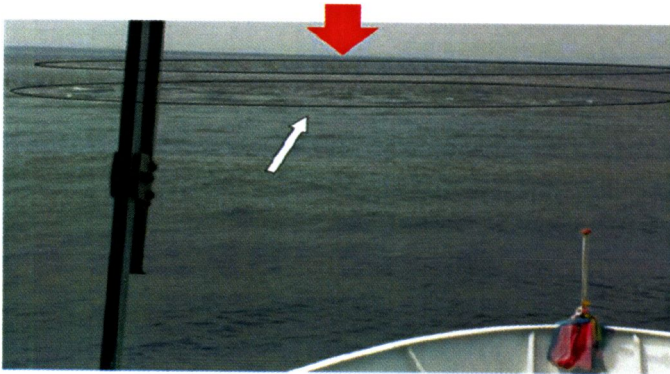
ภาพบน: อุณหภูมิที่ความลึกต่างๆ บริเวณฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลันที่ความลึกของน้ำ 150 เมตร ในรอบ 24 ชั่วโมงของช่วงน้ำเป็นในเดือนมีนาคม 2550

ภาพล่าง: แสดงการเคลื่อนตัวในแนวตั้งของมวลน้ำที่ได้จากเครื่องวัดกระแสน้ำแบบ Acoustic Doppler Current Profile (ACDP) ที่สถานีตรวจวัดเดียวกันกับอุณหภูมิ (ค่าที่เป็นลบเคลื่อนที่ลงพื้นท้องน้ำ ค่าบวกเคลื่อนที่ขึ้นผิวน้ำ)

จากภาพทั้งสองพบว่าในช่วงรอบวันของน้ำเป็นจะมีมวลน้ำที่มีการเคลื่อนตัวในแนวตั้งจากผิวลงไปที่ความลึกประมาณ 100-120 เมตรแล้วมีการเคลื่อนตัวขึ้นในแนวตั้งถึงที่ระดับความลึกประมาณ 20-30 เมตร เป็นลักษณะของคลื่นใต้น้ำที่มีขนาดใหญ่ ซึ่งสามารถมีอิทธิพลต่อชายฝั่งได้มาก

คลื่นใต้น้ำและผลกระทบที่เกิดขึ้นในทะเลอันดามัน

ผลการศึกษาพบว่าคลื่นใต้น้ำที่มีขนาดใหญ่และมีการเคลื่อนตัวเข้าสู่ชายฝั่งนั้นจะพบว่าจะเกิดในช่วงน้ำเป็น (ช่วงตั้งแต่ก่อนจนถึงหลังขึ้นหรือแรม 15 ค่ำ) และจะหายไปในช่วงน้ำตาย (ช่วงขึ้นหรือแรม 7 ค่ำ) และการเกิดจะสัมพันธ์กับการขึ้นลงของน้ำ โดยชุดคลื่นขนาดใหญ่ที่เกิดมีการเคลื่อนตัวเข้าสู่



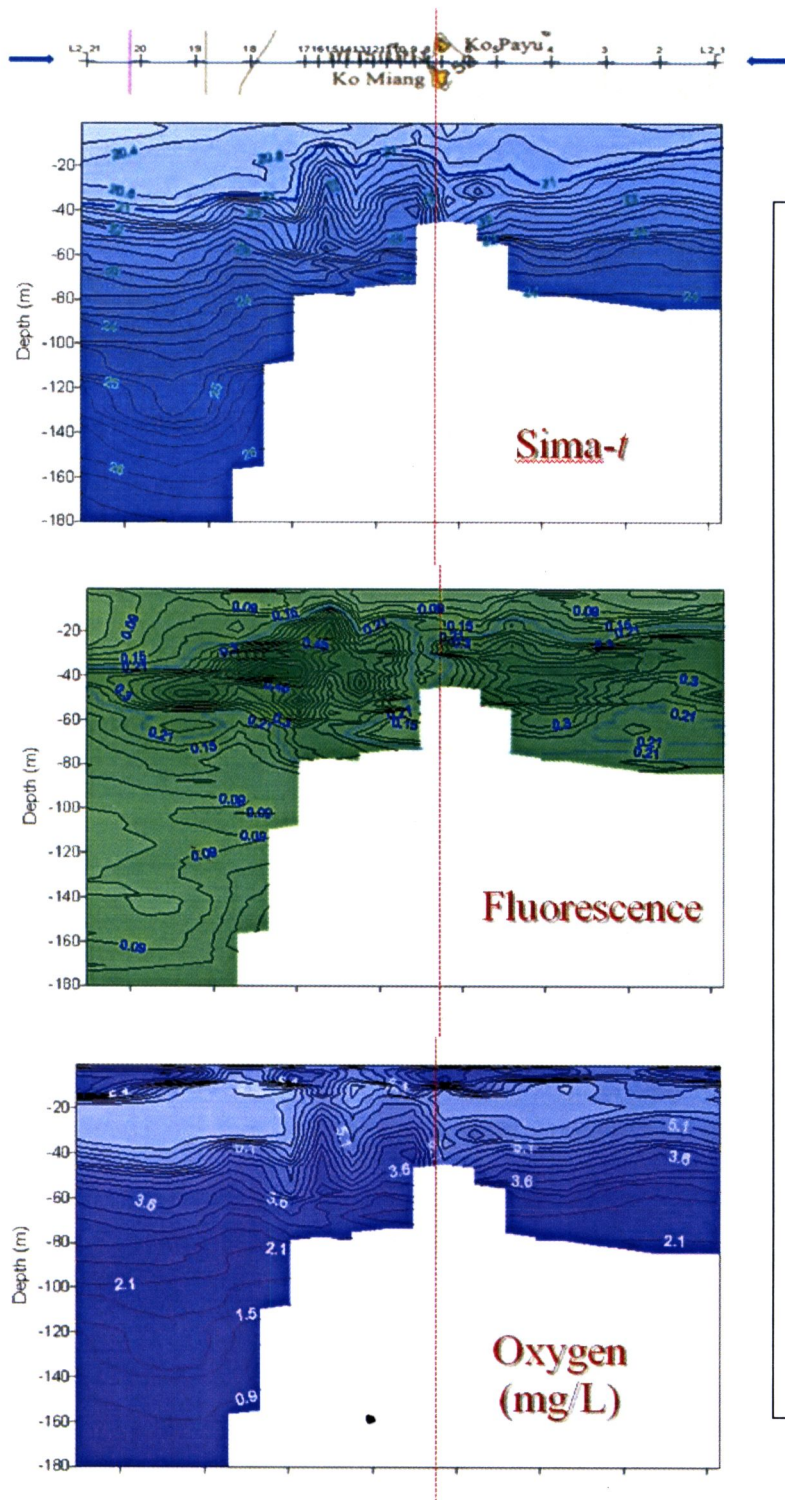
- สามารถสังเกตบริเวณที่มีคลื่นใต้น้ำเคลื่อนตัวได้จากบริเวณผิวน้ำ โดยบริเวณนั้นจะมีลักษณะพื้นผิวน้ำที่มีลักษณะคลื่นขนาดใหญ่กว่าบริเวณรอบ และบางครั้งอาจสังเกตคล้ายกับมีคลื่นที่มีลักษณะคล้ายน้ำเดือด

ชายฝั่งจะพบวันละ 2 ครั้ง ตามลักษณะการขึ้น-ลงของน้ำ โดยคลื่นแต่ละชุดจะห่างกันโดยประมาณ 12 ชั่วโมง คลื่นใต้น้ำขนาดใหญ่พบว่าจะนอกจากจะพัดนำมวลน้ำชั้นล่างขึ้นสู่ชั้นบนแล้วยังสามารถทำให้เกิดการฟุ้งกระจายของตะกอนที่พื้นท้องน้ำชั้นสู่มวลน้ำชั้นบนได้ด้วย



แพลงตอนพืชที่พบสะพรั่งบริเวณเกาะเกร่งในทะเลอันดามันในช่วงต้นปี 2550 บ่อยครั้งคือ *Ceratium furca*

การสะพรั่งของแพลงตอนพืชพบว่าชนิดที่พบส่วนใหญ่เป็น *Ceratium* spp. และจากผลการศึกษาพบว่าแพลงตอนพืชที่พบบวกกับคลื่นใต้น้ำมีองค์ประกอบส่วนใหญ่เป็นชนิดเดียวกับที่เกิดการสะพรั่ง จึงเป็นไปได้ที่แพลงตอนพืชเหล่านี้อาจมีอยู่มากที่บริเวณเหนือที่เกิดการแบ่งชั้นน้ำ (พบว่าส่วนใหญ่บริเวณนี้จะมีแพลงตอนพืชอยู่มาก) และถูกนำเข้าสู่พื้นผิวน้ำชายฝั่งของแนวเกาะเกร่ง มวลน้ำที่เข้ามาจึงมีการผสมผสานของแพลงตอนพืชและสารอาหารจำนวนมากจึงกระตุ้นให้เกิดการสะพรั่งของแพลงตอนพืชดังกล่าว



ภาพความหนาแน่นของชั้น
มวลน้ำ (Sigma-t)
คลอโรฟิลล์ (Fluorescence)
และ ออกซิเจนละลายน้ำ ใน
ความลึกต่างจากผิวถึงพื้น
ท้องน้ำในแนวจากชายฝั่ง
ตะวันออกของเกาะเมียงไป
ยังนอกชายฝั่งด้านตะวันตก
จากภาพแสดงให้เห็นว่าที่
บริเวณใกล้ชายฝั่งของแนว
เกาะจะมีมวลน้ำจากน้ำชั้น
ล่างพุ่งกระจายขึ้นสู่น้ำชั้นผิว
ทำให้บริเวณรอบๆ เกาะมีค่า
ความเค็มและปริมาณ
คลอโรฟิลล์เพิ่มขึ้น
ขณะเดียวกันก็พบว่าบริเวณ
น้ำที่ใกล้พื้นรอบเกาะมีค่า
ออกซิเจนละลายน้ำลดลง
จากการติดตามในรอบ 24
ชั่วโมงพบว่าบางครั้งมีค่าต่ำ
กว่า 2 มิลลิกรัมต่อลิตร ซึ่ง
ต่ำกว่าค่าที่สัตว์น้ำหลายชนิด
จะอยู่ได้

สำหรับการตายของสัตว์น้ำที่พบรายงานบ่อยครั้งในช่วงต้นปี 2550 ในทะเลอันดามัน รวมทั้ง
การพบน้ำทะเลมีอุณหภูมิต่ำกว่าปกติ ซึ่งส่งผลกระทบต่อการประมง (ใช้เครื่องมือประมงประเภทลอบ
น้ำลึก) และการท่องเที่ยวทางทะเลนั้น พบว่ามาจากการที่มวลน้ำที่ถูกคลื่นได้นำขนาดใหญ่พัดพาเข้าสู่

ชายฝั่งนั้นทำให้อุณหภูมิพื้นท้องน้ำในหลายพื้นที่มีอุณหภูมิต่ำลง (มีค่าน้อยกว่า 20 องศาเซลเซียส) ซึ่งระดับอุณหภูมิขนาดนี้อาจมีผลต่อการดำรงชีพของสัตว์น้ำ นอกจากนี้ยังพบว่าระดับออกซิเจนละลายน้ำยังต่ำกว่า 2 มิลลิกรัมต่อลิตร ซึ่งเป็นระดับออกซิเจนที่สัตว์น้ำจำนวนมากไม่สามารถดำรงชีพอยู่ได้ เช่น พื้นที่บริเวณเกาะหินม่วงหินแดง จังหวัดกระบี่ พบค่าออกซิเจนละลายน้ำที่ระดับความลึกพื้นท้องน้ำมีค่าต่ำกว่า 2 มิลลิกรัมต่อลิตรต่อเนื่องนานกว่า 10 ชั่วโมง หรือที่พบที่เกาะเมียง (หมู่เกาะสิมิลัน) มีค่าออกซิเจนต่ำกว่า 2 มิลลิกรัมต่อลิตรเป็นครั้งคราว

ความรู้ความเข้าใจในกระบวนการทางสมุทรศาสตร์ที่เกิดขึ้นและผลกระทบที่ตามมานั้น จะช่วยให้ประชาชนไม่ตื่นตระหนกจนเกินไป เนื่องจากหลังเหตุการณ์สึนามิในวันที่ 26 ธันวาคม 2547 ประชาชนมีความอ่อนไหวต่อมากกฏการณ์ธรรมชาติทางทะเลมากขึ้น นอกจากนี้ความรู้ดังกล่าวยังสามารถเป็นข้อมูลที่จะช่วยจะมีการวางแผนการจัดการทรัพยากรทางทะเลได้อย่างเหมาะสม รวมทั้งการใช้ประโยชน์จากทะเล

ภาคผนวก ข

บทความวิจัยที่จะนำเสนอในการประชุมปะการัง
ที่รัฐฟลอริดา ประเทศสหรัฐอเมริกาในเดือน กรกฎาคม 2551

Ocean dynamics drive coral reef processes in the Andaman Sea

Claudio Richter¹, Mélanie Bon¹, Laura Fillinger¹, Carin Jantzen¹,
Cornelia Roder¹, Gertraud Schmidt¹, Niphon Phongsuwan², Somkiat Khokiattiwong²

¹Center for Tropical Marine Ecology, Fahrenheitstr. 6, D-28359 Bremen, Germany

²Phuket Marine Biological Center, Sakdidet Rd., Phuket, Thailand

Coral reefs are rich benthic ecosystems thriving in nutrient-poor waters. A striking feature of the Andaman Sea is the exposure of offshore reefs to large amplitude internal waves. These solitary-like waves (or solitons) are generated by the ebb and flow of water across the shallow ridges of the Andaman-Nicobar island arc and propagate along the density discontinuity (pycnocline) between warm surface and colder deep waters pycnocline with speeds of ~2 m s⁻¹ and amplitudes of up to 80 m. Here, we show that the dissipation of the solitons energy in shoaling water enhances pelagic-benthic coupling along the continental margin, due to turbulent mixing near the sea bed, entrainment of interstitial and subpycnocline nutrients, and formation of bores. These 'solibores' supply nutrients and plankton to the benthos of the Similan Islands. Lowered temperature, pH and light hamper, however, coral photosynthesis and calcification, and their resilience against macroalgal competitors and grazers, resulting in low or negative reef growth. The frequency and intensity of cold bores (with temperatures drops of up to 10°C within only minutes) may on the other hand increase the corals. resilience to thermal stress. The findings have important repercussions on the Similan reefs which have been impacted by earlier bleaching and recent Tsunami. Because solitons are ubiquitous in the Andaman Sea and elsewhere, they may be an important yet so far overlooked mechanism structuring benthic communities in tropical waters.

โปสเตอร์ผลงานวิจัยที่นำเสนอในการประชุม ประเทศญี่ปุ่น ในปี 2550



Ocean forcing of coral reef processes Solibore-induced upwelling in the Similan Islands

ORCAS Team

Introduction

Coral reefs are rich benthic ecosystems thriving in warm and nutrient-poor waters, where high aragonite supersaturation ($\Omega > 3.5$) and high light intensities favour calcification and reef growth in well-flushed shallow waters. Coral reefs are thus most well developed along the windward sides of barrier reefs and oceanic islands. The offshore Similan Islands facing the Andaman Sea harbour flourishing reefs of international acclaim - albeit on their sheltered eastern sides; the exposed western sides are barren granite rock. Here, we explore the hypothesis that the paradoxical pattern of reef development is due to the breaking of very large amplitude internal waves (Fig. 1), generating bores furnishing cold, nutrient-rich, low aragonite and turbid subpycnocline waters into shallow waters where they effectively inhibit reef growth.

Methods and Results

We combined oceanographic surveys, sensor arrays on moorings and marine ecological work to assess the occurrence and fate of solitons impinging on the Similan shelf, their effect on the biogeochemical environment and the benthos. Simultaneous temperature records on either sides of Koh Miang, Similan Islands, separated by less than 200 m (yellow and green arrows in Fig. 1 E) show marked differences in temperature variability and level (Fig. 2): W Miang is overall $\sim 1^\circ\text{C}$ colder than E Miang, with violent oscillations of temperature of up to 10°C within only minutes. E Miang, by contrast, features only moderate temperature changes.

Combined temperature and current records show that the negative temperature spikes are due to the arrival of bores which spill cold and turbid water onshore (Fig. 3).

The low temperature, and concomitant drops in pH (Fig. 4) and, hence, aragonite saturation ($\Omega < 3.5$) decrease coral calcification.

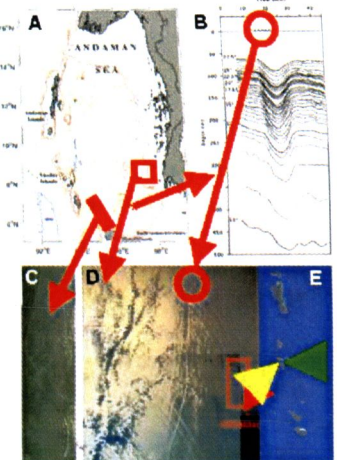


Fig. 1 Bathymetric map of the Andaman Sea (A) showing the Andaman-Nicobar Islands and enclosing the deep basin. The waning and waning of the tides forces water across the shallow sill and down slope in cascades. When the tides abate lee waves are generated which detach from the island slope and propagate eastwards along the density interface (pycnocline) between surface and deep waters as solitary-like wave packets (solitons). They are identified in the deep ocean as waves of depression with amplitudes of 60-80 m (B) temperature vs depth and time, from Osborne & Burch 1960). Surface waves of 1-2 m height and 10s to 100 kms long indicate the leading edge of the solitons and allow detection of solitons by remote sensing (C, synthetic aperture radar image of one of the generation sites near Aceh at the northern tip of Sumatra, Indonesia). D, visible light image, from Jackson 2004). Shouting solitons contour the 90 m isobath near the Similan Island shelf edge off Phuket, Thailand. A striking feature of the Similan (E) and other Andaman Sea offshore islands is the absence of reefs on the ocean-exposed sides of the islands (azur waters, yellow arrow W of Koh Miang) -

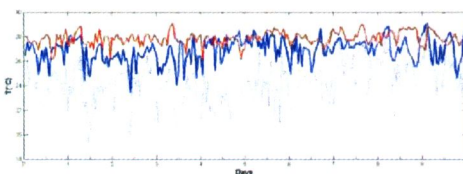


Fig. 2 Ten-day time series of temperature recorded at 20 m depth on the W (blue) and E (red) sides of Koh Miang, Similan Islands. Solid lines are median hourly values, stippled lines the hourly max. and min. values. Temperatures may drop up to 10°C in the course of only minutes.

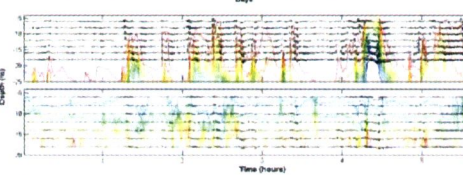


Fig. 3 Six-hour time series of temperature (contours, upper panel), currents (upper and lower panel, onshore arrow to the right, up arrow-up), and backscatter intensity (contours, lower panel) recorded at various depths of the water column down to 20 m on the W side of Koh Miang, Similan Islands. Solibores (blue intrusions of cold water, upper panel), are associated with strong and oscillating currents, as well as turbid waters (red contours, lower

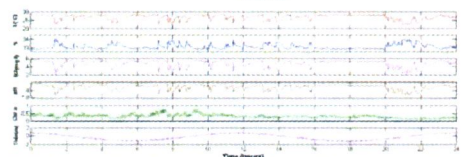


Fig. 4 Twenty-four-hour time series of (up to low panels) temperature, salinity, oxygen, pH, Chlorophyll a and tidal heights on the W side of Koh Miang, Similan Islands. Solibores are visible as jagged deviations from ambient levels. Physico-chemical variables are closely correlated, whereas biological parameters (chlorophyll) is only weakly associated with solitons.

Conclusions

Both, direct and indirect effects (e.g. increased bioerosion and competitive advantage of macroalgae due to enhanced nutrient inputs) of soliton-generated bores hamper coral reef growth in the Similan Islands, Andaman Sea. Because solitons are ubiquitous in the Andaman Sea and elsewhere, they may be an important yet so far overlooked mechanism structuring benthic communities in the tropics and contribute to the dazzling species richness around the volcanic island arcs of Southeast Asia - the center of coral biodiversity.

Ocean-Reef Coupling in the Andaman Sea (ORCAS) Team: C. Richter¹, M. Bon¹, L. Fillinger¹, C. Jantzen¹, U. Krumme¹, N. Phongsuwan², C. Roder¹, S. Satapoomin², G. Schmidt¹, S. Khokiatthong²

¹ZMT, ²Phuket Marine Biological Center, Sakdidek Road, Phuket, Thailand; ^{*}richter@zmt-bremen.de

บทความคัดย่อผลงานวิจัยที่จะนำเสนอ
ในการประชุม Oceanography and Limnology
ที่รัฐเซนต์จอร์จส์ ประเทศแคนาดา ในเดือน พฤศจิกายน 2551

Soliton-enhanced mixing in the Andaman Sea

Richter, C.¹, Khokiattiwong, S.² and ORCAS Team

¹Center for Tropical Marine Ecology, Fahrenheitstr. 6, D-28359 Bremen, Germany

²Phuket Marine Biological Center, Sakdidee Rd., Phuket, Thailand

A striking feature of the Andaman Sea is the occurrence of very large amplitude internal waves. These solitary-like waves (or solitons) are generated by the ebb and flow of water across the shallow ridges of the Andaman-Nicobar island arc and propagate along the density discontinuity (pycnocline) between warm surface and colder deep waters pycnocline with speeds of $\sim 2 \text{ m s}^{-1}$ and amplitudes of up to 80 m. Here, we show that the dissipation of the solitons' energy in shoaling water enhances pelagic-benthic coupling along the continental margin, due to turbulent mixing near the sea bed, entrainment of interstitial and subpycnocline nutrients, and formation of bores. These 'solibores' supply nutrients into the surface layer which fuel pelagic productivity, but low temperature and low aragonite saturation state impedes coral development in shallow waters. Because solitons are ubiquitous in the Andaman Sea and elsewhere, they may be an important yet so far overlooked mechanism structuring marine communities in tropical waters.

รายชื่อคณะวิจัยในโครงการฯ

สถาบันวิจัยและพัฒนาทรัพยากรทางทะเล และชายฝั่งทะเล

ดร. สมเกียรติ ขอบเกียรติวงศ์ หัวหน้าโครงการฯ ฝ่ายไทย

ดร. สุรีย์ สดภูมินทร์

นางสาววารินทร์ วงษ์พานิช

นางพิมพ์พัลลภ เชื้อผู้ดี

นางสาวครุณวรรณ สกุลนา

นางจิรพร เจริญวัฒนาพร

นายนิพนธ์ พงศ์สุวรรณ

จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

ดร. ปราโมทย์ โสจิศุกร

Center for Tropical Marine Ecology (ZMT), University of Bremen

Dr. Claudio Richter

หัวหน้าโครงการฯ ฝ่ายเยอรมันนี

ภาคผนวก ค
บทคัดย่อนักศึกษาภายใต้โครงการ

● บทคัดย่อนักศึกษาภายใต้โครงการ

โครงการได้มีนักศึกษาระดับปริญญาโท 2 ท่านจาก Bremen University สาธารณรัฐเยอรมัน คือ Miss. Laura Fillinger และ Miss. Mélanie Bon เข้าร่วมศึกษาทำงานวิจัย โดยมี Prof. Dr. Claudio Richter ดร. สมเกียรติ ขอกเกียรติวงศ์ และนายนิพนธ์ พงษ์สุวรรณ เป็นอาจารย์ที่ปรึกษา โดยนักศึกษาทั้งสองท่านได้จบการศึกษาเรียบร้อยแล้วและผลการศึกษาของหัวข้อวิจัยดังกล่าว มีดังต่อไปนี้

1. วิชานิพนธ์ เรื่อง : Zooplankton and seston near coral reefs impacted by solitary internal waves in the Similan Island, Andaman Sea Thailand

โดย : Laura Fillinger

อาจารย์ที่ปรึกษา: Prof. Dr. Claudio Richter
ดร.สมเกียรติ ขอกเกียรติวงศ์

บทคัดย่อ

คลื่นเดี่ยวใต้น้ำขนาดใหญ่ได้มีการเคลื่อนตัวเข้าสู่ทะเลอันดามันจากทางด้านตะวันตกบริเวณแนวหมู่เกาะนิโคบาร์ และอันดามัน (เป็นบริเวณที่เกิดการก่อตัวของคลื่นใต้น้ำ) ผู้ชายฝั่งด้านตะวันออกที่เป็นแผ่นดิน หมู่เกาะสิมิลันเป็นหมู่เกาะที่มีความอุดมสมบูรณ์และสวยงามเป็นที่รู้จักทั่วโลกเป็นส่วนหนึ่งที่เป็นทางผ่านของคลื่นใต้น้ำดังกล่าว จุดประสงค์ของการศึกษารั้งนี้เพื่อประเมินทั้งโดยตรงและทางอ้อมถึงผลกระทบของคลื่นใต้น้ำดังกล่าวต่อแพลงก์ตอนสัตว์และแพลงก์ตอนพืชและเศษอินทรีย์สารขนาดเล็กที่ลอยลอยอยู่ในมวลน้ำทะเลรอบๆ หมู่เกาะสิมิลัน และผลกระทบของมันที่อาจมีต่อประชากรสิ่งมีชีวิตในแนวปะการัง ในการศึกษาครั้งนี้ได้ทำการเก็บตัวอย่างแพลงก์ตอน น้ำทะเลจากนอกชายฝั่งที่ชั้นน้ำเทอร์โมไคลน์ (Thermocline) และที่บริเวณใกล้แนวชายฝั่งของเกาะทางด้านที่รับคลื่นใต้น้ำโดยตรง (ฝั่งตะวันตกของเกาะ) และด้านที่ไม่ได้รับผลจากคลื่นใต้น้ำโดยตรง (ด้านที่มีการกำบังของเกาะ คือฝั่งตะวันออก) โดยพบว่าในบางช่วงเวลาอุณหภูมิของน้ำทะเลลดลงถึง 10 องศาเป็นเวลาหลายนาที่ที่ระดับความลึก 20 เมตร โดยเฉพาะทางด้านฝั่งตะวันตกของเกาะ ในมวลน้ำทะเลที่เย็นนั้นพบว่ามีมวลของแพลงก์ตอนสัตว์ปริมาณน้อย แต่มีปริมาณสารอาหารอยู่สูงมากกว่าระดับปกติที่พบในแนวปะการังโดยเฉพาะในเขต ลักษณะดังกล่าวเปรียบเทียบกับมวลน้ำในชั้นน้ำเทอร์โมไคลน์ นอกจากนี้ในคลื่นเดี่ยวใต้น้ำดังกล่าวยังพบว่ามีปริมาณตะกอนแขวนลอยอยู่มาก รวมถึงตัวอ่อนของเพรียง

คลื่นเดี่ยวได้นำจัดเป็นปัจจัยที่ก่อให้เกิดความเครียดต่อปะการัง เนื่องด้วยมันนำมวลน้ำที่มี อุณหภูมิต่ำ มีตะกอนทรายแขวนลอยอยู่มาก และมีปริมาณแพลงก์ตอนสัตว์ที่เป็นแหล่งอาหารของ ปะการังอยู่ในระดับที่น้อยมาก จากลักษณะดังกล่าวสามารถที่จะใช้ในการอธิบายเกี่ยวกับปะการังที่พบ ในบริเวณหมู่เกาะสิมิลันได้ อย่างไรก็ตามมันอาจเป็นประโยชน์ต่อระบบนิเวศในแง่ของการนำตัวอ่อน สิ่งมีชีวิตในกลุ่ม meroplankton และสารอาหารจากนอกชายฝั่งในทะเลลึกเข้าสู่พื้นที่ชายฝั่ง อย่างไรก็ตาม ปรากฏการณ์ดังกล่าวขึ้นอยู่กับความลึกของชั้นน้ำเทอร์โมไคนัล ซึ่งหากชั้นน้ำเทอร์โมไคนัลอยู่ลึก เกินไป มวลน้ำลึกนอกชายฝั่งดังกล่าวอาจมาไม่ถึงแนวชายฝั่งของเกาะ ดังนั้นปรากฏการณ์น้ำเย็นดังกล่าว จึงไม่พบตลอดปีในบริเวณชายฝั่งของเกาะสิมิลัน

Abstract

High amplitude solitary internal waves, or solitons, travel from West to East in the Andaman Sea. The Similan Islands, worldwide known for their coral reefs lie in the path of these solitons. The point of this study was to assess the direct and indirect impacts of internal waves on the zooplankton and seston around the Similan, and how this might affect the enthic community. For this purpose, plankton and water samples were taken offshore in the thermocline and near the islands on the side exposed to the solitons (West) and on the heltered side (East). Periodically, internal waves can cause temperature drops of up to 10°C over a few minutes by 20m depth, particularly on the west side of the Similan. Their cold water contains less zooplankton and more nutrients, especially nitrates than the normal reef water. These characteristics were comparable to parameters measured in the thermocline. The solitons also presented a high sediment load and were related to an increase of barnacle arvae. Solitons are a source of stress for the corals: they bring cold waters charged with sand and don't represent a significant supply of zooplanktonic food. This could partly explain the configuration of the coral reefs in the Similan Islands. Nevertheless, they might also benefit to the ecosystem by transporting meroplanktonic larvae from offshore and nutrients from the thermocline. Their occurrence in related to the depth of the hermocline, as such, they might not be reaching the islands all year round.

*M.Sc. Thesis in International Studies in Aquatic Tropical Ecology
Presented to the University of Bremen, Faculty for Biology & Chemistry*

2. วิทยานิพนธ์ เรื่อง : Influence of solibores in the response of *Porites lutea* to thermal stress,
Similan Island, Andaman Sea, Thailand
โดย : Mélanie Bon
อาจารย์ที่ปรึกษา: Prof. Dr. Claudio Richter
วิทยานิพนธ์ พงศ์สุวรรณ

บทคัดย่อ

ปรากฏการณ์ปะการังฟอกขาวพบว่าความถี่ในการเกิดนั้นมีมากขึ้นทั่วโลก การเข้าใจถึงกระบวนการเกิดปรากฏการณ์ดังกล่าวมีความสำคัญยิ่งต่อปะการังต่อการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิโลก (จากการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศโลก) การเกิดปรากฏการณ์ปะการังฟอกขาวในประเทศไทยพบว่าในทะเลอันดามันนี้เกิดปรากฏการณ์ดังกล่าวบ่อยกว่าในฝั่งทะเลอ่าวไทย มีความเป็นไปได้ในการอธิบายถึงความสามารถต่อการทนต่อการเกิดปะการังฟอกขาวในทะเลอันดามัน โดยเฉพาะจากเงื่อนไขทางสมุทรศาสตร์อื่นเนื่องจากการเกิดคลื่นได้นำน้ำในทะเลอันดามัน ปรากฏการณ์คลื่นได้นำทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมอย่างมากในมวลน้ำที่มาถึงแนวปะการัง รวมทั้งการลดลงของอุณหภูมิ น้ำทะเลอย่างกะทันหันหลายของสาหร่ายเซลล์เดียวในไม่กี่นาที ในการศึกษาครั้งนี้เป็นการศึกษาประเมินผลกระทบจากการเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิ น้ำทะเลต่อความเครียดของปะการังชนิด *Porites lutea* ปัจจัยที่ใช้ในการประเมินผลกระทบดังกล่าวประกอบด้วย ปริมาณความหนาแน่นของ Zooxanthellae, การวัดปริมาณคลอโรฟิลล์โดยการเก็บตัวอย่างมาวิเคราะห์ตามวิธีมาตรฐานในห้องปฏิบัติการ และเครื่องมือที่ใช้วัดปริมาณคลอโรฟิลล์ในเนื้อเยื่อปะการังโดยตรง (ปะการังสามารถมีชีวิตอยู่ได้) คือ PAM Fluorometer จากผลการศึกษาพบว่าปะการังที่มาจากพื้นที่บริเวณที่มีการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมสูง (ฝั่งตะวันตกของเกาะสิมิลัน) ได้รับผลกระทบจากการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิน้อยกว่าปะการังที่อยู่ในพื้นที่ที่มีสภาพแวดล้อมค่อนข้างคงที่ (ฝั่งตะวันออกของเกาะสิมิลัน) โดยพบว่าความหนาแน่นของ Zooxanthellae และประสิทธิภาพของการสังเคราะห์แสงนั้นมีมากกว่า จากผลการศึกษาดังกล่าวแสดงให้เห็นว่าปะการังที่อยู่ในพื้นที่ที่มีการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิมากมีความสามารถที่จะปรับตัวหรือทนต่อสภาพแวดล้อมที่มีอุณหภูมิสูงได้ดีกว่าปะการังที่อยู่ในพื้นที่ที่มีสภาพแวดล้อมที่ค่อนข้างคงที่ •

นอกจากนี้ยังมีการประชุมร่วมของนักวิจัยในโครงการความร่วมมือระหว่างไทย-เยอรมัน เพื่อติดตามความก้าวหน้าของการดำเนินการของโครงการภายใต้กรอบความร่วมมือ และแลกเปลี่ยนความคิดเห็นรวมทั้งแนวทางในการพัฒนาโครงการในระยะต่อไปของแต่ละโครงการย่อย ภายใต้โครงการพลวัตรและการเชื่อมโยงระหว่างระบบนิเวศของมหาสมุทรและแนวปะการังมีนักวิจัยใน

โครงการทั้งหมด 4 ท่านที่เข้าร่วมการประชุมดังกล่าว คือ Prof.Dr.Claudio Richter, ดร.สมเกียรติ ขอเกียรติวงศ์, ดร.สุรีย์ สดภูมินทร์, และดร.ปราโมทย์ โสจิสูตร นอกจากนี้ทางผู้วิจัยในโครงการยังได้มีการพูดคุยและนำเสนอโครงการโดย Dr.Peter Damm จาก Hamburg University ที่จะเสนอการสนับสนุนโครงการศึกษาทางด้าน Physical Oceanography เข้าร่วมโครงการจากทาง DFG โดยเฉพาะเรื่องการศึกษาการไหลเวียนของมวลน้ำในทะเลอันดามันและแนวชายฝั่ง รวมทั้งการฟุ้งและแพร่กระจายของตะกอนดินในชายฝั่งและจากขบวนการของคลื่นได้นำ ซึ่ง Dr.Peter Damm ได้เคยเสนอโครงการเรื่องการศึกษาการไหลเวียนของกระแสในทะเลอันดามันและบริเวณแนวชายฝั่ง แต่โครงการไม่ได้ผ่านความเห็นชอบจาก DFG จากการดำเนินการ 2 ปี ที่ผ่านมาเรื่องดังกล่าวนี้มีความสำคัญมาก และด้วยข้อจำกัดทางเทคนิคโดยเฉพาะเรื่อง Model ที่จะต้องใช้ในการศึกษาที่ในตอนทำโครงการครั้งแรกคาดหวังว่าทาง Dr.Peter Damm จะร่วมในโครงการ ซึ่งมีความพร้อมในเรื่อง Model และข้อมูลทางสมุทรศาสตร์ที่เกี่ยวกับอุณหภูมิต่ำระยะยาวในทะเลอันดามันที่จะใช้สนับสนุนในโครงการวิจัย และจากที่ทางฝ่ายไทยได้พยายามใช้ Model ที่มีข้อมูลในจุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัยในการศึกษาเรื่องดังกล่าวก็พบว่าได้ผลไม่ดีเท่าที่ควร และจากผลการดำเนินการที่ผ่านมา 2 ปี พบว่าข้อมูลดังกล่าวมีความสำคัญมากที่จะนำมาใช้สนับสนุนให้เข้าใจกระบวนการทางสมุทรศาสตร์ให้มากยิ่งขึ้น ซึ่งโครงการย่อยอื่นๆ ภายใต้งานร่วมมือไทย-เยอรมันก็ต้องการข้อมูลดังกล่าวเช่นกัน เช่น โครงการศึกษาตะกอนดินชายฝั่งจากสีนามิ เป็นต้นดังนั้นจึงเห็นว่า Dr.Peter Damm น่าจะนำเสนอโครงการเข้ามาใหม่และให้สอดคล้องกับความต้องการของโครงการ ซึ่งการพัฒนาโครงการเพื่อนำเสนอต่อ DFG นั้นทาง Dr.Peter Damm จะรับไปดำเนินการต่อไป โดยหลังการประชุมได้มีการพบปะหารือในเรื่องโครงการดังกล่าวระหว่างนักวิจัยจากฝ่ายไทยและเยอรมัน โดยผลการประชุมได้บันทึกไว้ดังต่อไปนี้

Abstract

Bleaching events are getting more and more frequent all around the world, and the understanding of the mechanisms responsible for this are considered of great importance for the future of coral reef in a context of global warming. The corals from Thailand have been reported to bleach less intensively on the Andaman coast than on the Gulf of Thailand. A possible explanation for this resistance could be the particularity of the oceanographic conditions due to the presence of internal waves in the Andaman Sea. They produce a highly variable environment reaching the reef as solibores and inducing rapid and drastic drops of temperature of several degrees in few minutes. In this study, it was experimentally tested if the massive coral *Porites lutea* is impacted by these temperature fluctuations in its response to thermal stress. For this, traditional parameters like zooxanthellae density and chlorophyll concentration were used, as well as a more recent technique: the diving PAM fluorometer. Corals coming from a high variable environment were in general less affected by thermal stress than the ones used to more constant conditions. This suggests that they are more resistant. Under thermal stress, the symbiont densities and the photosynthetic efficiencies were higher in presence of temperature variations. This

implies that frequent but short-time cooling could help corals to cope with high temperature.

M.Sc. Thesis in International Studies in Aquatic Tropical Ecology
Presented to the University of Bremen, Faculty for Biology & Chemistry



ภาคผนวก ง
Manuscript และ บทความที่ตีพิมพ์ในวารสาร

● Manuscript Abstract

Carin Jantzen^{1,2}, Gertraud M Schmidt^{1,3}, Cornelia Roder¹, Christian Wild², Somkiat
Khokiattiwong⁴, and Claudio Richter³

¹Leibniz Center for Tropical Marine Ecology, ZMT, Fahrenheitstr. 6, 28359 Bremen, Germany

²CORE Group, GeoBio Centre, LMU, Richard Wagnerstr 10, 80333 München

³Alfred Wegener Institute, Am Alten Hafen 26, 27568 Bremerhaven, Germany

⁴Phuket Marine Biological Center, PMBC, P.O.Box 60, Phuket 83000, Thailand

Abstract

The Andaman Sea features large amplitude internal waves (LAIWs) of exceptional amplitude (> 80 m). The Similan Islands are located in the swash zone of LAIWs and their LAIW-exposed west sides (W) experience perturbations in temperature (cold drops of up to 4 °C), total inorganic nutrients (> 1.84 μM) and light levels (~30 %), compared to the sheltered east sides (E). Here, we oppose relative cover and metabolism of the main benthic primary producers (sedimentary microphytobenthos, turf algae, scleractinian corals) at LAIW-exposed and LAIW-sheltered sites at Koh Miang, Similan Islands. The LAIW-exposed W coincided with lower live coral (28 %), and higher turf algae (36 %) cover compared to the sheltered E reef (68 % and 8 % cover, respectively). Respective algae and sediment samples displayed similar chl-a contents at all sites, but net photosynthesis by turf algae increased with rising LAIW influence, whereas the sedimentary metabolism had a reduced overall activity on W. The dominant reef-building coral *Porites lutea* showed comparable net photosynthesis on both island sides, but 40 % higher pigment concentrations at W, indicating adaptation to lower light availability, facilitated by higher nutrient concentrations. Turf algae were the dominant primary producers on the W of Koh Miang, and the microphytobenthos on the sheltered E, with corals contributing less than 15 % to the gross primary production on either side. In spite of the profound effects of LAIW on the metabolism of each respective primary producer, the overall primary

production was similar at both W and E, respectively, indicating high adaptability of benthic ecosystems to cope with different environmental conditions.

Coral community and physico-chemical characteristics in response to Large Amplitude Internal Waves

Gertraud M. Schmidt¹, Niphon Phongsuwan², Cornelia Roder³, Carin Jantzen³, Somkiat
Khokiattiwong² & Claudio Richter¹

¹*Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Germany*

²*Phuket Marine Biological Center, Phuket, Thailand*

³*Leibniz Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany*

Abstract

The Similan Islands (Thailand), Andaman Sea, feature an unusual coral reef distribution: reefs flourish on the sheltered shelf sides east of the islands (E) whereas the ocean-facing west (W) sides lack a true reef framework. Here, we show that the striking differences in reef development, occurring at spatial scales of only tens to hundreds of metres, are consistent among the islands and related to Large Amplitude Internal Waves (LAIW). Two year temperature records show that LAIW have their strongest impact on the deeper parts of the W Similans where they may cause frequent (several events per hour) and abrupt (up to 10°C, in the order of minutes) drops in temperature with peak activity during the NE monsoon (January through April). Physical and chemical oceanographic analyses show that LAIW advect deep cold, nutrient-rich, suboxic and low-pH waters (0.6 pH units below ambient) into shallow near shore areas, and provide a dramatically altered growth environment for W slope benthic communities. In contrast to E reefs, which are dominated by a low number of frame-building species, the W slopes harbour only loose, however more diverse communities of scattered corals growing directly on the granite basement, often with modified phenotypes (broadened bases, reduced ramification). LAIW, which are ubiquitous in SE Asia and beyond, provide a so far understudied source of physico-chemical-biological disturbance operating at different spatio-temporal scales compared to the well-known physical effects of storms. In the light of the wide

range and complex nature of environmental variability involved, LAIW may hold a clue to coral resilience in an era of global change.

This manuscript is planned to be submitted to Marine Ecological Progress Series

คลื่นเดี่ยวใต้น้ำบริเวณชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลัน

Internal Solitary Waves in the Western Coasts of Similan Islands

ชาลี ครองศักดิ์ศิริ^{1*}, ปราโมทย์ โคจิสุภร¹, สมเกียรติ ขอเกียรติวงศ์² และ Claudio Richter³

¹ภาควิชาวิทยาศาสตร์ทางทะเล คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

²สถาบันวิจัยและพัฒนาทรัพยากรทางทะเล ชายฝั่งทะเล และป่าชายเลน

Charlie Kongsaksiri^{1*}, Pramot Sojisuporn¹, Somkiat Khokiattiwong² and Claudio Richter³

¹Department of Marine Science, Faculty of Science, Chulalongkorn University,

²Phuket Marine Biological Center,

³Center for Tropical Marine Ecology, University of Bremen, Germany

บทคัดย่อ

ได้ทำการตรวจวัดคลื่นเดี่ยวใต้น้ำที่เคลื่อนที่สู่ชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลัน ในฤดูลมมรสุมตะวันออกเฉียงเหนือ จากการตรวจวัดพบคลื่นเดี่ยวใต้น้ำชนิดกดลงมีแอมพลิจูดและความเร็วกระแสน้ำในแนวราบไม่เกิน 65 เมตรและ 1.3 เมตร ต่อวินาทีตามลำดับ คลื่นชนิดนี้ปรากฏขึ้นในช่วงน้ำเกิดเมื่อฟิลล์ของน้ำขึ้นน้ำลงที่อ่าวทับละมุเกิน 0.8 เมตรและโอกาสการปรากฏขึ้นของคลื่นจะเพิ่มขึ้นเมื่อฟิลล์ของน้ำขึ้นน้ำลงเพิ่มขึ้น ความเร็วกระแสน้ำสูงสุดในแนวราบเนื่องจากคลื่นเดี่ยวใต้น้ำแปรผันตรงกับแอมพลิจูดของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำ ทิศทางของความเร็วกระแสน้ำเนื่องจากคลื่นเดี่ยวใต้น้ำในแนวราบแสดงให้เห็นว่าคลื่นส่วนใหญ่ที่ปรากฏขึ้นในบริเวณนี้อาจเกิดมาจากภูเขาใต้น้ำใกล้บริเวณ 8° 50' เหนือ ลองจิจูด 94° 56' ในทะเลอันดามัน นอกจากนี้การเปลี่ยนแปลงความเข้มของเสียงสะท้อนบริเวณใกล้พื้นท้องทะเล ทำให้คาดว่าเกิดการฟุ้งกระจายของตะกอนที่พื้นท้องทะเลมีสาเหตุมาจากคลื่นสั้นชนิดนี้

คำสำคัญ : คลื่นเดี่ยวใต้น้ำ หมู่เกาะสิมิลัน อ่าวทับละมุ ทะเลอันดามัน

*Corresponding author. E-mail: kr_charlie@hotmail.com

Abstract

Observations of internal solitary wave propagating to the western coast of Similan Islands were conducted during the northeast monsoon. Depressing internal solitary waves, whose amplitudes and horizontal velocities up to 65 m and 1.3 ms^{-1} , respectively, were discovered. The internal waves occurred only during spring tides, when the tidal ranges at Thap Lamu bay exceeded 0.8 m, and the probability of their occurrence increased with tidal range. Maximum horizontal current velocities induced by wave propagation were found to be proportional to the wave amplitudes. Directions of such currents suggested that most of the waves be generated from the sills near $8^{\circ} 50' \text{N}$ $94^{\circ} 56' \text{E}$ in the Andaman Sea. These short-period waves were assumed to trigger remobilization of bottom sediments, which was observed by variation of echo intensity near sea bottom.

Keywords : internal solitary wave, Similan islands, Thap Lamu bay, Andaman Sea

คลื่นเดี่ยวใต้น้ำ (internal solitary wave หรือ internal soliton) เป็นคลื่นที่มีลักษณะไม่เชิงเส้น (non-linear wave) มีคุณลักษณะเฉพาะเช่นเดียวกับคลื่นเดี่ยว (solitary wave หรือ soliton) กล่าวคือสามารถคงรูปร่างและความเร็วหลังจากที่ชนกับคลื่นลูกอื่น (Osborne & Burch, 1980) คลื่นเดี่ยวใต้น้ำเกิดขึ้นใตผิวน้ำเมื่อมีการรบกวนบริเวณรอยต่อระหว่างชั้นน้ำเนื่องจากความแตกต่างของความหนาแน่นของน้ำในแนวตั้ง บริเวณทะเลชายฝั่งหรือมหาสมุทร เชื่อกันว่าการรบกวนรอยต่อระหว่างชั้นน้ำเกิดจากการแสน้ำเนื่องจากน้ำขึ้นน้ำลงปะทะสิ่งกีดขวางใต้น้ำ เช่น แนวโซดหินใต้น้ำ (sill) ภูเขาใต้น้ำ (seamount) (Inall et al., 2001; Hyder et al., 2005; Susanto et al., 2005; Quaresma et al., 2007) ซึ่งมักเกิดขึ้นในบริเวณที่มีการแบ่งชั้นของน้ำเป็น 2 ชั้นเนื่องจากความหนาแน่น ทำให้เกิดคลื่นเดี่ยวใต้น้ำเคลื่อนที่ไปตามรอยต่อที่แบ่งระหว่างชั้นน้ำหรือ pycnocline ซึ่งเป็นชั้นที่กั้นระหว่างน้ำ 2 ชั้น (Susanto et al., 2005) นอกจากนั้นคลื่นเดี่ยวใต้น้ำยังมีพฤติกรรมที่แตกต่างกับน้ำขึ้นน้ำลงใต้น้ำ (internal tide) ซึ่งเป็นคลื่นใต้น้ำ (internal wave) อีกชนิดหนึ่ง กล่าวคือคลื่นเดี่ยวใต้น้ำมีแอมพลิจูดสูง (ตั้งแต่ไม่กี่เมตรไปจนถึงหลายสิบลเมตร) และมีความยาวคลื่นสูง (ตั้งแต่ 100 เมตรไปจนถึงมากกว่า 1,000 เมตร) และมีระยะเวลาการเกิด (duration) สั้น (ประมาณ 10 นาที) แตกต่างจากน้ำขึ้นน้ำลงใต้น้ำซึ่งมักจะมีแอมพลิจูดต่ำกว่า และมีความยาวซึ่งอยู่ช่วงคาบของน้ำขึ้น น้ำลง (Yanagi, 1999)

การเคลื่อนที่ของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำในมหาสมุทรมันเป็นกระบวนการสำคัญหนึ่งในการถ่ายเทพลังงานและโมเมนตัมในมหาสมุทร และเป็นที่เกรงกันว่าปรากฏการณ์ของคลื่นชนิดนี้ในขณะปฏิบัติงานชุดเจาะน้ำมันหรือก๊าซธรรมชาติในทะเลอาจทำให้เกิดอันตรายได้ เนื่องจากคลื่นชนิดนี้จะเหนี่ยวนำให้เกิดกระแสในแนวราบซึ่งมีความเร็วสูงทำให้ท่อชุดเจาะน้ำมันหรือก๊าซธรรมชาติแตกได้ (Osborne & Burch, 1980; Hyder et al., 2005) อีกทั้งคลื่นชนิดนี้ยังอาจส่งผลกระทบต่อพฤติกรรมของสัตว์ทะเลบางชนิด (Osborne & Burch, 1980) นอกจากนั้นกระแสเนื่องจากคลื่นดังกล่าวยังปะปนกับกระแสที่แท้จริงส่งผลกระทบต่อการศึกษาการวิเคราะห์ข้อมูลกระแสจากการตรวจวัดอีกด้วย

คลื่นเดี่ยวใต้น้ำถูกตรวจพบครั้งแรกในทะเลอันดามันโดย Osborne & Burch (1980) จากการสำรวจภาคสนามในบริเวณที่ห่างจากตอนเหนือสุดของเกาะสุมาตราทางทิศตะวันตกเฉียงเหนือประมาณ 200 กิโลเมตรโดยตรวจพบกลุ่มคลื่นเดี่ยวใต้น้ำเคลื่อนที่ไปทางทิศตะวันออกเข้าสู่ชายฝั่ง คลื่นเดี่ยวใต้น้ำแต่ละลูกมีระยะเวลาการเกิดประมาณ 10 นาทีโดยที่เส้นไอโซเทิร์ม (isotherm) ถูกกดลง (depression) สูงสุดเท่ากับ 60 เมตร ซึ่งคลื่นเดี่ยวใต้น้ำแต่ละกลุ่มประกอบด้วยคลื่นจำนวน 5-6 ลูก ปรากฏขึ้นโดยเฉลี่ยทุกๆ 12 ชั่วโมง 26 นาที ตามวัฏจักรน้ำขึ้นน้ำลงชนิดน้ำคู่ และคลื่นในกลุ่มมีการจัดเรียงตัวตามแอมพลิจูดโดยเรียงจากมากไปน้อย นอกจากนั้นจากการวิเคราะห์ภาพถ่ายเรดาร์ในทะเลอันดามันโดย Alper et al. (1997) ทำให้คาดการณ์ได้ว่าในทะเลอันดามันนั้นมีแหล่งกำเนิดคลื่นเดี่ยวใต้น้ำอย่างน้อย 3 บริเวณอันได้แก่บริเวณแนวปะการังน้ำตื้นที่ละติจูด $6^{\circ} 10'$ เหนือ ลองติจูด $95^{\circ} 0'$ ตะวันออก บริเวณภูเขาใต้น้ำที่ละติจูด $8^{\circ} 50'$ เหนือ ลองติจูด $94^{\circ} 56'$ ตะวันออก และบริเวณโซดหินน้ำตื้นที่ละติจูด $12^{\circ} 34'$ เหนือ ลองติจูด $94^{\circ} 40'$ ตะวันออก

หมู่เกาะสิมิลันตั้งอยู่ในบริเวณไหล่ทวีปติดชายฝั่งตะวันตกของจังหวัดพังงา โดยเรียงตัวตามแนวทิศเหนือใต้ในทะเลอันดามัน จากข้อมูลการรับรู้จากระยะไกล (remote sensing) พบว่ามีคลื่นเดี่ยวใต้น้ำที่ก่อตัวขึ้นในทะเลอันดามัน และเคลื่อนตัวเข้าสู่แนวชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลัน และมีการคาดการณ์กันว่าคลื่นเดี่ยวใต้น้ำที่เคลื่อนตัวเข้าสู่บริเวณดังกล่าวอาจจะทำให้เกิดการพังกระเจาของตะกอนพื้นท้องน้ำชั้นสุมวลน้ำซึ่งอาจส่งผลกระทบต่อสิ่งมีชีวิตในบริเวณดังกล่าว อย่างไรก็ตามยังไม่เคยมีการศึกษาพฤติกรรมของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำในบริเวณมาก่อน ดังนั้นในการศึกษาค้นครั้งนี้จึงเป็นครั้งแรกที่ทำการตรวจวัดเพื่อศึกษาพฤติกรรมของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำในบริเวณชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลัน

ทฤษฎีคลื่นเดี่ยวใต้น้ำ

พฤติกรรมของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำที่เคลื่อนที่ในมหาสมุทรมันสามารถอธิบายในเชิงคณิตศาสตร์ได้โดยแบบจำลองของของไหลที่แบ่งเป็น 2 ชั้นในมหาสมุทร (Jeans & Sherwin, 2001) แสดงดังสมการที่ (1) ซึ่งตั้งสมมติฐานว่าของไหลไม่มีการหมุน (non-rotating fluid) และความแตกต่างของความหนาแน่นบริเวณรอยต่อระหว่างของไหล 2 ชั้นมีค่าน้อยมากเมื่อเทียบกับความหนาแน่นเฉลี่ยตามความลึก

$$\eta_t + c_0 \eta_x + \alpha \eta \eta_x - \gamma \eta^2 \eta_x + \beta \eta_{xxx} = 0 \quad (1)$$

สมการที่ (1) อยู่ในรูปสมการเชิงอนุพันธ์ โดยที่ตัวห้อยเป็นเครื่องหมายแสดงการหาอนุพันธ์เทียบกับระยะทางในแนวตะวันออก-ตก (x) และเวลา (t) โดยที่ η คือการกระจัด (displacement) ของรอยต่อระหว่างชั้นน้ำ α คือสัมประสิทธิ์ไม่เชิงเส้นกำลังสอง (quadratic non-linear coefficient) γ คือสัมประสิทธิ์ไม่เชิงเส้นกำลังสาม (cubic non-linear coefficient) β คือสัมประสิทธิ์การกระจาย (dispersive coefficient) และ c_0 คือความเร็วของคลื่นใต้น้ำเชิงเส้น (linear internal wave) มีค่าเท่ากับ

$$c_0 = \sqrt{g' h_e} \quad (2)$$

โดยที่ g' คือความเร่งเนื่องจากแรงโน้มถ่วงที่ลดลง (reduced gravity) มีค่าเท่ากับ

$$g' = g \frac{\Delta \rho}{\rho} \quad (3)$$

โดยที่ g คือความเร่งเนื่องจากแรงโน้มถ่วงของโลก ρ คือความหนาแน่นเฉลี่ยตามความลึก $\Delta \rho$ คือความแตกต่างของความหนาแน่นบริเวณรอยต่อระหว่างของไหล 2 ชั้น และ h_e คือความลึกเทียบเท่า (equivalent depth) มีค่าเท่ากับ

$$h_e = \frac{h_1 h_2}{h} \quad (4)$$

โดยที่ h_1 คือความลึกของน้ำชั้นบน, h_2 คือความลึกของน้ำชั้นล่าง และ h คือความลึกของน้ำทั้งหมด

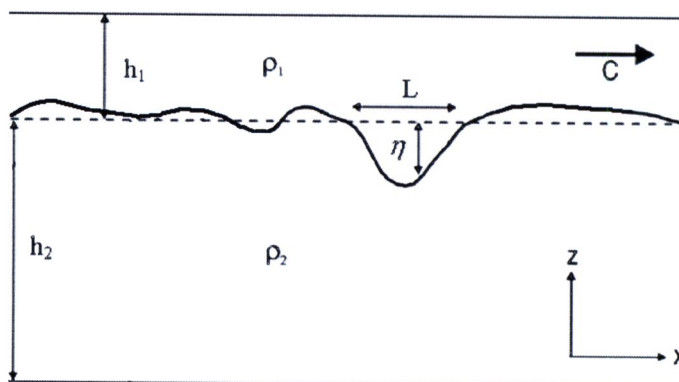
ในกรณีที่มีการกระจัดของคลื่นใต้น้ำมีค่าน้อยมากเมื่อเทียบกับความลึกของน้ำ ($\eta \ll h$) และความลึกของน้ำทั้ง 2 ชั้นไม่เท่ากัน ($h_1 \neq h_2$) ทำให้พจน์ $\gamma \eta^2 \eta_x$ สามารถตัดทิ้งได้ และสมการที่ 1 จะถูกลดรูปเป็นสมการที่ (5) เรียกว่าสมการ Korteweg de Vries (KdV)

$$\eta_t + c_0 \eta_x + \alpha \eta \eta_x + \beta \eta_{xxx} = 0 \quad (5)$$

สมการ KdV ใช้ในการอธิบายพฤติกรรมของคลื่นใต้น้ำขณะเคลื่อนที่เข้าสู่ชายฝั่ง (Osborne & Burch, 1980; Inall et al., 2001; Jeans & Sherwin, 2001; Hyder et al., 2005; Susanto et al., 2005) โดยพจน์ $\alpha \eta \eta_x$ และพจน์ $\beta \eta_{xxx}$ จะต้องสมดุลกัน ซึ่งในความหมายเชิงกายภาพ (physical meaning) หมายถึงแรงยึดติดไม่เชิงเส้น (non-linear cohesive force) และแรงกระจายเชิงเส้น (linear dispersive force) ต้องสมดุลกัน ในของไหล (Osborne & Burch, 1980) จึงจะทำให้คลื่นใต้น้ำสามารถเคลื่อนที่ผ่านตัวกลางไปได้ (ภาพที่ 1) โดยที่สัมประสิทธิ์ไม่เชิงเส้นกำลังสองและสัมประสิทธิ์การกระจายมีค่าเท่ากับ

$$\alpha = -\frac{3c_0}{2} \left(\frac{h_2 - h_1}{h_2 h_1} \right) \quad (6)$$

$$\beta = \frac{c_0 h_1 h_2}{6} \quad (7)$$



ภาพที่ 1 โดอะแกรมคลื่นใต้น้ำ ตัวแปรแต่ละตัวถูกใช้อธิบายตามสมการ KdV

เนื่องจากน้ำในมหาสมุทรชั้นล่างหนากว่าชั้นบน ดังนั้นคำตอบเชิงวิเคราะห์ (analytical solution) ของสมการที่ (5) จะอยู่ในรูป (Gardner et al., 1967; Ostrovsky & Stepanyants, 2005)

$$\eta = -\eta_0 \sec h^2 \left[\frac{(x - ct)}{L} \right] \tag{8}$$

โดยที่ η_0 คือแอมพลิจูด (amplitude) ของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำ, c คือความเร็วของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำมีค่าเท่ากับ

$$c = c_0 \left(1 - \frac{\alpha \eta_0}{3 c_0} \right) \tag{9}$$

และ L คือความยาวเฉพาะของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำ (characteristic length) มีค่าเท่ากับ

$$L = \left(- \frac{12 \beta}{\alpha \eta_0} \right)^{\frac{1}{2}} \tag{10}$$

จากการศึกษาโดยอาศัยสมการ KdV ของ Osborne & Burch (1980) พบว่าความเร็วของกระแสน้ำเนื่องจากคลื่นเดี่ยวใต้น้ำในแนวราบในทิศทางตะวันออก-ตกของน้ำชั้นบนและชั้นล่างคือ

$$U_{upper}(x,t) = \frac{c_0 \eta_0}{h_1} \sec h^2 \left[\frac{(x - ct)}{L} \right] \tag{11}$$

$$U_{lower}(x,t) = - \frac{c_0 \eta_0}{h_2} \sec h^2 \left[\frac{(x - ct)}{L} \right] \tag{12}$$

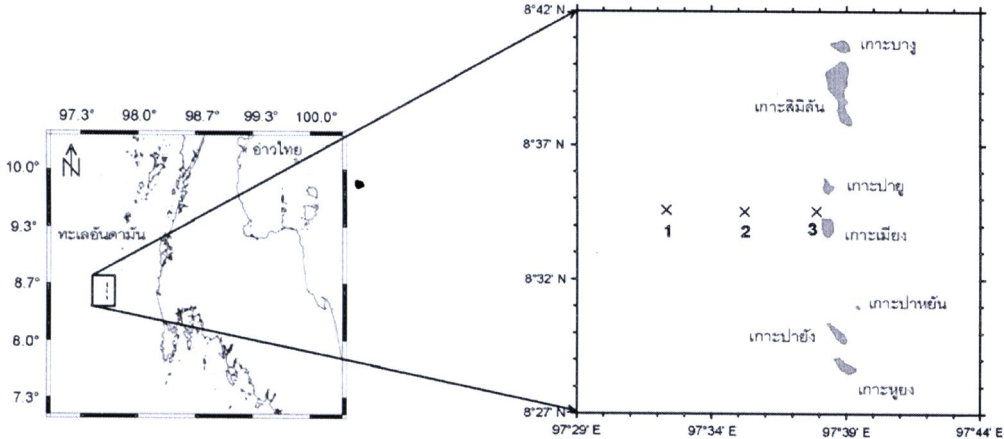
สมการที่ 11 และ 12 สามารถอธิบายได้เฉพาะในบริเวณที่การกระจัดของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำมีค่าน้อยมากเมื่อเทียบกับความลึกของน้ำ ($\eta \ll h$) เท่านั้น ความเร็วกระแสในแนวราบเนื่องจากคลื่นเดี่ยวใต้น้ำจะคงที่ไม่เปลี่ยนแปลงตามความลึก มวลน้ำชั้นบนมีทิศทางเคลื่อนที่เข้าสู่ชายฝั่งซึ่งมีทิศตรงข้ามกับน้ำชั้นล่างโดยที่ชั้น pcynocline ถูกกดลงในกรณีนี้น้ำชั้นล่างหนากว่าน้ำชั้นบน

อย่างไรก็ตามน้ำชั้นบนอาจจะมีความหนากว่าน้ำชั้นล่างได้เมื่อคลื่นเดี่ยวใต้น้ำเคลื่อนที่สู่บริเวณน้ำตื้น โดยที่ชั้น pcynocline ยังคงถูกกดลง (Osborne & Burch, 1980) หรือชั้น pcynocline อาจจะมีลักษณะถูกยกขึ้น (elevation) ได้ในบริเวณที่น้ำชั้นบนหนากว่าน้ำชั้นล่างในบริเวณให้กำเนิดคลื่น (Hyder et al., 2005)

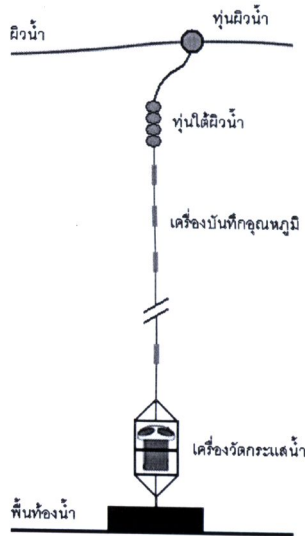
วัสดุอุปกรณ์และวิธีการ

1. การเก็บข้อมูลภาคสนาม

เครื่องวัดกระแสแบบ Acoustic Doppler Current Profilers (ADCPs) รุ่น RDI 150 kHz Broadband และเครื่องบันทึกอุณหภูมิ (temperature recorder) ถูกติดตั้งที่สถานีตรวจวัดที่ 1 2 และ 3 (ภาพที่ 2) ในวันที่ 18 กุมภาพันธ์ พ.ศ. 2550 ถึงวันที่ 1 มีนาคม พ.ศ. 2550 โดยสถานีตรวจวัดทั้ง 3 จุดมีความลึกจากพื้นท้องน้ำเท่ากับ 148 82 และ 45 เมตรตามลำดับ เครื่องวัดกระแสถูกติดตั้งที่ใกล้พื้นท้องน้ำโดยผูกติดกับเครื่องบันทึกอุณหภูมิ หุ่นใต้ผิวน้ำและหุ่นผิวน้ำ (ภาพที่ 3) ส่วนระดับความลึกจากพื้นท้องน้ำที่ติดตั้งเครื่องบันทึกอุณหภูมิแสดงดังตารางที่ 1 เครื่องวัดกระแสและเครื่องบันทึกอุณหภูมิถูกตั้งค่าให้วัดและบันทึกข้อมูลความเร็วกระแสและอุณหภูมิทุกๆ 5 นาที โดยเครื่องวัดกระแสถูกตั้งค่าให้วัดและบันทึกข้อมูลที่ระดับความลึกแรกจากพื้นท้องน้ำเท่ากับ 132 77 และ 42 เมตรที่สถานีตรวจวัด 1 2 และ 3 ตามลำดับ โดยระยะห่างในแต่ละระดับความลึกที่เครื่องวัดกระแสวัดและบันทึกข้อมูลเท่ากับ 82 และ 2 เมตรที่สถานีตรวจวัด 1 2 และ 3 ตามลำดับ และทำการวัดโปรไฟล์ (profile) อุณหภูมิและความเค็มโดยใช้เครื่องบันทึกความนำไฟฟ้า-อุณหภูมิ-ความลึก (Conductivity-Temperature-Depth recorder) ที่ใกล้สถานีตรวจวัดที่ 1 ในวันที่ 24 กุมภาพันธ์ พ.ศ. 2550 เวลา 16.30 น.



ภาพที่ 2 หมู่เกาะลิบลิ้น ภาพทางแสดงสถานีตรวจวัด



ภาพที่ 3 ลักษณะการติดตั้งเครื่องวัดกระแสน้ำและเครื่องบันทึกอุณหภูมิตื้นน้ำที่สถานีตรวจวัด

ตารางที่ 1 ระดับความลึกที่ติดตั้งเครื่องบันทึกอุณหภูมิตื้นน้ำ

สถานีตรวจวัด	ความลึกจากพื้นท้องน้ำที่ติดตั้งเครื่องบันทึกอุณหภูมิตื้นน้ำ (เมตร)
1	15 25 35 45 55 65 75 85 95 105 115 125 135 143
2	27 37 47 57 67 77
3	20 30 40

2. การวิเคราะห์ข้อมูล

การปรากฏขึ้นของคลื่นเดี่ยวได้นำวิเคราะห์จากข้อมูลความเร็วกระแสน้ำในแนวทิศตะวันออก-ตกซึ่งมีหลักเกณฑ์คือ มวลน้ำในแนวตั้งแบ่งเป็น 2 ชั้นโดยที่มวลน้ำชั้นบนมีทิศทางการเคลื่อนที่ในทิศตะวันออกและมวลน้ำชั้นล่างมีทิศทางการเคลื่อนที่ในทิศตะวันตก ระยะเวลาการเกิดของคลื่นสังเกตจากระยะเวลาที่มวลน้ำในแนวตั้งแบ่งเป็น 2 ชั้น ในขณะเดียวกันแอมพลิจูดของคลื่นเดี่ยวได้นำวัดได้จากการกระจัดของเส้นไอโซเทิร์มเส้นที่เกิดกระจัดมากที่สุด โดยข้อมูลความเร็วกระแสน้ำและอุณหภูมิที่นำมาวิเคราะห์นั้นเป็นข้อมูลระหว่างวันที่ 18 กุมภาพันธ์ พ.ศ. 2550 เวลา 20.00 น. ถึง 1 มีนาคม พ.ศ. 2550 เวลา 6.00 น.

ความสัมพันธ์ระหว่างความเร็วกระแสน้ำสูงสุดในแนวราบเนื่องจากคลื่นเดี่ยวได้นำกับแอมพลิจูดของคลื่นวิเคราะห์โดยใช้วิธีกำลังสองน้อยที่สุด (least square method) เพื่อหลีกเลี่ยงความคลาดเคลื่อนที่จะเกิดขึ้นจึงนำข้อมูลกระแสน้ำที่ความลึก

132 เมตรมาเป็นตัวแทนของข้อมูลกระแสน้ำในแนวราบเนื่องจากคาดว่ากระแสน้ำที่ใกล้พื้นท้องน้ำได้รับอิทธิพลจากกระแสน้ำเนื่องจากลม (wind-induced current) และความหนาแน่น (density-induced current) น้อยที่สุด

ทิศทางการวางตัวระหว่างแหล่งกำเนิดคลื่นเดี่ยวได้นำกับสถานีตรวจวัดสังเกตจากความเร็วกระแสน้ำในแนวราบของน้ำชั้นล่างเนื่องจากคลื่น เนื่องจากทิศทางการเคลื่อนที่ของน้ำชั้นล่างมีทิศตรงข้ามกับทิศทางการเคลื่อนที่ของคลื่น (สมการที่ 12) และเพื่อที่จะหลีกเลี่ยงความคลาดเคลื่อนที่จะเกิดขึ้นจึงนำข้อมูลกระแสน้ำที่ความลึก 132 เมตรมาเป็นตัวแทนของข้อมูลกระแสน้ำในแนวราบเนื่องจากคลื่นของน้ำชั้นล่าง

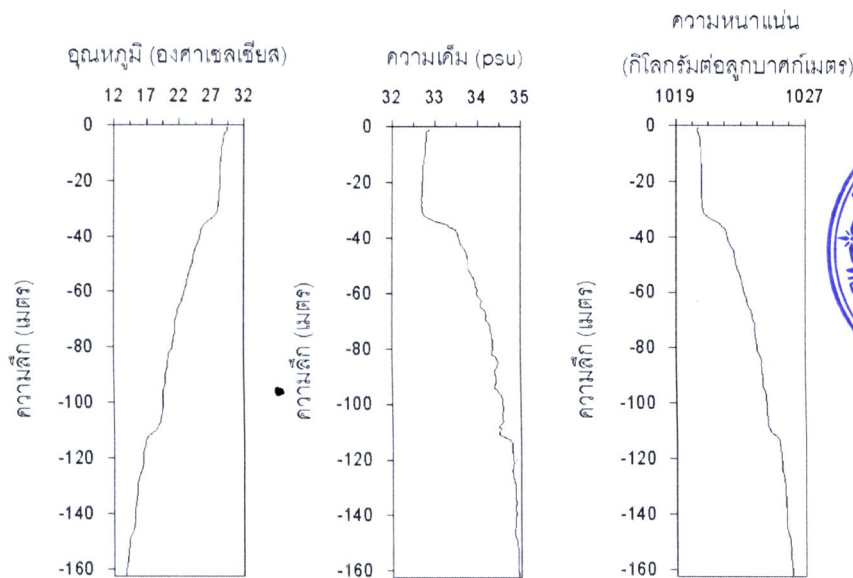
ผลกระทบของคลื่นเดี่ยวได้นำต่อการฟุ้งกระจายของตะกอนจากพื้นท้องน้ำขึ้นมาสู่มวลน้ำสังเกตจากการเปลี่ยนแปลงของโปรไฟล์ความเข้มของเสียงสะท้อนในขณะที่คลื่นปรากฏ

คำนวณความน่าจะเป็นในการปรากฏขึ้นของคลื่นเดี่ยวได้น้ำในแต่ละช่วงของพิสัยของน้ำขึ้นน้ำลง โดยพิสัยของน้ำขึ้นน้ำลงนั้นนำมาจากข้อมูลระดับน้ำทำนายของสถานีอ่าวทับละมุ จังหวัดพังงา จากกรมอุทกศาสตร์ กองทัพเรือที่ละติจูด 8° 34' 26" เหนือ ลองจิจูด 98° 13' 29" ตะวันออก ซึ่งเป็นสถานที่อยู่ใกล้สถานีตรวจวัดคลื่นมากที่สุด

ผลการทดลองและวิจารณ์ผล

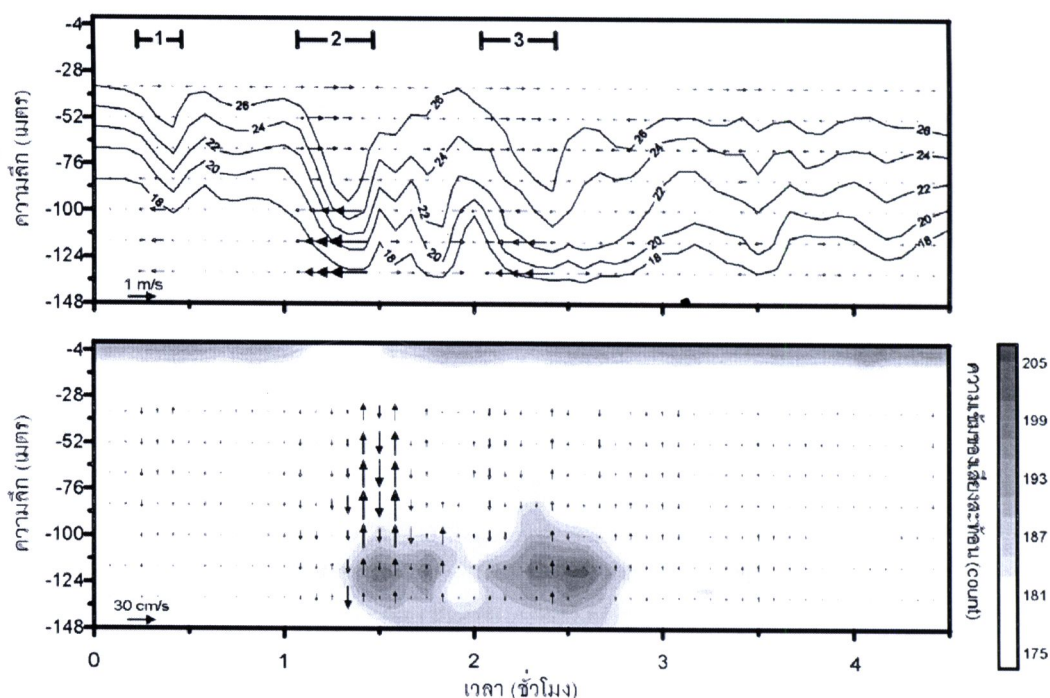
จากการวิเคราะห์ข้อมูลกระแสน้ำพบว่ามีความถี่คลื่นเดี่ยวได้น้ำปรากฏขึ้นที่สถานีตรวจวัดที่ 1 เพียงสถานีเดียว เป็นไปได้ว่าคลื่นเกิดการแตกตัวไปก่อนที่จะเคลื่อนที่เข้าสู่สถานีตรวจวัดที่ 2 โดยที่โพرفิล์อุณหภูมิ ความเค็ม และความหนาแน่นบริเวณใกล้สถานีตรวจวัดที่ 1 แสดงดังภาพที่ 4 คลื่นที่ตรวจพบที่สถานีตรวจวัดที่ 1 เป็นคลื่นเดี่ยวได้น้ำชนิดตกลง (ภาพที่ 5ก) สังเกตได้จากเส้นไอโซเทิร์มถูกกดลง เส้นไอโซเทิร์มที่ 24 องศาเซลเซียสถูกกดลงมากที่สุด คลื่นที่ปรากฏแต่ละครั้งมีจำนวน 1-5 ลูก คลื่นที่ปรากฏตลอดช่วงการตรวจวัดมีจำนวนทั้งหมด 39 ลูก มีแอมพลิจูดอยู่ในช่วง 17-65 เมตร ระยะเวลาการเกิด 5-15 นาที ซึ่งการปรากฏของคลื่นเดี่ยวได้น้ำชนิดตกลงในบริเวณนี้สอดคล้องกับการวิเคราะห์ภาพถ่ายดาวเทียมของ Alper et al. (1997) ที่แสดงให้เห็นว่าเมื่อคลื่นเดี่ยวได้น้ำเคลื่อนที่จากทะเลอันดามันเข้าสู่โหลทวีป คลื่นยังคงรักษาสภาพเดิมของการเป็นคลื่นชนิดตกลง นอกจากนั้นคลื่นยังเหนี่ยวนำให้เกิดกระแสในแนวราบเนื่องจากคลื่นดังกล่าวทำให้น้ำแบ่งเป็น 2 ชั้น กระแสในแนว

ทิศตะวันออก-ตกของน้ำชั้นบนมีทิศทางไหลเข้าสู่ชายฝั่งโหลสวนทางกับกระแสในแนวทิศตะวันออก-ตกของน้ำชั้นล่างซึ่งมีทิศทางไหลออกจากชายฝั่ง โดยที่ความเร็วกระแสในแนวราบของน้ำทั้ง 2 ชั้นไม่คงที่ตามความลึก อีกทั้งจากภาพที่ 5ก จะเห็นได้ว่าคลื่นลูกที่ 2 และ 3 มีกระแสในแนวนอนมากกว่ากระแสในชั้นล่าง โดยปกติแล้วกระแสเนื่องจากคลื่นในทะเลอันดามันนั้น น้ำชั้นบนจะบางกว่ากระแสในชั้นล่าง (Osborne & Burch, 1980; Hyder et al., 2005) เนื่องจากการแบ่งชั้นน้ำเนื่องจากความหนาแน่นในแนวตั้งในทะเลอันดามันนั้น น้ำชั้นบนบางกว่าน้ำชั้นล่าง คลื่นที่เกิดขึ้นจึงมีกระแสในแนวนอนบางกว่ากระแสในชั้นล่าง จากผลดังกล่าวทำให้คาดการณ์ได้ว่าเมื่อคลื่นดังกล่าวเคลื่อนที่อยู่ในเขตน้ำลึกนั้นกระแสในชั้นล่างมีความหนาแน่นกว่ากระแสน้ำชั้นบน จากนั้นเมื่อคลื่นเคลื่อนที่เข้าสู่โหลทวีปที่มีความลึกลดลง ความลึกที่ลดลงทำให้ความหนาแน่นของน้ำชั้นล่างลดลงตามไปด้วย เป็นผลให้น้ำชั้นบนหนาแน่นกว่าน้ำชั้นล่าง ซึ่งสอดคล้องกับการอภิปรายผลการศึกษาเชิงทฤษฎีของ Osborne & Burch (1980) ซึ่งตลอดการตรวจวัดนั้นมีคลื่นจำนวนเพียง 7 ลูกเท่านั้นที่น้ำชั้นบนมีบางกว่าน้ำชั้นล่าง นอกจากนี้ยังพบว่าคลื่นชนิดนี้เหนี่ยวนำให้เกิดกระแสในแนวตั้ง มีกระแสในโหลลงและไหลขึ้นตามลำดับ (ภาพที่ 5ข) โดยมีความเร็วกระแสในแนวตั้งมีค่าต่ำมากเมื่อเทียบกับความเร็วกระแสในแนวราบ อย่างไรก็ตามคลื่นทุกลูกในบริเวณนี้ไม่ได้เหนี่ยวนำให้เกิดกระแสในแนวตั้งเสมอไป อาจเป็นผลจากอันตรกิริยาระหว่างคลื่นกับพื้นท้องน้ำในบริเวณโหลทวีป



ภาพที่ 4 โพرفิล์อุณหภูมิ (ซ้าย) ความเค็ม (กลาง) และความหนาแน่น (ขวา) ในวันที่ 24 กุมภาพันธ์ พ.ศ. 2550 เวลา 16.30 น. ที่ใกล้สถานีตรวจวัดที่ 1





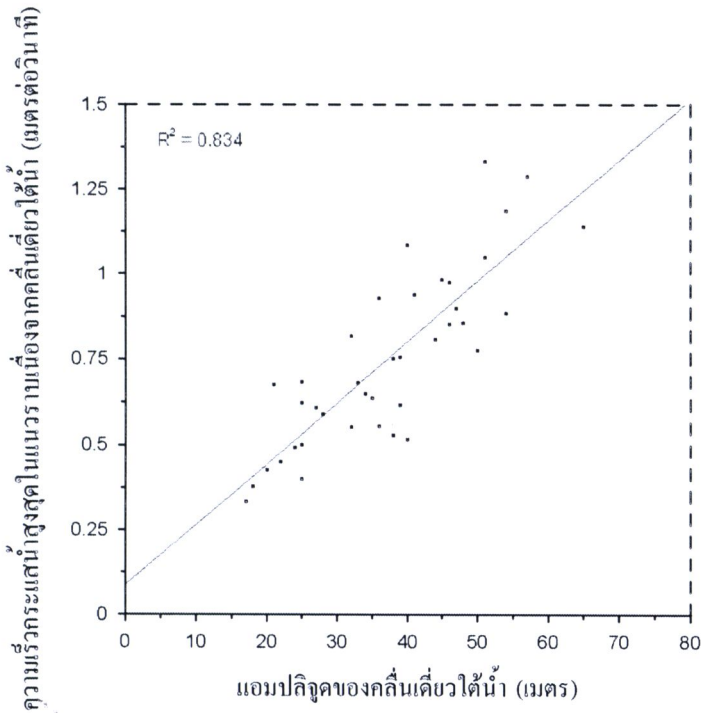
ภาพที่ 5 ก) (บน) คอนทัวร์ของความเร็วกระแสน้ำในทิศตะวันออก-ตก (เมตรต่อวินาที) ในวันที่ 19 กุมภาพันธ์ พ.ศ. 2550 เวลา 0.00 น. ถึง 4.30 น. ที่สถานีตรวจวัดที่ 1
 ข) (ล่าง) คอนทัวร์ของความเข้มเสียงสะท้อน (count) ลูกศรแสดงเวกเตอร์ความเร็วกระแสน้ำในแนวตั้ง (เซนติเมตรต่อวินาที) ในวันที่ 19 กุมภาพันธ์ พ.ศ. 2550 เวลา 0.00 น. ถึง 4.30 น. ที่สถานีตรวจวัดที่ 1

ความสัมพันธ์ระหว่างความเร็วกระแสน้ำสูงสุดในแนวราบเนื่องจากคลื่นเดี่ยวได้นำแปรผันตรงกับแอมพลิจูดของคลื่นเดี่ยวได้นำ (ภาพที่ 6) โดยที่ค่าสัมประสิทธิ์สหสัมพันธ์เชิงเส้น (R^2) มีค่าเท่ากับ 0.834 การที่ไม่ได้คำนึงคุณลักษณะของชั้นน้ำที่แตกต่างกันของคลื่นแต่ลูกอาจทำให้เกิดความคลาดเคลื่อนขึ้น อย่างไรก็ตามในอนาคตควรมีการเก็บข้อมูลในจำนวนที่มากขึ้นในบริเวณที่คลื่นเคลื่อนที่มาจากแหล่งกำเนิดคลื่นเพียงแหล่งเดียวและนำมาวิเคราะห์เพื่อให้สามารถอธิบายความสัมพันธ์ระหว่างปัจจัยดังกล่าวให้สมบูรณ์ยิ่งขึ้น

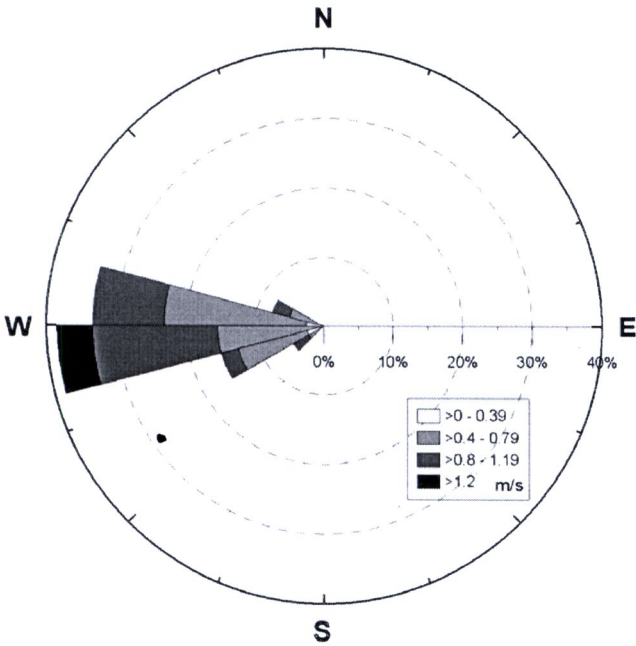
การแจกแจงความถี่ของกระแสน้ำในแนวราบเนื่องจากคลื่นเดี่ยวได้นำ (soliton current pulses distribution frequency) ของน้ำชั้นล่าง (ภาพที่ 7) โดยที่กระแสน้ำของน้ำชั้นล่างเนื่องจากคลื่นเดี่ยวได้นำตลอดการตรวจวัดมีทิศทางอยู่ในช่วง 235.8 ถึง 293.9 องศา ซึ่งทิศทางของกระแสน้ำในแนวราบในช่วงดังกล่าวนี้ ทำให้คาดการณ์ได้ว่าคลื่นส่วนใหญ่ที่ปรากฏขึ้นในบริเวณนี้อาจเกิดมาจากภูเขาได้นำใกล้บริเวณ $8^\circ 50'$ เหนือ ลองติจูด $94^\circ 56'$ (Alper et al., 1997) ในทะเลอันดามัน และจะเห็นได้ว่า

ความแตกต่างของทิศทางของกระแสน้ำดังกล่าวนี้มีค่าสูงที่สุดถึง 58.1 องศา อีกทั้งจากการศึกษาของ Osborne & Burch (1980) โดยการตรวจวัดคลื่นชนิดนี้ในทะเลอันดามัน พบว่าคลื่นในกลุ่มมีการจัดเรียงตัวตามแอมพลิจูดโดยเรียงจากมากไปน้อย สอดคล้องกับสมการที่ 9 กล่าวคือคลื่นที่มีแอมพลิจูดสูงกว่าจะเคลื่อนที่ด้วยความเร็วสูงกว่า ดังนั้นจึงเคลื่อนที่นำหน้าคลื่นที่มีแอมพลิจูดต่ำกว่า ดังนั้นถ้าคลื่นเกิดมาจากแหล่งกำเนิดคลื่นเดียวก็ควรจะมีการจัดเรียงตัวตามแอมพลิจูดตามที่ได้กล่าวมา แต่จากการตรวจวัดในบริเวณชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะลันตาพบว่ามีคลื่นที่เคลื่อนที่ผ่านบริเวณนี้แต่ครั้งมีทั้งการจัดเรียงตัวตามแอมพลิจูดทั้งจากมากไปน้อย น้อยไปมาก และไม่มีการจัดเรียงตัวตามแอมพลิจูดอย่างเป็นระเบียบ ดังนั้นคลื่นที่เคลื่อนที่เข้าสู่บริเวณนี้น่าจะเกิดมาจากหลายแหล่งกำเนิดในทะเลอันดามัน นอกจากนี้จากการวิเคราะห์ภาพถ่ายเรดาร์ของ Alper et al. (1997) แสดงให้เห็นว่ามีคลื่นเคลื่อนที่จากบริเวณแนวปะการังน้ำตื้น (shallow reefs) ที่ละติจูด $6^\circ 10'$ เหนือ ลองติจูด 95° ตะวันออกเข้าสู่บริเวณชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะลันตาอีกด้วย จึงคาดการณ์ว่า

คลื่นเดี่ยวได้นำที่เคลื่อนที่เข้าสู่บริเวณชายฝั่งตะวันตกของ 94° 56' และบริเวณแนวปะการังน้ำตื้นที่ละติจูด 6° 10' เหนือ
หมู่เกาะสิมิลันมาจากอย่างน้อย 2 แหล่งกำเนิดคลื่นในทะเล ลองติจูด 95° ตะวันออก
อันดามัน ได้แก่ ภูเขาใต้น้ำใกล้บริเวณ 8° 50' เหนือ ลองติจูด



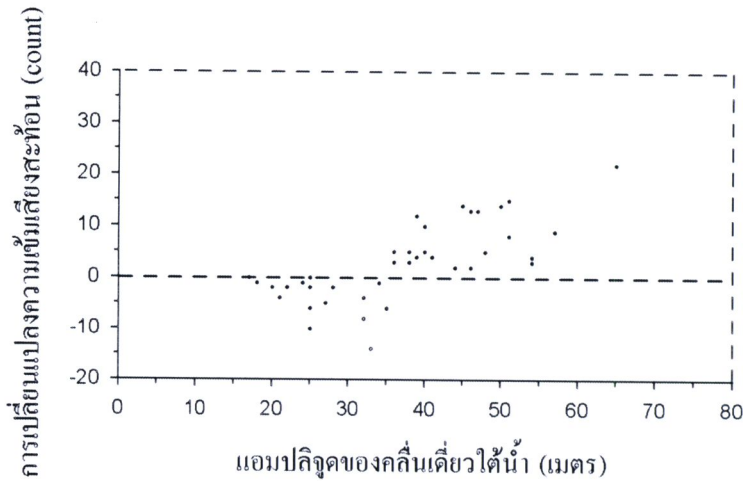
ภาพที่ 6 ความสัมพันธ์ระหว่างความเร็วกระแสน้ำสูงสุดในแนวราบเนื่องจากคลื่นเดี่ยวได้นำกับแอมพลิจูดของคลื่นเดี่ยวได้นำ



ภาพที่ 7 การแจกแจงความถี่ของกระแสน้ำในแนวราบของน้ำชั้นล่างเนื่องจากคลื่นเดี่ยวได้นำ

คลื่นเดี่ยวใต้น้ำบริเวณชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลัน ทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของความเข้มเสียงสะท้อนตามแนวตั้ง ในขณะที่คลื่นปรากฏ (ภาพที่ 5ข) โดยที่คลื่นจำนวน 22 ลูก ทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของความเข้มเสียงสะท้อนบริเวณใกล้พื้นท้องน้ำอย่างฉับพลัน การเพิ่มขึ้นของค่าความเข้มเสียงสะท้อน แสดงถึงจำนวนอนุภาคในมวลน้ำที่เพิ่มมากขึ้น คาดว่าอนุภาค บริเวณใกล้พื้นท้องน้ำที่เพิ่มขึ้นนั้นมาจากตะกอนที่ฟุ้งกระจายขึ้น

มาจากตะกอนที่อยู่บนพื้นท้องน้ำ การฟุ้งกระจายของตะกอน บริเวณพื้นท้องน้ำนั้นน่าจะเกิดจากการเหนียวน้ำของกระแสน้ำ เนื่องจากคลื่นชนิดนี้ที่บริเวณใกล้พื้นท้องน้ำ (Quaresma et al., 2007) นอกจากนั้นยังพบว่าคลื่นเดี่ยวใต้น้ำที่มีแอมพลิจูด 36 เมตร ขึ้นไปจึงทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของความเข้มเสียงสะท้อนบริเวณ ใกล้พื้นท้องน้ำ (ภาพที่ 8) เป็นไปได้ว่าคลื่นที่มีแอมพลิจูด 36 เมตร ขึ้นไปจึงทำให้เกิดการฟุ้งกระจายของตะกอนบริเวณพื้นท้องน้ำ



ภาพที่ 8 การเปลี่ยนแปลงความเข้มเสียงสะท้อนบริเวณใกล้พื้นท้องน้ำที่ตอบสนองต่อคลื่นเดี่ยวใต้น้ำแต่ละลูกที่แอมพลิจูดต่างๆ

ความน่าจะเป็นที่คลื่นเดี่ยวใต้น้ำจะปรากฏขึ้นบริเวณ ชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลัน (ตารางที่ 2) ความน่าจะเป็น ที่คลื่นจะปรากฏขึ้นสูงสุด (100%) ระหว่างน้ำเกิด (spring tide) และไม่มีการปรากฏขึ้นของคลื่นระหว่างน้ำตาย (neap tide)

ความน่าจะเป็นที่คลื่นเดี่ยวใต้น้ำจะปรากฏขึ้นแปรผันตามพิสัย ของน้ำขึ้นน้ำลงสอดคล้องกับผลการศึกษาของ Hyder et. al. (2005) ที่ทำการตรวจวัดคลื่นเดี่ยวใต้น้ำบริเวณทะเลอันดามันเหนือ (ละติจูด 14° 12' เหนือ ลองจิจูด 94° 10' ตะวันออก)

ตารางที่ 2 การปรากฏของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำในพิสัยของน้ำขึ้นน้ำลงแต่ละช่วง

พิสัยของน้ำขึ้นน้ำลง (เมตร)	จำนวนวัฏจักรน้ำขึ้นน้ำลง ที่ปรากฏ (ครั้ง)	จำนวนคลื่นใต้น้ำ ที่ปรากฏ (ครั้ง)	ความน่าจะเป็นที่คลื่นเดี่ยว ใต้น้ำปรากฏ (%)
< 0.8	3	0	0
0.8 - 1.2	4	2	50
1.2 - 1.6	3	2	67
> 1.6	10	10	100

5. สรุป

คลื่นเดี่ยวใต้น้ำที่เคลื่อนที่จากทะเลอันดามันเข้าสู่บริเวณชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลันในฤดูมรสุมตะวันออกเฉียงเหนือเป็นคลื่นเดี่ยวใต้น้ำชนิดกตลงซึ่งคาดว่าคลื่นส่วนใหญ่เกิดขึ้นบริเวณภูเขาใต้น้ำที่ละติจูด $8^{\circ} 50'$ เหนือ ลองจิจูด $94^{\circ} 56'$ ตะวันออก คลื่นที่ตรวจพบมีแอมพลิจูดอยู่ในช่วง 17 ถึง 65 เมตร ระยะเวลาการเกิด 5 ถึง 15 นาที ขนาดของความเร็วกระแสน้ำสูงสุดและต่ำสุดในแนวราบเนื่องจากคลื่นชนิดนี้มีค่าเท่ากับ 1.33 และ 0.20 เมตรต่อวินาทีตามลำดับ นอกจากนี้ยังพบว่าความเร็วกระแสน้ำสูงสุดในแนวราบเนื่องจากคลื่นเดี่ยวใต้น้ำแปรผันตรงกับแอมพลิจูดของคลื่น นอกจากนี้ยังพบการเพิ่มขึ้นของความเข้มเสียงสะท้อนตามแนวตั้งในขณะที่คลื่นปรากฏ ทำให้คาดการณ์ว่าคลื่นเดี่ยวใต้น้ำอาจก่อให้เกิดการฟุ้งกระจายของตะกอนจากพื้นท้องน้ำ

ในการศึกษาพฤติกรรมของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำในบริเวณชายฝั่งตะวันตกของหมู่เกาะสิมิลันในครั้งนี้เป็นการตรวจวัดในช่วงฤดูมรสุมตะวันออกเฉียงเหนือ ฤดูกาลที่เปลี่ยนแปลงอาจส่งผลให้การแบ่งชั้นน้ำเนื่องจากความหนาแน่นในแนวตั้งในทะเลอันดามันเกิดการเปลี่ยนแปลง ซึ่งอาจส่งผลต่อพฤติกรรมของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำเกิดในบริเวณดังกล่าวด้วย ดังนั้นในอนาคตควรทำการตรวจวัดในฤดูมรสุมตะวันตกเฉียงใต้ เพื่อศึกษาพฤติกรรมของคลื่นเดี่ยวใต้น้ำที่อาจจะเปลี่ยนแปลงตามฤดูกาล

กิตติกรรมประกาศ

คณะผู้เขียนขอกราบขอบพระคุณ อาจารย์ ดร. อนุกุล บุรณประทีปรัตน์ ภาควิชาวาริชศาสตร์ คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยบูรพา ที่กรุณาสละเวลาช่วยตรวจแก้ไขต้นฉบับ และให้คำแนะนำที่เป็นประโยชน์และผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร.อานนท์ สนิทวงศ์ ณ อยุธยา ภาควิชาวิทยาศาสตร์ทางทะเล คณะวิทยาศาสตร์ จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย ที่ได้ให้การสนับสนุนการวิจัยในครั้งนี้ งานวิจัยนี้ได้รับทุนอุดหนุนการวิจัยภายใต้โครงการความร่วมมือไทย-เยอรมันระหว่าง National Research Council of Thailand และ Deutsche Forschungsgemeinschaft (NRCT-DFG)

เอกสารอ้างอิง

- Alper, W., Wang-Chen, H., & Hock, L. (1997). Observation of internal waves in the Andaman Sea by ERS SAR. *The third proceeding ERS Symposium on Space at the Service of our Environment in Italy*, 1287-1291.
- Gardner, C.S., Green, J.M., Kruskal, M.D., & Miura, R.M. (1967). Method for solving the Korteweg-deVries equation. *Physics Revolution Letter*, 19, 1095-1097.
- Hyder, P., Jeans, D.R.G., Cauquil, E., & Nerzic, R. (2005). Observation and predictability of internal solitons in the northern Andaman Sea. *Applied Ocean Research*, 27, 1-11.
- Inall, M.E., Shapiro, G.I., & Sherwin, T.J. (2001). Mass transport by non-linear internal waves on the Malin Shelf. *Continental Shelf Research*, 21, 1449-1472.
- Jeans, D.R.G., & Sherwin, T.J. (2001). The variability of strongly non-linear solitary internal waves observed during an upwelling season on Portuguese shelf. *Continental Shelf Research*, 21, 855-1878.
- Osborne, A.R., & Burch, T.L. (1980). Internal solitons in the Andaman Sea. *Science*, 208, 451-460.
- Ostrovsky, L.A., & Stepanyants, Y.A. (2005). Internal solitons in laboratory experiments: Comparison with theoretical models. *Chaos*, 15, 037111-1 - 037111-28.
- Quaresma, L.S., Vitorino, J., Oliveira, A., & Da Silva, J.C. (2007). Evidence of sediment resuspension by nonlinear internal waves on the western Portuguese mid-shelf. *Marine Geology*, 246, 123-143.
- Susanto, R.D., Mitnik, L., & Zheng, Q. 2005. Ocean internal waves observed in the Lombok Strait. *Oceanography*, 18, 80-87.
- Yanagi, T. (1999). *Coastal Oceanography*. Tokyo: Terra Scientific Publishing.

Trophic response of corals to large amplitude internal waves

Cornelia Roder^{1,*}, Laura Fillinger¹, Carin Jantzen¹, Gertraud M. Schmidt²,
Somkiat Khokiattiwong³, Claudio Richter²

¹Leibniz-Center for Tropical Marine Ecology, Fahrenheitstrasse 6, 28359 Bremen, Germany

²Alfred Wegener Institute for Polar- and Marine Research, Am Alten Hafen 26, 27568 Bremerhaven, Germany

³Phuket Marine Biological Center, 51 Sakdidee Road, 83000 Phuket, Thailand

ABSTRACT: The trophic response of the scleractinian coral *Pocillopora meandrina* (Dana, 1846) to large amplitude internal waves (LAIW) was investigated in the Andaman Sea. Corals living on the western sides of the Similan Islands (Thailand) exposed to LAIW showed significantly higher biomass and protein content than sheltered corals on the eastern sides. LAIW-exposed corals were also more heterotrophic, displaying lower $\delta^{13}\text{C}$ ratios in their tissues and higher rates of survival in artificial darkness compared to sheltered counterparts. Heterotrophic nutrition in concert with photosynthesis leads to higher energy reserves in corals from LAIW-exposed reefs, making them more resilient to disturbance. As these differences in trophic status are due to LAIW-enhanced fluxes of organic matter, LAIW may play an important role in supporting coral metabolism and survival in these monsoon beaten reefs.

KEY WORDS: Large amplitude internal waves · Corals · Heterotrophic plasticity · Current regime · *Pocillopora meandrina* · Andaman Sea

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

The trophic response of corals to natural and anthropogenic stressors has been addressed in several studies (Anthony 2000, Palardy et al. 2005, Anthony 2006, Rodrigues & Grottoli 2006, Borell et al. 2008, Palardy et al. 2008). Although most reef corals are functionally mainly photoautotrophic, deriving the bulk of their energy from photosynthesis (Franzisket 1969, Muscatine & Porter 1977), heterotrophy can supply 11 to 46 % of the coral's daily carbon requirements (Houlbrèque & Ferrier-Pagès 2009), and >100 % of daily carbon requirements in bleached corals (Palardy et al. 2008). Corals have been traditionally viewed as planktivores by virtue of their armature of tentacles and stinging nematocysts (Yonge 1930, Lewis & Price 1975). However, their diet comprises a much wider range of food including microphytoplankton (Glynn 1973), nano- and picoplankton (Ferrier-Pagès et al. 1998, Houlbrèque et al. 2004), bacteria (Sorokin 1973, Bak et al.

1998), dissolved organic matter (Sorokin 1973, Grover et al. 2008), detritus and organic matter laden sediments (Anthony 2000).

To detect and quantify the importance of photoauto- vs. heterotrophy in coral metabolism, stable isotopes have been established as a useful indicator (Muscatine et al. 1989, Grottoli 2002, Swart et al. 2005). The $\delta^{13}\text{C}$ ratio of the coral host tissue is the combined result of photosynthetically derived products and nutritional inputs from allochthonous sources (Muscatine et al. 1989). The ratio depends on the fractionation potential of the zooxanthellae, the consequential isotopic signature of their translocates, and the signature of heterotrophic carbon. The $\delta^{13}\text{C}$ ratio in corals is higher when photosynthetic rates are high and the internal carbon pool is depleted (Muscatine et al. 1989). It decreases with decreasing light at increasing depths in response to a decrease in photosynthesis and the increased proportionate heterotrophic uptake of isotopically lighter zooplankton and other oceanic particulate and dis-

*Email: cornelia.roder@zmt-bremen.de

solved organic materials (Muscatine et al. 1989, Grottoli 2002).

Along with photosynthesis, heterotrophy enhances skeletal (Houlbrèque et al. 2003) and tissue growth (Ferrier-Pagès et al. 2003) by building up energy stores including lipids (Anthony 2006, Treignier et al. 2008) and proteins (Ferrier-Pagès et al. 2003, Houlbrèque et al. 2003). Heterotrophy has been shown to support coral photosynthesis (Grottoli 2002, Ferrier-Pagès et al. 2003, Borell et al. 2008) and resilience to stresses such as turbidity (Anthony 2006), warming (Borell et al. 2008) and bleaching (Grottoli et al. 2006, Palardy et al. 2008). Although active feeding does not generally constitute the dominant carbon source for zooxanthellate corals, it may reduce temporary energy deficits (Anthony 2000) so that corals with a high capability to heterotrophically assimilate carbon may be more effective in surviving multiple bleaching events and become dominant in future reefs (Grottoli et al. 2006).

The relative proportion of heterotrophy in coral metabolism may vary markedly between species (Grottoli et al. 2006), and has been documented in several studies. For example, Wellington (1982) observed that the branching coral *Pocillopora damicornis* grew independent of zooplankton supply, and was more markedly affected by shading than the massive coral *Pavona clavus*. Sebens & Johnson (1991) documented higher zooplankton capture rates by *Madracis decactis* with increasing current strength, but not by *Meandrina meandrites*. Rodrigues & Grottoli (2006) showed that the $\delta^{13}\text{C}$ ratios of *Montipora capitata* host tissue decreased when bleached because of increased heterotrophic feeding, while *Porites compressa* did not alter its nutrition. Moreover, Palardy et al. (2008) observed that the feeding response to one disturbance may vary significantly between different coral species.

The importance of heterotrophic feeding in coral metabolism may further vary between environments (Palardy et al. 2005). Decreasing light and photosynthesis (Muscatine et al. 1989, Palardy et al. 2008) have been shown to increase coral feeding in deep (Ferrier-Pagès et al. 1998, Palardy et al. 2005) and turbid environments (Anthony 2000, Anthony 2006). Coral feeding was also shown to be stimulated by high concentrations of dissolved organic matter (Houlbrèque et al. 2004) and zooplankton prey (Ferrier-Pagès et al. 1998, Ferrier-Pagès et al. 2003), and to be influenced by prey behavior (Palardy et al. 2005), coral feeding effort (Palardy et al. 2005, Palardy et al. 2008) and water currents (Sebens et al. 1998).

Internal waves are ubiquitous in the ocean (Jackson 2004) and propagate along the density interface (pycnocline) between warm surface and cold, nutrient-rich deep waters. Until now, these subsurface waves are poorly investigated as a source of ambient variability

in coastal currents, turbidity and plankton (Pineda 1991, Leichter et al. 1996) and their potential effect on the trophic state of corals is virtually unexplored. The Andaman Sea features nonlinear internal waves of extraordinary amplitude, displacing the depth of the pycnocline by >80 m (Perry & Schimke 1965, Osborne & Burch 1980). Because these large amplitude internal waves (LAIW) are tidally generated, travel over long distances, and disintegrate into wave trains over shoaling bottoms (Vlasenko & Stashchuk 2007), reefs located in the swash area of LAIW are potentially subjected to frequent disturbances of the physico-chemical environment. So far, it is not known if and to what extent turbulent boluses generated by shoaling LAIW (Vlasenko & Stashchuk 2007) that advect cold, nutrient-rich waters upslope affect the trophic state of corals in LAIW environments.

Here, we combine observational data on the biomass, protein and stable isotope content of LAIW-exposed and -sheltered corals with *in situ* light-exclusion and transplantation experiments. The goal is to explore the role of LAIW on the trophic state of corals in response to the combined effect of increased currents (Sebens et al. 1998, Nakamura et al. 2003), fluxes of particulate matter (Anthony 2000) and plankton (Wellington 1982, Ferrier-Pagès et al. 1998, Ferrier-Pagès et al. 2003), along with lack of photosynthesis (Rodrigues & Grottoli 2006).

MATERIALS AND METHODS

Study site. The Similan Islands located 60 km off the west coast of Thailand consist of 9 granite islands (Fig. 1). The west sides (W) of the islands feature barren rock and scattered corals, the east sides (E) dense coral reefs (Chansang et al. 1999). The asymmetry in coral distribution corresponds to the western exposure of the islands to the swash zone of breaking LAIW generated near Sumatra and the Andaman-Nicobar islands (Jackson 2004, Vlasenko & Alpers 2005). Upslope propagating density intrusions emanate from near the shelf break (Vlasenko & Hutter 2002, Vlasenko & Stashchuk 2007) and are evident as frequent temperature drops and overall lower mean temperatures on the LAIW-exposed W sides (LAIW+) of the islands compared to the sheltered E sides (LAIW-) (G. M. Schmidt et al. unpubl.).

Coral sampling and experimental design. The scleractinian coral *Pocillopora meandrina* (Dana, 1846), which is a common species on both LAIW+ and LAIW- reefs of the Similan Islands (G. M. Schmidt et al. unpubl.), was chosen as the model organism for the study.

Coral fragments: To detect differences between sides (LAIW+ vs. LAIW-) and within sides of the differ-

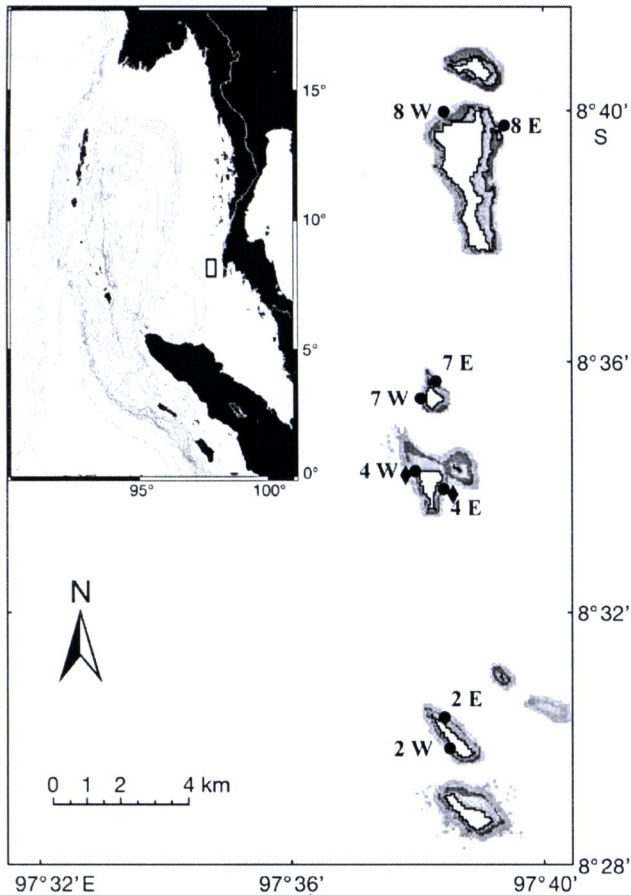


Fig. 1. The Similan Islands in the Andaman Sea off the coast of Thailand. Experimental sites (●) on the W (LAIW+) and E (LAIW-) of Island #4 (Koh Miang Island) are also locations of water and near-reef plankton sampling. (◆) Off-reef plankton sampling sites (on Island #4). Samples used for the multi-dimensional analysis were collected at all indicated reefs (2W, 2E, 4W, 4E, 7W, 7E, 8W, 8E). LAIW+/LAIW-: exposed/not exposed to large amplitude internal waves

ent islands (#2, 4, 7 and 8), fragments of *Pocillopora meandrina* (one per colony) were collected randomly (1 to 12 fragments per site). Collection was done at depths between 5 and 25 m from various LAIW+ (18 fragments) and LAIW- (21 fragments) reefs of the Similan Islands (Fig. 1) between 20 February and 24 March 2008. Fragments were placed in Ziploc bags (10 × 15 cm, max. 4 ml residual water) and transported to the laboratory for immediate processing.

Light-exclusion experiment: The light-exclusion experiment (Fig. 2A) was conducted from 20 February to 24 March 2008. On each side of Koh Miang (Similan Island #4), 3 donor colonies of *Pocillopora meandrina* were collected at a depth of 20 m. From each colony, 21 fragments were clipped off and attached to 2 rails (control and experimental rail) made out of plastic wire by clamping the base of the fragment into cut out holes

of the rail. Because branch spacing has an impact on flow patterns within the coral colony and, hence, on feeding capacity (Sebens et al. 1997), only single undivided branches were used in the experiment. Fragment-bearing rails were moored to a PVC frame and left on the reef to recover for 1 mo. At the onset of the experiment, triplicate start fragments (one per donor colony) were collected and the rails (each now bearing 10 fragments) placed in perspex flow pipes. A 3 × 2 stack of these flow pipes (Fig. 2A) was mounted on a rack equipped with a current vane. The vane allowed the setup to rotate freely around an iron rod anchored into the sediment (20 m depth), so that the upstream openings of the tubes (50 cm length, 10 cm diameter) were always facing into the current, ~1 m above the bottom. The drag of the chamber setup itself, as measured in repeat runs ($n = 6$) with fluorescent dye, was not found to have a significant effect on water velocity, reducing the ambient water flow by <5%. The upper row of translucent tubes held the control fragments (photosynthesis possible: PS+), while the lower row of tubes were shaded off with opaque foil (PS-), so that light levels near the fragments (measured with the light meter of a Diving-PAM) were below the compensation light intensity for photosynthesis ($<5 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Sampling always took place before noon. Triplicate samples from controls and light-deprived fragments (1 fragment per tube) were collected at 6, 8, 10, 12, 14, 16, 20, 24, 28 and 32 d (LAIW-) or 33 d (LAIW+) after the onset of the experiments. Live fragments were placed into 10 × 15 cm Ziploc bags (max. 4 ml supernatant), transported to the laboratory and immediately processed. Dead fragments were recorded.

Transplantation experiment: Within the same time-frame (20 February to 24 March 2008), a cross-transplantation experiment (Fig. 2B) was conducted to detect changes in coral tissue composition due to transplantation. On each W (LAIW+) and E (LAIW-) Koh Miang reef, 3 additional donor colonies of *Pocillopora meandrina* were sampled. Sampling and fragment cultivation was identical to the light-exclusion experiment (but one fragment less on each rail). At experimental onset, triplicate start fragments (one per donor colony) were collected and the experimental rails (now each bearing 9 fragments) cross-transplanted between the W (LAIW+) and E (LAIW-) reefs. Rails transplanted from LAIW- to LAIW+ were subsequently exposed to higher flows of plankton, while rails transplanted in the opposite direction experienced lower food supplies compared to origin conditions. Control and cross-transplanted fragments were left anchored next to each other in the reef (20 m depth). Triplicate samples of control (Feed+) and feed-altered (transplanted from LAIW- to LAIW+: Feed ++; transplanted from LAIW+

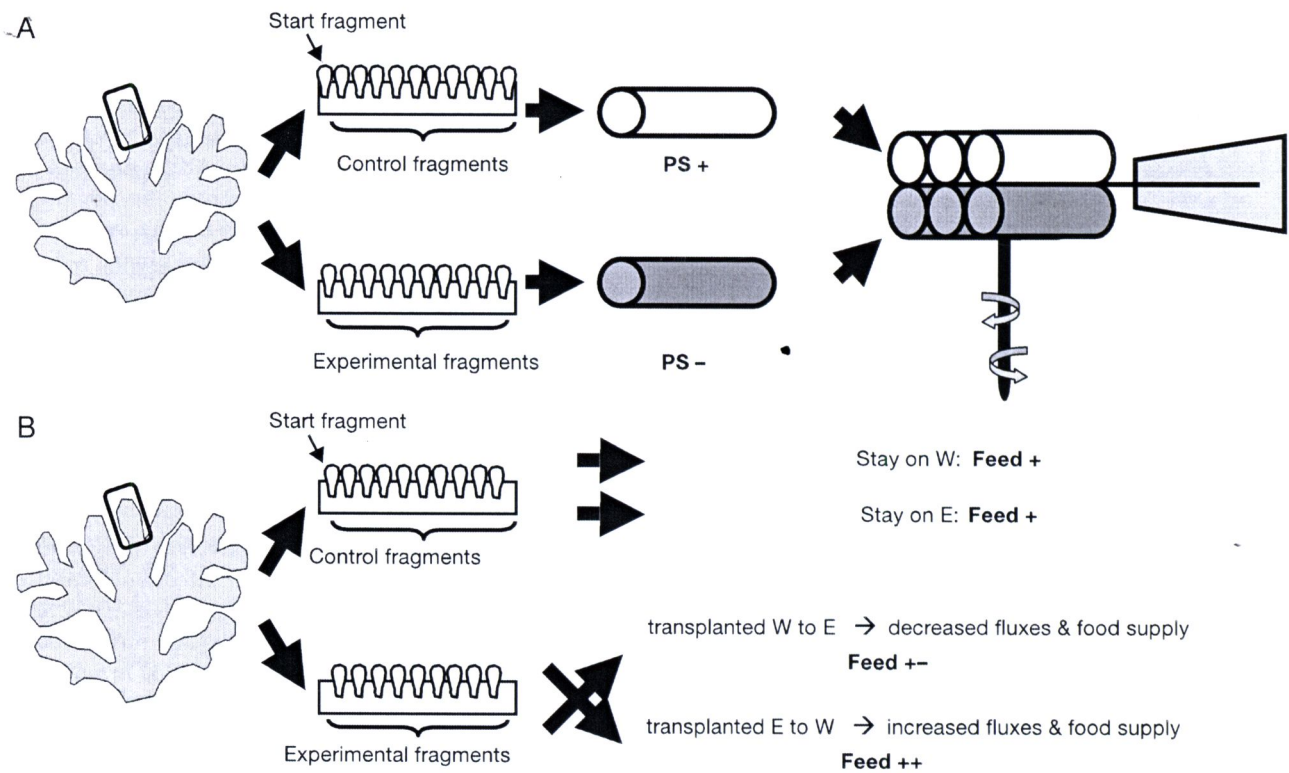


Fig. 2. Schematic representation of the experimental designs. (A) Light-exclusion experiment: 3 donor colonies per island side, each colony providing 21 fragments (1 start, 10 control and 10 light-deprived fragments); 1 chamber setup on each island side (W: LAIW+ and E: LAIW-) PS+/PS-: photosynthesis possible/not possible. (B) Transplantation experiment: 3 donor colonies per island side, each colony providing 20 fragments (1 start, 9 control and 9 transplanted fragments)

to LAIW-: Feed +-) fragments were then collected at 2, 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32 d (LAIW+) and 3, 5, 9, 13, 17, 21, 25, 29, 33 d (LAIW-) after the onset of the experiments. Collected fragments were placed into 10 × 15 cm Ziploc bags (max. 4 ml supernatant), transported to the laboratory and immediately processed.

Coral processing. For each fragment, the full set of parameters described below was analyzed. Coral tissue was removed from the skeleton using an airbrush and filtered seawater. After homogenization of the slurry, 6 ml aliquots were retained for zooxanthellae density counts and protein analysis, and 5 ml aliquots were GF/F (Whatman) filtered under 200 mm Hg vacuum (Millipore vacuum pump) and frozen for chlorophyll analysis.

Zooxanthellae densities: The total symbiont cell numbers were determined under a microscope (Leitz, 260× magnification) using a haemocytometer (Fuchs-Rosenthal). Concentrations were calculated on an areal basis as the mean of 6 replicate counts after correction for the homogenate volume and surface area of the coral fragment.

Chlorophyll a analysis: Chlorophyll was extracted by adding 90% acetone (~5 ml) to the thawed chloro-

phyll samples (Strickland & Parsons 1972); after cautious shaking, samples were incubated for 24 h at 4°C for chlorophyll extraction and centrifuged at high speed (10 000 × g, 30 s) to remove all particles in suspension before measurement (Szmant & Gassman 1990, Gardella & Edmunds 1999, Fitt et al. 2000). Chl a concentrations were determined spectrophotometrically (Shimadzu UV 1700, 1 nm slit) at 750 and 664 nm (Lorenzen 1967).

Protein content: Total protein content was determined based on Lowry et al. (1951) using a protein assay (DC Protein Assay Kit, Bio-Rad) and bovine serum albumin standards. Protein concentrations were measured spectrophotometrically (Shimadzu UV 1700, 1 nm slit) at 750 nm.

In the remaining slurry, zooxanthellae and host tissue were separated by centrifugation, and the host tissue was loaded (Millipore vacuum pump, ~100 mm Hg) on pre-combusted and pre-weighed GF/F (Whatman) filters and dried before further elemental and isotopic analyses (see below) (Muscantine et al. 1989, Grotoli et al. 2004, Swart et al. 2005). Fragment surface area was calculated using Simple Geometry (determining the geometric form that best resembles the

shape of the fragment and calculating its surface with respect to the geometric formula) to the nearest 0.05 mm and an approximation factor for *Pocillopora* as proposed by Naumann et al. (2009).

Total suspended matter, particulate and dissolved organic carbon. In the course of the experiment, during fragment collection and when possible once again in the afternoon, water samples (LAIW+: $n = 19$; LAIW-: $n = 24$) were taken close to the experimental setup by divers for subsequent analyses of total suspended matter (TSM), total particulate organic carbon (TPOC), and dissolved organic carbon (DOC). On several occasions, sampling occurred during LAIW passage, shortly before or after. Therefore, the temperature at the time of sampling was recorded (TidbiT v2, Onset, 1 min resolution and accuracy of $<0.2^{\circ}\text{C}$). Water samples were taken with 1 l PE bottles, transported to the lab, filtered (Millipore vacuum pump, 200 mm Hg) on pre-combusted and pre-weighed GF/F (Whatman), dried for elemental analyses (see below) and weighed on a microbalance (Mettler, AT21 Comparator, 1 μg accuracy). Aliquots of the filtrates were transferred into pre-combusted glass vials and acidified with phosphoric acid (20%) to a pH of 2 before sealing and storage on ice. DOC concentrations were determined with a DOC/DIC analyzer (Rosemount DC-190) using a 10-point calibration with TOC standards (ULTRA Scientific).

Plankton. Plankton sampling was carried out only during the day. Concomitant with each fragment sampling, near-reef zooplankton was collected by SCUBA push net tows (0.25 m diameter steel frame with a 55 μm mesh and 1 m sleeve), swimming along a 40 m swath along the 20 m isobath at 0.5 to 1 m above the bottom. Mean temperature during sampling was recorded (TidbiT v2, Onset, 1 min resolution and accuracy of $<0.2^{\circ}\text{C}$) to determine LAIW impact at the time of sampling. Samples were transferred to the laboratory where they were separated into different size classes (55, 100, 150, 200 and 300 μm) over a fractionation tower. The different size classes were collected (Millipore vacuum pump, 200 mm Hg) on pre-combusted and pre-weighed GF/F (Whatman) filters and dried for 12 h at 40°C . The dry mass of the plankton was determined gravimetrically using a microbalance (Mettler, AT21 Comparator, 1 μg accuracy). Clogging was not a problem at the low volumes (8 m^3) fished. Filtered volume was calculated using the swimming distance and the cross-sectional area of the net opening, assuming 100% filtration efficiency (Smith et al. 1968).

Pump-sampled off-reef zooplankton was collected from a boat anchored at 35 m depth in front of the LAIW+ and LAIW- face of Koh Miang (Fig. 1), with the intake hose being located in mid-water 15 m above the

bottom and equipped with a temperature logger (TidbiT v2, Onset, 1 min resolution and accuracy of $<0.2^{\circ}\text{C}$). Sampling was conducted by boat at 15 min intervals for 4 h, simultaneously on both island sides in the afternoon of the 11th, 17th, 21st and 25th of March 2008. Water was pumped through a plastic tube (6 cm diameter, 245 l min^{-1}) and filtered for 5 min through a 50 μm plankton net. Samples were divided in half using a Folsom-splitter; one subsample was preserved in formalin (5%) for taxonomic identification (data presented elsewhere), the other was filtered (Millipore vacuum pump, 200 mm Hg) on pre-combusted and pre-weighed GF/F (Whatman) filters. The latter subsample was dried (12 h at 40°C) for mass determination (Mettler microbalance, AT21 Comparator, 1 μg accuracy) prior to elemental analysis. The pumped volume was determined by assessing the number of seconds it took to fill an 8 l container (3 trials each) to be able to relate plankton values to volume.

Visual inspection of the samples showed no detectable damage to the plankton using either of the sampling procedures.

Elemental and isotopic analyses of coral tissue, total suspended matter and plankton. The total carbon and nitrogen contents of the coral tissue, as well as the particulate organic carbon content of the TSM (TPOC) and plankton (POC) were determined using an elemental analyzer (NA2100 Protein) calibrated against an elemental CHNS standard (LECO). Stable carbon isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$) were measured in a gas isotope ratio mass spectrometer (Flash 1112 Analyzer) relative to Pee Dee Belemnite standard. For the organic content of TSM (TPOC) and plankton (POC), the samples were acidified with 0.1 M HCl prior to analyses until all inorganic carbon was removed. Coral samples did not require acidification as tissue was obtained without contamination from skeletal material.

Currents and fluxes. Autonomous upward-looking Acoustic Doppler Current Profilers (ADCP) were deployed during the experiment in the vicinity of the flow chamber setups (RDI Teledyne Workhorse Sentinel, 600 kHz and 300 kHz on the W and E of Koh Miang, respectively) to measure the 3-D current field at 1 m vertical and 1 min temporal resolution (accuracy of 0.3 to 0.5% of the water velocity ± 0.3 to 0.5 cm s^{-1}). Data stored in the flash memory of the instruments were downloaded after the experiment, imported into Matlab (rdradcp.m by R. Pawlowicz, University of British Columbia, <http://www2.ocgy.ubc.ca/~rich/>), and analyzed. Mean daily fluxes of near-reef and off-reef plankton (total and POC), TSM, TPOC and DOC were calculated by multiplying their concentrations with the average daily current speeds during samplings (averaged across 12 h prior to 12 h post sampling time).

Temperature. To record LAIW incidences during the experiment, temperature loggers (TidbiT v2, Onset) were deployed near the experimental setup. Temperature was logged at 1 min temporal resolution (accuracy of $<0.2^{\circ}\text{C}$ over 0 to 50°C) and data downloaded using HOBOWare 2.2.

Statistical analyses. Data sets were tested for normality of distribution and homogeneity of variances using Kolmogorov-Smirnov and Levene's tests, respectively, transformed if necessary and subjected to parametric or nonparametric statistical analyses (below), as appropriate.

To detect spatial differences between island sides and among sides of the different islands based on coral tissue composition (zooxanthellae numbers, chlorophyll content, tissue carbon and nitrogen, protein concentrations and isotopic composition), we performed a 2-factorial permutational MANOVA (PERMANOVA, Anderson et al. 2008) using PRIMER v6 multivariate statistical software (Clarke & Gorley 2006). The PERMANOVA allowed us to test for significant differences based on similarity (using Euclidean distance) between island side and island number (nested in island side). Data were log-transformed prior to analysis to account for differences in unit sizes. As sampling constraints led to an imbalanced data set over depth and sites, depth differences were 'regressed out' by treating depth as a covariate and removing possible depth effects before testing for site differences (Anderson et al. 2008, Mirto et al. 2010); the low and unevenly distributed number of data was then compensated for by running a large number ($n = 9999$) of permutations of the residuals (Gonzalez & Manly 1998, Anderson & Ter Braak 2003). The randomly collected reef fragments and the start fragments of both time series experiments were included in this analysis.

For the time series data gained from fragments that were subjected to the light-exclusion (Day 6 to Day 32/33) and transplantation (Day 2 to Day 32/33) experiments, we developed general linear models to test for the factors 'treatment' (i.e. control, light-deprivation or transplantation; nested within the respective side, fixed), 'colony' (nested within treatment, random) and 'day' (over treatment time, fixed) (Satterthwaite 1946). Prior to model application, the residuals of all time series (i.e. for each parameter and colony) were tested for autocorrelation (Ljung & Box 1978) on as many lags (2 to a max. of 33 d) as possible to ensure the effectual independence of the data, despite repeated samplings of the same colony or rack. Significant differences between treatments and sides were determined using the Fisher LSD post-hoc test.

Differences in mortality during the light-exclusion experiment were tested with a survival analysis. The survivorship functions (Kaplan Meier curves) of the W and E sides were compared using Cox's F -test.

Water and plankton samples as well as fluxes were statistically tested for LAIW-exposure using Student's t -tests. Size distributions of near-reef plankton weight, organic content and isotopic signatures were tested using 1-way ANOVA. Pearson's correlation analyses with temperature were conducted to reveal possible relations between LAIW passage and TSM, TPOC, DOC or plankton concentrations.

LAIW-related W (LAIW+) and E (LAIW-) current differences were analyzed using Student's t -test after Box-Cox transformation of the data. Pearson's correlation analyses between temperature and current velocity, followed by Student's t -tests, were conducted to examine correlations and their statistical significance.

RESULTS

Temperature, currents, plankton, TSM, TPOC and DOC fluxes

The temperature time series showed strong differences between the LAIW+ and LAIW- sides of Koh Miang (Fig. 3A). Although the modal values were similar ($\Delta T < 0.2^{\circ}\text{C}$), the LAIW+ face showed a violent spiking, with temperature drops of up to $>4^{\circ}\text{C}$ occurring at subtidal frequencies indicative of the passage of internal waves. The temperature drops were associated with surges in current velocities (Fig. 3A,B, $p < 0.001$ for LAIW+ and LAIW-), so that the overall mean current velocity was 30 % stronger on the LAIW+ than on the LAIW- side of the island (0.1008 ± 0.0004 vs. $0.0772 \pm 0.0003 \text{ m s}^{-1}$, $p < 0.001$).

The stronger currents resulted in significantly higher ($p < 0.001$ for all) TSM, TPOC, DOC and plankton fluxes (Fig. 4) on the LAIW+ side of the island. The composition of the near-reef plankton was not different between the LAIW+ and LAIW- (Fig. S1) sides, and the concentrations alone (means \pm SEs in Table S1) of both near- or off-reef plankton and POC (Figs. S1 & S2), as well as the TSM, TPOC or DOC (Fig. S3), showed no detectable differences between island sides ($p > 0.05$). Correlations with temperature were not significant for any of the parameters ($p > 0.05$) except for the offshore abundance of plankton individuals (not for off-reef POC), where the correlation was negative ($r^2 = 0.33$; $p < 0.05$) due to 2 sampling events that occurred exactly within LAIW incidents.

Coral tissue

Coral tissue compositions were significantly different between the LAIW-exposed and LAIW-sheltered sides of the Similan Islands, but not among the LAIW+ and

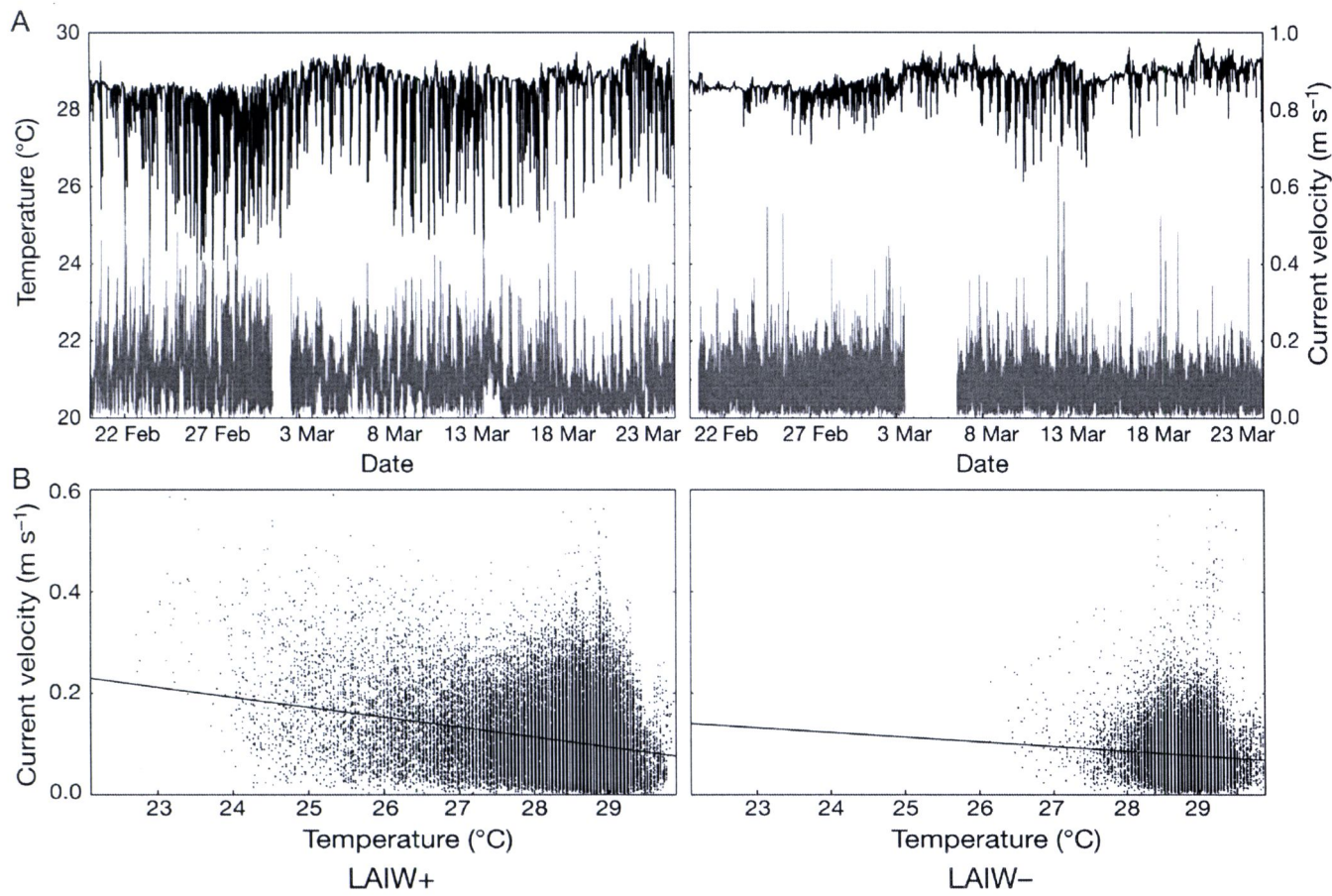


Fig. 3. Temperature and currents on the W (LAIW-exposed, left panels) and E (LAIW-sheltered, right panels) faces of Koh Miang. (A) Time series of temperature (black) and current velocity (gray) over the study period. Blank periods in the current data are due to recovery, cleaning and redeployment of the current meters. (B) Correlations between temperature and current velocity. Correlations are significant for both sides (both $p < 0.001$), but stronger for the W than for the E face ($r^2 = 0.06$ and 0.005 , respectively)

LAIW– faces of the different islands (Table 1), as also illustrated in the multidimensional scaling (MDS) plot that showed overlap within but only little overlap between LAIW+ and LAIW– samples, respectively (Fig. 5).

In both experiments (Figs. 6 & 7), we were unable to detect bias due to repeated samplings from a limited number of donor colonies, i.e. we found no significant differences between the donor colonies and no trend over time (treat \times day), whether in control or in experimental colonies (Tables 2 & 3).

In the light-exclusion experiment (Fig. 6), most tissue parameters were significantly higher for control corals (PS+) from the LAIW+ side of the island, compared to the LAIW– controls (Table 4). Zooxanthellae densities and chlorophyll concentrations were >40 % higher, while tissue carbon, nitrogen and protein concentrations were >20 % higher in LAIW-exposed corals (Fig. 6, Table 5). Only the differences in the carbon isotopic ratio of control host tissues were not significantly different between LAIW+ and LAIW– reefs (Tables 4 & 5). Under artificial darkness, ~80 %

of all zooxanthellae were lost on LAIW+ as well as on LAIW– corals and chl *a* decreased to a third of the original concentration on both sides (Fig. 6, Table 5). Moreover, losses in tissue carbon and nitrogen were

Table 1. Results of the 2-factorial (W vs. E and between Islands #2, 4, 7 and 8) PERMANOVA routine on the tissue composition of *Pocillopora meandrina* collected along the W and E sides of the different islands (nested within respective side) after removal of the covariate effect of depth. Tissue compositions of fragments from different islands do not show significant differences, while differences between the W and E sides are significant (*). df: degrees of freedom; SS: sum of squares; MS: mean square

Source of variance	df	SS	MS	F	p
Covariate: depth	1	0.802	0.8015	1.057	0.351
Side	1	7.878	7.878	3.129	0.032*
Island (side)	6	5.355	0.893	1.254	0.245
Residuals	42	29.9	0.712		
Total	50	43.935			

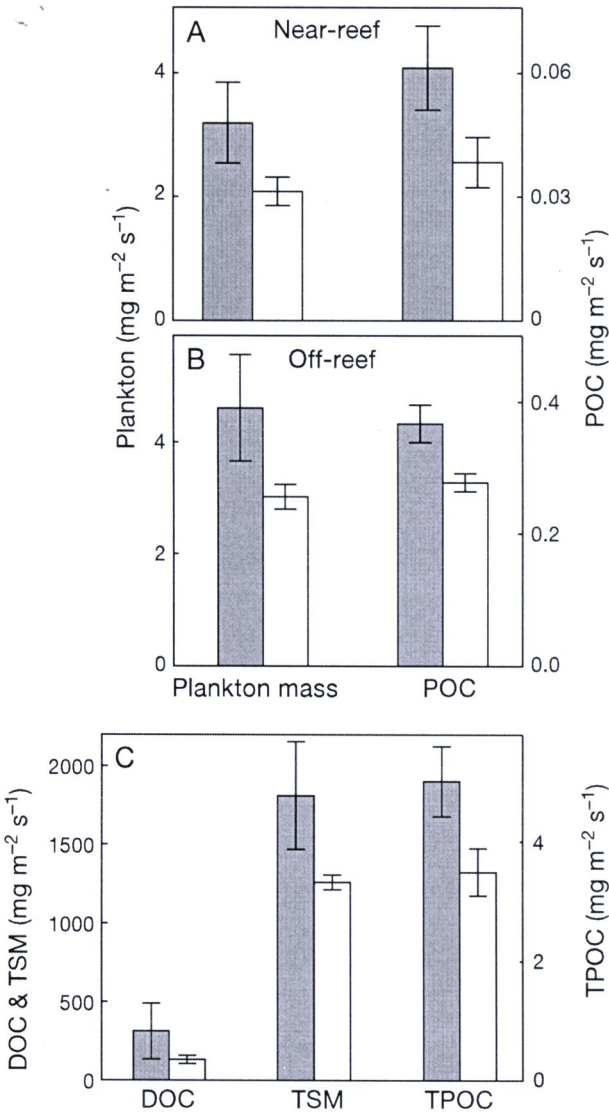


Fig. 4. Daily mean fluxes (±SE) of (A) near-reef plankton and its organic carbon fraction, (B) off-reef plankton and its organic carbon fraction, and (C) reef water dissolved organic carbon (DOC), total suspended matter (TSM) and total particulate organic carbon (TPOC) from LAIW+ (gray) and LAIW- (white) Koh Miang. All LAIW+ and LAIW- samples are significantly different

>40%, while protein content was ~30% lower than in the control fragments in LAIW+ as well as LAIW-reefs (Fig. 6, Table 5). All depletions were significant when comparing controls and light-deprived fragments from both sides (Table 4). Although the protein content decreased on both sides, the decrease was less marked on the LAIW-exposed side, where protein levels of light-deprived fragments remained ~25% higher than their LAIW- counterparts and in the range of the LAIW- control fragments (Tables 4 & 5). During light exclusion (PS -), the LAIW- frag-

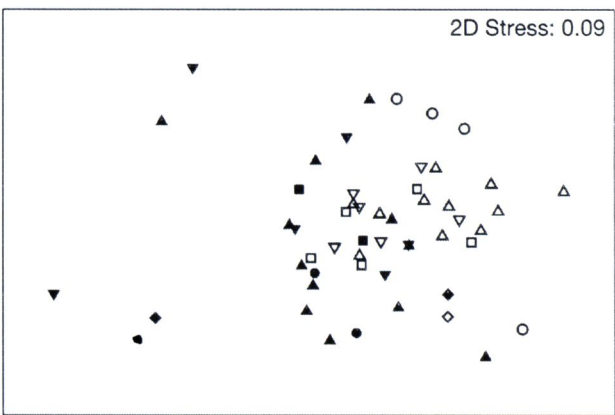


Fig. 5. MDS ordination of fragments from LAIW+ (n = 18 plus 6 start fragments from both experiments) and LAIW- (n = 21 plus 6 start fragments from both experiments) sides of all islands to illustrate the multi-dimensional similarities in coral tissue composition (in terms of zooxanthellae densities, chl a, tissue carbon and nitrogen contents, protein concentrations and isotopic carbon ratios) in a 2-D space. The Euclidean distance between 2 points represents their similarity. (■,□) Island #8; (●,○) Island #7; (▲,△) Island #4; (◆,◇) Island #2; (▼,▽) start fragments from the experimental setups. (◆,▼,▲,■,●) LAIW+ side fragments; (◇,▽,△,□,○) LAIW- side fragments. LAIW: large amplitude internal waves

ments changed their isotopic ratios only little (-0.28 ‰) (Fig. 6, Table 5), while the LAIW+ fragment ratios decreased significantly by -0.75 ‰. Consequently, light-deprived LAIW+ fragments differed significantly from light-deprived LAIW- fragments as well as from control fragments (PS +) from both sides (Fig. 6, Table 4).

LAIW-exposed corals also showed a much higher dark survival than LAIW-sheltered specimens (Fig. 8): all fragments survived well into the third week of the experiment, scarcely exceeding 10% total mortality at the end of the experiment. The LAIW- corals, in contrast, suffered heavy losses of ~40% of all light-deprived fragments. Mortality was already detected after 1 wk of the experiment and continued until total elimination of the fragments after 4 wk. Testing of the cumulative proportion of LAIW+ and LAIW- cases surviving up to the time of fragment collection (Fig. 8) showed that probabilities of survival were significantly higher for LAIW+ corals (p < 0.001).

In the transplantation experiment (Fig. 7), acclimatization to the new environment was rapid and occurred within the first few days after transplantation. All transplanted corals did not differ in tissue composition from control corals of their new environment (Fig. 7, Table 6). However, differences between the transplanted corals and their corresponding control colonies from the same donor colony (control corals from the other island side)

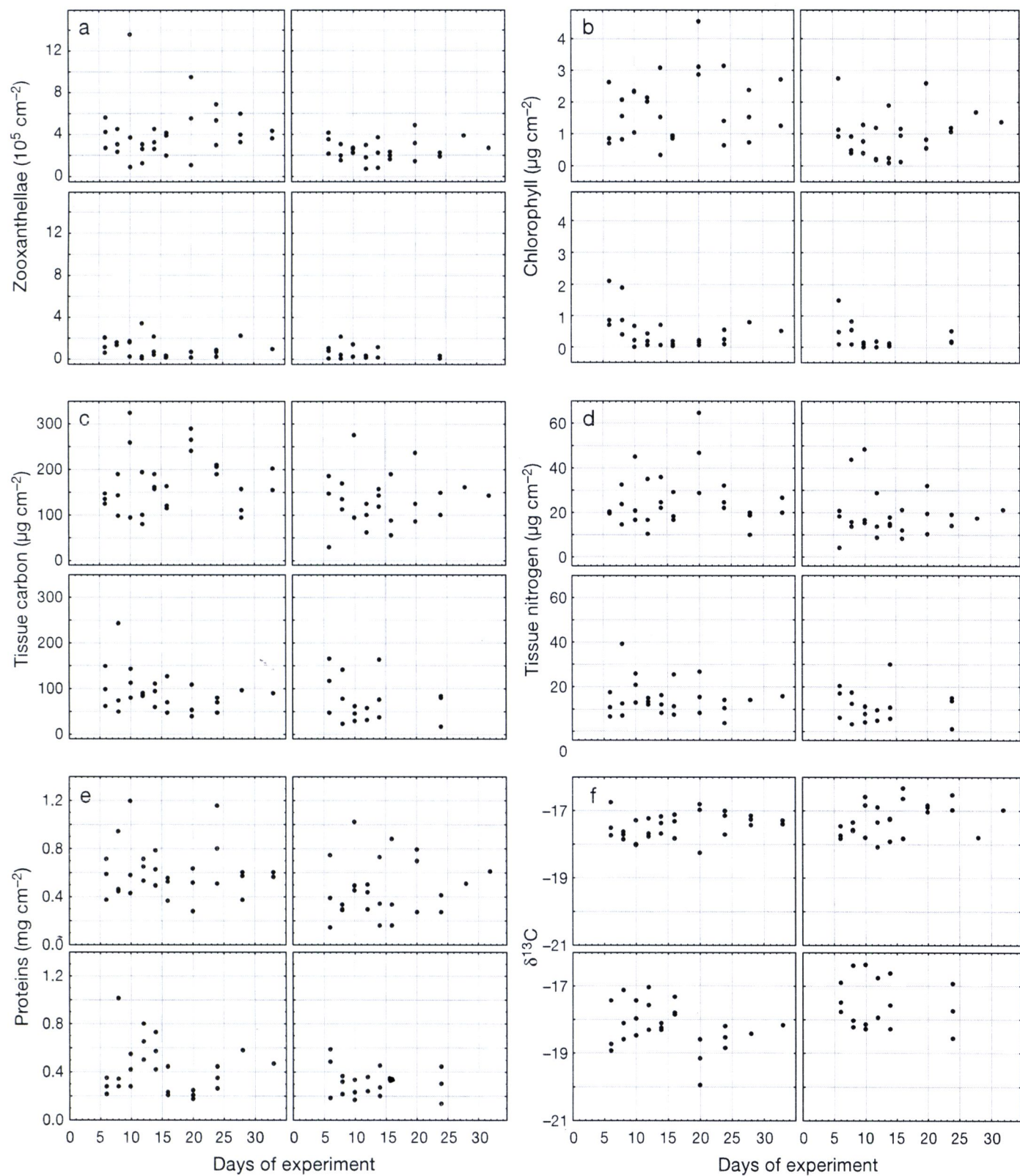


Fig. 6. Time-series of all tissue parameters. (a) Zooxanthellae densities, (b) chl content, (c) tissue carbon content, (d) tissue nitrogen content, (e) protein concentrations and (f) isotopic carbon ratios, measured in controls and light-deprived fragments from the W (LAIW+) and E (LAIW-) over the experimental period. Upper left: PS + (LAIW+); upper right: PS + (LAIW-); lower left: PS - (LAIW+); lower right: PS - (LAIW-). LAIW: large amplitude internal waves

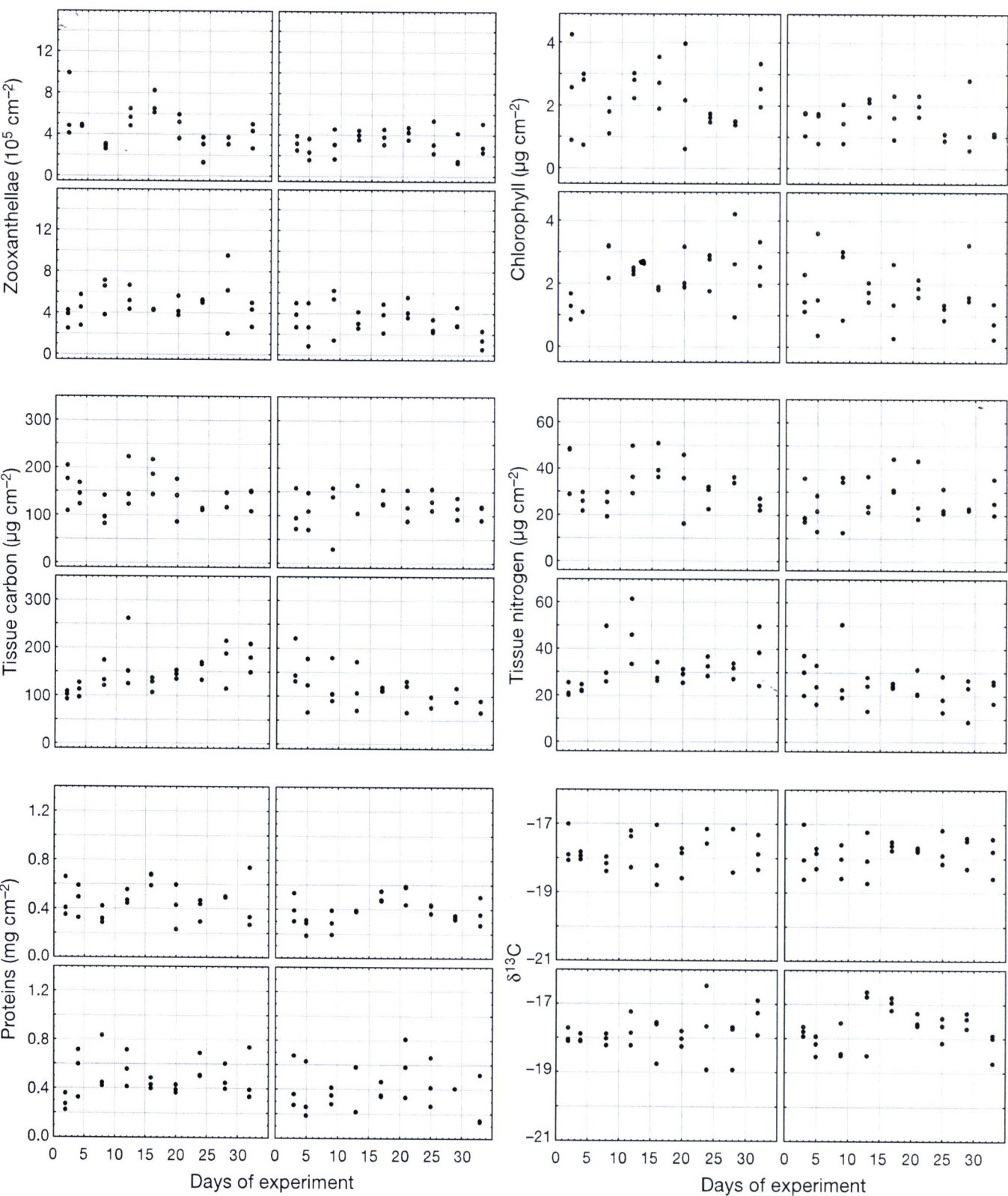


Fig. 7. Time-series of all tissue parameters. (a) Zooxanthellae densities, (b) chlorophyll content, (c) tissue carbon content, (d) tissue nitrogen content, (e) protein concentrations and (f) isotopic carbon ratios, measured in controls and feed-altered fragments from the W (LAIW+) and E (LAIW-) over the experimental period. Upper left: Feed+ (LAIW+); upper right: Feed+ (LAIW-); lower left: Feed++ (transplanted from LAIW- to LAIW+); lower right: Feed+- (transplanted from LAIW+ to LAIW-)

Table 2. Analysis of spatio-temporal variation in tissue parameters in *Pocillopora meandrina* fragments collected in a time series during a light-exclusion experiment. Compared are time series of control and light-deprived fragments exposed (LAIW+) or sheltered (LAIW-) from large amplitude internal waves (LAIW). df: degrees of freedom; MS: mean square; (*) significant p-values; ns: not significant

Source of variance	df	MS	F	p
Zooxanthellae cm⁻²				
Intercept	Fixed	1	7.443 × 10 ¹¹	31.616 *
Treat (Side)	Fixed	2	1.702 × 10 ¹¹	6.618 *
Colony (Treat)	Random	4	1.419 × 10 ¹⁰	0.552 ns
Treat × Day	Fixed	2	1.654 × 10 ¹⁰	0.643 ns
Error		87	2.572 × 10 ¹⁰	
Chl a (µg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	14.865	29.184 *
Treat (Side)	Fixed	2	4.695	8.911 *
Colony (Treat)	Random	4	0.434	0.824 ns
Treat × Day	Fixed	2	0.914	1.735 ns
Error		87	0.527	
Tissue carbon (µg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	261382.101	100.716 *
Treat (Side)	Fixed	2	11151.604	3.911 *
Colony (Treat)	Random	4	1497.650	0.525 ns
Treat × Day	Fixed	2	2853.269	1.001 ns
Error		87	2850.995	
Tissue nitrogen (µg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	5964.492	64.522 *
Treat (Side)	Fixed	2	384.813	4.036 *
Colony (Treat)	Random	4	80.013	0.839 ns
Treat × Day	Fixed	2	7.389	0.078 ns
Error		87	95.337	
Protein (mg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	3.857	95.532 *
Treat (Side)	Fixed	2	0.201	4.605 *
Colony (Treat)	Random	4	0.026	0.602 ns
Treat × Day	Fixed	2	0.008	0.190 ns
Error		87	0.044	
δ¹³C (‰)				
Intercept	Fixed	1	5596.603	18468.703 *
Treat (Side)	Fixed	2	2.189	7.359 *
Colony (Treat)	Random	4	0.327	1.100 ns
Treat × Day	Fixed	2	1.064	3.577 ns
Error		87	0.297	

and between controls from LAIW+ and LAIW- were obvious. Zooxanthellae densities and chl a concentrations were both ~30 % higher, while tissue carbon and nitrogen contents were ~20 % elevated in LAIW+ corals compared to the significantly lower concentrations in LAIW- corals (Fig. 7, Tables 5 & 6). The corals that were transplanted from the LAIW- to the feed-enriched LAIW+ side (Feed++) ended up being significantly enriched in protein content (Fig. 7, Table 6) compared to the LAIW- controls or the fragments that were transplanted to the LAIW- side (Feed+-). Although the differences between LAIW+ control (Feed+) and LAIW- control (Feed+) or feed-deprived (Feed+-) corals were marginally insignificant (Table 6), protein content was ~20 % higher in the LAIW+ controls (Fig. 7, Table 5).

Table 3. Analysis of spatio-temporal variation in tissue parameters in *Pocillopora meandrina* fragments collected in a time series during a transplantation experiment. Compared are time series of control fragments that were exposed to (LAIW+) or sheltered from (LAIW-) large amplitude internal waves (LAIW) and of fragments that were transplanted into higher (from LAIW- to LAIW+) or decreased (from LAIW+ to LAIW-) water fluxes, respectively. df: degrees of freedom; MS: mean square; (*) significant p-values; ns: not significant

Source of variance	df	MS	F	p
Zooxanthellae cm⁻²				
Intercept	Fixed	1	5.315 × 10 ¹²	236.297 *
Treat (Side)	Fixed	2	2.540 × 10 ¹¹	10.676 *
Colony (Treat)	Random	4	1.980 × 10 ¹⁰	0.795 ns
Treat × Day	Fixed	2	2.300 × 10 ¹⁰	0.965 ns
Error		97	2.379 × 10 ¹⁰	
Chl a (µg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	100.587	156.618 *
Treat (Side)	Fixed	2	5.619	8.131 *
Colony (Treat)	Random	4	0.503	0.728 ns
Treat × Day	Fixed	2	0.224	0.324 ns
Error		94	0.691	
Tissue carbon (µg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	483775.133	366.965 *
Treat (Side)	Fixed	2	11456.002	7.881 *
Colony (Treat)	Random	4	943.407	0.649 ns
Treat × Day	Fixed	2	78.897	0.054 ns
Error		97	1453.670	
Tissue nitrogen (µg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	23834.669	219.450 *
Treat (Side)	Fixed	2	643.984	7.905 *
Colony (Treat)	Random	4	183.810	2.256 ns
Treat × Day	Fixed	2	9.424	0.116 ns
Error		97	81.461	
Protein (mg cm⁻²)				
Intercept	Fixed	1	4.878	240.621 *
Treat (Side)	Fixed	2	0.090	4.067 *
Colony (Treat)	Random	4	0.015	0.674 ns
Treat × Day	Fixed	2	0.004	0.195 ns
Error		97	0.022	
δ¹³C (‰)				
Intercept	Fixed	1	9132.298	37651.938 *
Treat (Side)	Fixed	2	0.199	0.722 ns
Colony (Treat)	Random	4	0.149	0.541 ns
Treat × Day	Fixed	2	0.259	0.938 ns
Error		95	0.276	

DISCUSSION

Introduction of upwelled subthermocline water into reef communities and the possible effects on water quality (Andrews & Gentien 1982, Leichter et al. 1996, Leichter et al. 2007), biodiversity (Cortés 1997), coral growth (Leichter & Genovese 2006) and feeding (Palardy et al. 2005) have been addressed in previous studies. Here, we compare reefs growing around an island chain that is unilaterally exposed to temperature oscillations more severe and frequent than previously reported in other areas (Leichter et al. 1996, Leichter &

Table 4. Significance levels of Fisher LSD tests for fragments of *Pocillopora meandrina* from the light-exclusion experiment. (O,●) LAIW- side, (□,■) LAIW+ island side colonies. (●,■) Light-deprived (PS-) data sets, (O,□) (control (PS+) sets. *Significant differences

		○ PS +	● PS -	□ PS +
Zooxanthellae cm⁻²				
●	PS -	0.000*		
□	PS +	0.000*	0.000*	
■	PS -	0.001*	0.360	0.000*
Chl a (µg cm⁻²)				
●	PS -	0.004*		
□	PS +	0.000*	0.000*	
■	PS -	0.015*	0.461	0.000*
Tissue carbon (µg cm⁻²)				
●	PS -	0.001*		
□	PS +	0.010*	0.000*	
■	PS -	0.008*	0.309	0.000*
Tissue nitrogen (µg cm⁻²)				
●	PS -	0.016*		
□	PS +	0.016*	0.000*	
■	PS -	0.137	0.262	0.000*
Protein (mg cm⁻²)				
●	PS -	0.026*		
□	PS +	0.013*	0.000*	
■	PS -	0.530	0.088	0.002*
δ¹³C (‰)				
●	PS -	0.113		
□	PS +	0.183	0.657	
■	PS -	0.000*	0.000*	0.000*

Genovese 2006) and among the highest so far observed (Sheppard 2009). Given the proximity of the W (LAIW+) and E (LAIW-) sides of the islands (<200 m), the differences in the physical oceanographic parameters between the 2 island sides are striking. Variability in temperature and currents (this study), and also in oxygen, pH and nutrient concentra-

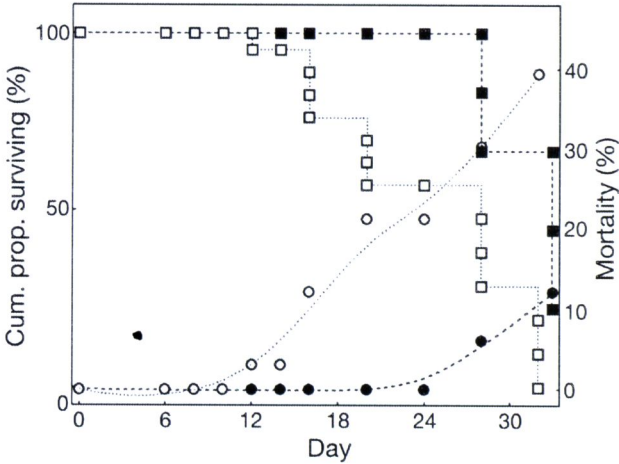


Fig. 8. Survival analysis of *Pocillopora meandrina* in the light-exclusion experiment. Kaplan Meier cumulative proportion survival curves (left y-axis,) of corals from LAIW+ (■) and LAIW- (□) reefs of Koh Miang over the experimental period (x-axis), showing the cumulative proportion of living light-deprived corals per sampling. The right y-axis displays the percent mortality of all light-deprived corals from LAIW+ (●) and LAIW- (○) reefs of Koh Miang over the experimental period. Control corals are not shown

tions (G. M. Schmidt et al. unpubl.) are much more pronounced on LAIW-exposed reefs compared to their sheltered counterparts, resulting in lower mean temperatures, stronger mean current velocities (Fig. 3) and increased input of corrosive, nutrient-rich deep water. We demonstrated that despite the disparities in tissue composition of *Pocillopora meandrina* between LAIW+ and LAIW- reefs, the average amount and stable isotope composition of the plankton and the TSM are similar (see supplement at www.int-res.com/articles/suppl/m412p113_supp.pdf). The TSM, TPOC (near- and off-reef), DOC and near-reef plankton con-

Table 5. *Pocillopora meandrina*. Tissue parameters, means ± SE (n), measured in control (PS+) and light-deprived (PS-) fragments from the W (LAIW+) and the E (LAIW-) during the light-exclusion experiment, and in control (Feed+) and transplanted (from LAIW- to LAIW+: Feed++; from LAIW+ to LAIW-: Feed+-) fragments from the W (LAIW+) and the E (LAIW-) during the transplantation experiment. Missing data are due to mortality (light-exclusion experiment) or sample loss during analysis (transplantation experiment); 1 control fragment (LAIW+) from the transplantation experiment (colony 2, Day 28) was lost

		Zooxanthellae cm ⁻²	Chl a (µg cm ⁻²)	Tissue carbon (µg cm ⁻²)	Tissue nitrogen (µg cm ⁻²)	Protein (mg cm ⁻²)	δ ¹³ C (‰)
Light-exclusion experiment							
LAIW+	PS +	412205 ± 47578 (29)	1.80 ± 0.19 (29)	169.08 ± 11.60 (29)	25.22 ± 2.17 (29)	0.60 ± 0.04 (29)	-17.46 ± 0.07 (29)
	PS -	95454 ± 16679 (26)	0.45 ± 0.10 (26)	90.44 ± 8.24 (26)	14.54 ± 1.51 (26)	0.42 ± 0.04 (26)	-18.21 ± 0.13 (26)
LAIW-	PS +	247178 ± 20270 (25)	0.96 ± 0.14 (25)	130.88 ± 10.97 (25)	18.64 ± 2.03 (25)	0.46 ± 0.05 (25)	-17.26 ± 0.10 (25)
	PS -	49383 ± 14237 (17)	0.29 ± 0.09 (17)	73.38 ± 11.43 (17)	11.10 ± 1.79 (17)		
Transplantation experiment							
LAIW+	Feed +	463338 ± 36475 (26)	2.21 ± 0.19 (26)	141.52 ± 7.41 (26)	32.36 ± 1.93 (26)	0.46 ± 0.03 (26)	-17.85 ± 0.10 (26)
	Feed ++	475997 ± 30455 (27)	2.24 ± 0.16 (25)	145.26 ± 7.69 (27)	31.58 ± 1.92 (27)	0.48 ± 0.03 (27)	-17.89 ± 0.10 (27)
LAIW-	Feed +	330515 ± 22089 (27)	1.51 ± 0.11 (26)	116.89 ± 6.18 (27)	26.19 ± 1.64 (27)	0.39 ± 0.02 (27)	-17.87 ± 0.09 (27)
	Feed +-	328249 ± 28513 (27)	1.62 ± 0.17 (27)	111.94 ± 7.64 (27)	23.89 ± 1.59 (27)	0.39 ± 0.04 (25)	-17.71 ± 0.11 (27)

Table 6. Significance levels of Fisher LSD tests for fragments of *Pocillopora meandrina* from the transplantation experiment. (○,●) Donor colonies from the LAIW- side, (□,■) donor colonies from the LAIW+ side colonies. (●,■) Fragments exposed to LAIW (LAIW+), (○,□) fragments cultivated on the sheltered LAIW- side. *Significant differences

		○ Feed +	□ Feed +-	■ Feed +	
Zooxanthellae cm⁻²					
□	Feed +-	0.958			
■	Feed +	0.002*	0.002*		
●	Feed ++	0.001*	0.001*	0.766	
Chl a (µg cm⁻²)					
□	Feed +-	0.619			
■	Feed +	0.003*	0.011*		
●	Feed ++	0.002*	0.009*	0.908	
Tissue carbon (µg cm⁻²)					
□	Feed +-	0.634			
■	Feed +	0.021*	0.006*		
●	Feed ++	0.007*	0.002*	0.722	
Tissue nitrogen (µg cm⁻²)					
□	Feed +-	0.352			
■	Feed +	0.015*	0.001*		
●	Feed ++	0.031*	0.002*	0.754	
Protein (mg cm⁻²)					
□	Feed +-	0.898			
■	Feed +	0.068	0.096		
●	Feed ++	0.025*	0.038*	0.685	
δ¹³C (‰)					
□	Feed +-	0.283			
■	Feed +	0.887	0.356		
●	Feed ++	0.868	0.216	0.760	

centrations are not dependent on LAIW impact; however, upwelled water seems to be depleted in plankton. The lack of difference in the biological and chemical oceanographic parameters appears at odds with the pronounced differences in the physical oceanographic variables, suggesting that processes other than mixing are involved.

Previous studies showed that internal waves could act as a 'plankton pump' supplying phyto- and zooplankton to benthic communities (Witman et al. 1993, Leichter et al. 1998), thus fuelling growth rates of corals (Leichter & Genovese 2006). In the Andaman Sea, which features a pronounced oxygen minimum zone (OMZ) below the surface mixed layer, the concentration of plankton depends on the depth of the upwelled water. Below the surface mixed layer and the thermocline, the concentrations of phyto- and zooplankton decrease dramatically along with declines in oxygen concentrations (Madhu et al. 2003, Nielsen et al. 2004), leading to lower zooplankton concentrations in cold (<3°C relative to modal temperature) upwelled water. During periods of weak or intermittent upwelling, enrichment and depletion of nutrients due to upwelling/mixing and primary production, respectively, may even out (Kinsey 1988, Cushing 1989). Increased current

strength increases nutrient uptake by corals (Hearn et al. 2001) and fuels zooxanthellae primary production (Szmant 2002), which has further been shown to be highest in cooler water with temperatures of 23 to 26°C (Al-Horani 2005). Strong currents enhance photosynthesis and calcification by altering the thickness of the boundary layer over the coral tissue and increasing gas exchange (Dennison & Barnes 1988). Current-induced turbulence may also mitigate the negative effects of low-oxygen water on coral metabolism (Shashar et al. 1993), where turbulence may be further enhanced by coral tentacle expansion (Patterson 1992) during feeding (Sebens & DeRiemer 1977). Currents are also indispensable for corals (Sebens et al. 1998) since they are passive suspension-feeders whose prey capture potential rises with increasing current strength (Sebens & Johnson 1991). The survival probability of corals exposed to high temperatures (Nakamura & van Woesik 2001), as well as the rates and time of recovery after bleaching are positively influenced by increased water flow (Nakamura et al. 2003).

Low temperature may further affect coral metabolism in various ways. Saxby et al. (2003) observed a decrease in photosynthetic performance in waters <20°C and other studies showed that slowed polyp contraction decreased the feeding activity of corals on zooplankton during upwelling periods (Palardy et al. 2005) and in cold water (Johannes & Tepley 1974).

Moreover, 'corrosive' low-pH water (Feely et al. 2008), which is another LAIW-distinctive feature (Schmidt et al. subm.), is known to alter trophic pathways by diverting energy from energy consuming calcification into somatic growth (Fine & Tchernov 2007).

Because the LAIW-induced unfavorable conditions in terms of temperature, oxygen and pH persist only for some minutes (Fig. 3), it is difficult to assess their potential impact on coral status over days and weeks. It is also difficult to discern antagonistic effects, e.g. negative temperature effects, from possibly positive nutrient effects on coral photosynthesis. Antagonistic effects may also affect coral feeding, where the positive effects of enhanced plankton supply may be offset by possible negative effects of polyp retraction (Johannes & Tepley 1974).

As sampling was limited to daytime hours for logistic reasons, both the nocturnal feeding habit of the corals (Lewis & Price 1975, Muscatine & Porter 1977, Sebens & DeRiemer 1977) and the nocturnal emergence of demersal zooplankton (Porter & Porter 1977, Yahel et al. 2005) may have introduced a bias in our analysis with respect to coral feeding. The potential feeding bias is likely to have been mitigated in our experiment where light-deprived fragments were subjected to constant darkness and feeding was presumed to take place at any time. The plankton bias, on the other

hand, may have affected only the sheltered E Similan reef, given the lack of a coral framework on the LAIW-exposed W side of the island and the observation that the concentration of demersal zooplankton increases with the complexity of the reef substrate (Porter & Porter 1977).

In artificial darkness, LAIW-exposed *Pocillopora meandrina* was able to subsist exclusively by heterotrophy and on energy reserves (Fig. 6). The sharp drop in zooxanthellae numbers and chl *a* concentrations illustrates the capacity of the light-deprived corals to rapidly adapt metabolically to the lack of phototrophy, in contrast to the LAIW-sheltered corals from E Koh Miang that eventually all died (Fig. 8). The concomitant decrease in the surviving corals' tissue carbon, nitrogen and total protein concentrations (Fig. 6) is reminiscent of the declines in tissue carbon (Szmant & Gassman 1990) and lipid concentrations (Grottoli et al. 2004) that have been reported for bleached corals and attributed to the consumption of energy reserves when photosynthetic contribution to coral metabolism was reduced. Moreover, the higher protein concentrations despite eroding differences in tissue biomass between the light-deprived LAIW+ and LAIW- corals indicates a sustained supply of protein-rich plankton food in the LAIW-exposed reef, as heterotrophic carbon has been found to be incorporated into cnidarians mainly as protein (Bachar et al. 2007). This is further corroborated by the stable isotope data showing $\delta^{13}\text{C}$ depletion for light-deprived LAIW-exposed corals only (Fig. 6), which is similar in magnitude to the depletion reported for vigorously feeding *Montipora capitata* during and after bleaching (Rodrigues & Grottoli 2006). Strong water flows not only enhance food supply (Sebens et al. 1998), but also prevent a steady-state boundary layer from forming over the coral surface, hence increasing suspension feeding of particulate and adsorption of dissolved organic material (Helmuth & Sebens 1993), eventually resulting in longer and higher survival during periods of deprived phototrophy compared to LAIW-affected corals.

Acclimatization to LAIW-exposure and -shelter as well as to the accompanying altered food provision was rapid and resulted in increased zooxanthellae numbers, chl *a* content, tissue carbon, nitrogen, and protein when exposed to LAIW, and in their decrease when transplanted out of LAIW impact (Fig. 7). While upward changes in zooxanthellae numbers and chl *a* content might be the combined result of increased nutrient availability (Szmant 2002), currents (Dennison & Barnes 1988, Hearn et al. 2001) and overall lower mean temperatures (Al-Horani 2005), our results suggest that the higher energy reserves are the consequence of heterotrophic nutrition acting in combination with photosynthesis (Borell et al. 2008). Previous

reports of feeding experiments showed that fed corals exhibited higher levels of protein than starved ones (Ferrier-Pagès et al. 2003, Borell et al. 2008) and lipid levels were increased when corals were kept under low light conditions and fed with zooplankton (Treignier et al. 2008). The higher tissue carbon, nitrogen and protein concentrations in our study may thus indicate higher heterotrophic input and larger energy stores in LAIW exposed corals.

Our results show that heterotrophic plasticity and the trophic status of a coral may vary intraspecifically depending on its environment, particularly the water flow (Skirving & Guinotte 2001) and food supply regimes. LAIW-enhanced supplies of food may be crucial for coral resilience to stress and survival during periods of reduced or inactivated photosynthesis, as are known to occur after coral bleaching events (Brown 1997, Hoegh-Guldberg 1999). *Pocillopora meandrina* rapidly adapts to changing environmental conditions, but may only have limited heterotrophic plasticity, as indicated by the lack of change in its isotopic carbon composition in the sheltered LAIW-corals. The potential of plasticity, however, is enhanced when food supply is increased by increasing current strength as shown for the LAIW+ coral fragments. Because other coral genera may be more efficient feeders than *Pocillopora* (Palardy et al. 2005, Palardy et al. 2008), it is likely that different species may acclimatize variously to LAIW influences. In the absence of genetic data, however, we can only speculate on whether such profound differences may reflect adaptation or acclimatization to LAIW.

As LAIW are ubiquitous in the ocean, particularly in tectonically active areas such as South East Asia that feature a rich underwater topography, strong density stratification and tidal currents, LAIW may play an important yet unexplored role in the capacity of corals to adapt to a changing marine environment.

Acknowledgements. This research was carried out as part of the Thai-German bilateral ORCAS (Ocean-Reef Coupling in the Andaman Sea) program and funded by the German Research Foundation (DFG). We thank the Phuket Marine Biological Center (PMBC) and the Similan Island National Park staff for field assistance, T. Funke for technical assistance, and D. Dasbach for laboratory help. Statistical advice was kindly provided by K. R. Clarke and W. Wosniok. We also thank 3 anonymous reviewers for very helpful comments and an extensive revision of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Al-Horani FA (2005) Effects of changing seawater temperature on the photosynthesis and calcification in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*, measured with O_2 , Ca^{2+} and pH microsensors. *Sci Mar* 69:347–354

- Anderson MJ, Ter Braak CJF (2002) Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *J Statist Comput Simulation* 73:85–113
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth
- Andrews JC, Gentien P (1982) Upwelling as a source of nutrients for the Great Barrier Reef ecosystems: a solution to Darwin's question? *Mar Ecol Prog Ser* 8:257–269
- Anthony KR (2000) Enhanced particle-feeding capacity of corals on turbid reefs (Great Barrier Reef, Australia). *Coral Reefs* 19:59–67
- Anthony KRN (2006) Enhanced energy status of corals on coastal, high-turbidity reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 319:111–116
- Bachar A, Achituv Y, Pasternak Z, Dubinsky Z (2007) Autotrophy versus heterotrophy: the origin of carbon determines its fate in a symbiotic sea anemone. *J Exp Mar Biol Ecol* 349:295–298
- Bak R, Joenje M, de Jong I, Lambrechts D, Nieuwland G (1998) Bacterial suspension feeding by coral reef benthic organisms. *Mar Ecol Prog Ser* 175:285–288
- Borell E, Yuliantri A, Bischof K, Richter C (2008) The effect of heterotrophy on photosynthesis and tissue composition of two scleractinian corals under elevated temperature. *J Exp Mar Biol Ecol* 364:116–123
- Brown BE (1997) Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16:S129–S138
- Chansang H, Satapoomin U, Poovachiranon S (1999) Maps of coral reefs in Thai waters, Andaman Sea, Vol 2. Coral Reef Resource Management Project, Department of Fisheries, Bangkok, p 198
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth
- Cortés J (1997) Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs* 16(Suppl):S39–S46
- Cushing DH (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J Plankton Res* 11:1–13
- Dennison WC, Barnes DJ (1988) Effect of water motion on coral photosynthesis and calcification. *J Exp Mar Biol Ecol* 115:67–77
- Feely RA, Sabine CL, Hernandez-Ayon M, Ianson D, Hales B (2008) Evidence for upwelling of corrosive 'acidified' water onto the continental shelf. *Science* 320:1490–1492
- Ferrier-Pagès C, Allemand D, Gattuso J, Jaubert J, Rasoulzadegan F (1998) Microheterotrophy in the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*: effects of light and ciliate density. *Limnol Oceanogr* 43:1639–1648
- Ferrier-Pagès C, Witting J, Tambutté E, Sebens KP (2003) Effect of natural zooplankton feeding on the tissue and skeletal growth of the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs* 22:229–240
- Fine M, Tchernov D (2007) Scleractinian coral species survive and recover from decalcification. *Science* 315:1811
- Fitt WK, McFarland F, Warner M, Chilcoat G (2000) Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnol Oceanogr* 45:677–685
- Franzisket L (1969) Riffkorallen können autotroph leben. *Naturwissenschaften* 56:144
- Gardella DJ, Edmunds PJ (1999) The oxygen microenvironment adjacent to the tissue of the scleractinian *Dichocoenia stokesii* and its effects on symbiont metabolism. *Mar Biol* 135:289–295
- Glynn P (1973) Ecology of a Caribbean coral reef. The Porites reef-flat biotope: Part II. Plankton community with evidence for depletion. *Mar Biol* 22:1–21
- Gonzalez L, Manly BFJ (1998) Analysis of variance by randomization with small data sets. *Environmetrics* 9:537–65
- Grottoli AG (2002) Effect of light and brine shrimp on skeletal $\delta^{13}\text{C}$ in the Hawaiian coral *Porites compressa*: a tank experiment. *Geochim Cosmochim Acta* 66:1955–1967
- Grottoli AG, Rodrigues LJ, Juarez C (2004) Lipids and stable carbon isotopes in two species of Hawaiian corals, *Porites compressa* and *Montipora verrucosa*, following a bleaching event. *Mar Biol* 145:621–631
- Grottoli AG, Rodrigues LJ, Palardy JE (2006) Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature* 440:1186–1189
- Grover R, Maguer J, Allemand D, Ferrier-Pagès C (2008) Uptake of dissolved free amino acids by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J Exp Biol* 211:860–865
- Hearn C, Atkinson M, Falter J (2001) A physical derivation of nutrient-uptake rates in coral reefs: effects of roughness and waves. *Coral Reefs* 20:347–356
- Helmuth B, Sebens KP (1993) The influence of colony morphology and orientation to flow on particle capture by the scleractinian coral *Agaricia agaricites* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol* 165:251–278
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar Freshw Res* 50:839–866
- Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C (2009) Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biol Rev Camb Philos Soc* 84:1–17
- Houlbrèque F, Tambutté E, Ferrier-Pagès C (2003) Effect of zooplankton availability on the rates of photosynthesis, and tissue and skeletal growth in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J Exp Mar Biol Ecol* 296:145–166
- Houlbrèque F, Tambutté E, Richard C, Ferrier-Pagès C (2004) Importance of a micro-diet for scleractinian corals. *Mar Ecol Prog Ser* 282:151–160
- Jackson CR (2004) An atlas of internal solitary-like waves and their properties, 2nd edn. Global Ocean Associates, Rockville, MD, p 560
- Johannes RE, Tepley L (1974) Examination of feeding of the reef coral *Porites lobata* *in situ* using time lapse photography. *Proc 2nd Int Coral Reef Symp* 1:127–131
- Kinsey DW (1988) Coral reef system response to some natural and anthropogenic stresses. *Galaxea* 7:113–128
- Leichter JJ, Shellenbarger G, Genovese SJ, Wing SR (1998) Breaking internal waves on a Florida (USA) coral reef: a plankton pump at work? *Mar Ecol Prog Ser* 166:83–97
- Leichter JJ, Genovese SJ (2006) Intermittent upwelling and subsidized growth of the scleractinian coral *Madracis mirabilis* on the deep fore-reef slope of Discovery Bay, Jamaica. *Mar Ecol Prog Ser* 316:95–103
- Leichter JJ, Wing SR, Miller SL, Denny MW (1996) Pulsed delivery of subthermocline water to Conch Reef (Florida Keys) by internal tidal bores. *Limnol Oceanogr* 41:1490–1501
- Leichter JJ, Paytan A, Wankel S, Hanson K, Miller SL, Altabet MA (2007) Nitrogen and oxygen isotopic signatures of subsurface nitrate seaward of the Florida Keys reef tract. *Limnol Oceanogr* 52:1258–1267
- Lewis JB, Price WS (1975) Feeding mechanisms and feeding strategies of Atlantic reef corals. *J Zool* 276:527–545
- Ljung GM, Box GEP (1978) On a measure of lack of fit in time series models. *Biometrika* 65:297–303
- Lorenzen CJ (1967) Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol Oceanogr* 12:343–346
- Lowry OH, Rosebrough NJ, Farr AL, Randall RJ (1951) Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J Biol Chem* 193:265–275

- Madhu NV, Jyothibabu R, Ramu K, Sunil V, Gopalakrishnan TC, Nair KKC (2003) Vertical distribution of mesozooplankton biomass in relation to oxygen minimum layer in the Andaman Sea. *Indian J Fish* 50:533–538
- Mirto S, Bianchelli S, Gambi C, Krzelj M and others (2010) Fish-farm impact on metazoan meiofauna in the Mediterranean Sea: analysis of regional vs. habitat effects. *Mar Environ Res* 69:38–47
- Muscatine L, Porter JW (1977) Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *Bioscience* 27:454–460
- Muscatine L, Porter JW, Kaplan IR (1989) Resource partitioning by reef corals as determined from stable isotope composition. *Mar Biol* 100:185–193
- Nakamura T, van Woesik R (2001) Water-flow rates and passive diffusion partially explain differential survival of corals during the 1998 bleaching event. *Mar Ecol Prog Ser* 212:301–304
- Nakamura T, Yamasaki H, van Woesik R (2003) Water flow facilitates recovery from bleaching in the coral *Stylophora pistillata*. *Mar Ecol Prog Ser* 256:287–291
- Naumann M, Niggel W, Laforsch C, Glaser C, Wild C (2009) Coral surface area quantification—evaluation of established techniques by comparison with computer tomography. *Coral Reefs* 28:109–117
- Nielsen TG, Bjørnsen PK, Boonruang P, Fryd M and others (2004) Hydrography, bacteria and protist communities across the continental shelf and shelf slope of the Andaman Sea (NE Indian Ocean). *Mar Ecol Prog Ser* 274: 69–86
- Osborne AR, Burch TI (1980) Internal solitons in the Andaman Sea. *Science* 208:451–460
- Palardy JE, Grottoli AG, Matthews KA (2005) Effects of upwelling, depth, morphology and polyp size on feeding in three species of Panamanian corals. *Mar Ecol Prog Ser* 300:79–89
- Palardy JE, Rodrigues LJ, Grottoli AG (2008) The importance of zooplankton to the daily metabolic carbon requirements of healthy and bleached corals at two depths. *J Exp Mar Biol Ecol* 367:180–188
- Patterson MR (1992) A chemical engineering view of cnidarian symbioses. *Am Zool* 32:566–582
- Perry RB, Schimke GR (1965) Large-amplitude internal waves observed off the Northwest coast of Sumatra. *J Geophys Res* 70:2319–2324
- Pineda J (1991) Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253:548–551
- Porter JW, Porter KG (1977) Quantitative sampling of demersal plankton migrating from different coral reef substrates. *Limnol Oceanogr* 22:553–556
- Rodrigues LJ, Grottoli AG (2006) Calcification rate and the stable carbon, oxygen, and nitrogen isotopes in the skeleton, host tissue, and zooxanthellae of bleached and recovering Hawaiian corals. *Geochim Cosmochim Acta* 70: 2781–2789
- Satterthwaite FE (1946) An approximate distribution of estimates of variance components. *Biom Bull* 2:110–114
- Saxby T, Dennison WC, Hoegh-Guldberg O (2003) Photosynthetic response of the coral *Montipora digitata* to cold temperature stress. *Mar Ecol Prog Ser* 248:85–97
- Sebens KP, DeRiemer K (1977) Diel cycles of expansion and contraction in coral reef anthozoans. *Mar Biol* 43:247–256
- Sebens KP, Johnson AS (1991) Effects of water movement on prey capture and distribution of reef corals. *Hydrobiologia* 226:91–101
- Sebens KP, Witting J, Helmuth B (1997) Effects of water flow and branch spacing on particle capture by the reef coral *Madracis mirabilis* (Duchassaing and Michelotti). *J Exp Mar Biol Ecol* 211:1–28
- Sebens KP, Grace SP, Helmuth B, Maney E Jr, Miles J (1998) Water flow and prey capture by three scleractinian corals, *Madracis mirabilis*, *Montastrea cavernosa* and *Porites porites* in a field enclosure. *Mar Biol* 131:347–360
- Shashar N, Cohen Y, Loya Y (1993) Extreme diel fluxes of oxygen in diffusive boundary layers surrounding stony corals. *Biol Bull* 185:455–461
- Sheppard C (2009) Large temperature plunges recorded by data loggers at different depths on an Indian Ocean atoll: comparison with satellite data and relevance to coral refuges. *Coral Reefs* 28:399–403
- Skirving W, Guinotte J (2001) The sea surface temperature story on the Great Barrier Reef during the coral bleaching event of 1998. In: Wolanski E (ed) *Oceanographic processes of coral reefs: physical and biological links in the Great Barrier Reef*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 301–310
- Smith PE, Counts RC, Clutter RI (1968) Changes in filtering efficiency of plankton nets due to clogging under tow. *ICES J Mar Sci* 32:232–248
- Sorokin YI (1973) On the feeding of some scleractinian corals with bacteria and dissolved organic matter. *Limnol Oceanogr* 18:380–385
- Strickland JDH, Parsons TR (1972) *A practical handbook of seawater analysis*, 2nd edn. Fish Res Board Can Bull 167
- Swart PK, Saied A, Lamb K (2005) Temporal and spatial variation in the $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of coral tissue and zooxanthellae in *Montastrea faveolata* collected from the Florida reef tract. *Limnol Oceanogr* 50:1049–1058
- Szmant A (2002) Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* 25:743–766
- Szmant A, Gassman NJ (1990) The effects of prolonged 'bleaching' on the tissue biomass and reproduction of the reef coral *Montastrea annularis*. *Coral Reefs* 8: 217–224
- Treignier C, Grover R, Ferrier-Pagès C, Tolosa I (2008) Effect of light and feeding on the fatty acid and sterol composition of zooxanthellae and host tissue isolated from the scleractinian coral *Turbinaria reniformis*. *Limnol Oceanogr* 53:2702–2710
- Vlasenko V, Alpers W (2005) Generation of secondary internal waves by the interaction of an internal solitary wave with an underwater bank. *J Geophys Res* 110. doi:10.1029/2004JC002467
- Vlasenko V, Hutter K (2002) Numerical experiments on the breaking of solitary internal waves over a slope-shelf topography. *J Phys Oceanogr* 32:1779–1793
- Vlasenko V, Stashchuk N (2007) Three-dimensional shoaling of large-amplitude internal waves. *J Geophys Res* 112. doi:10.1029/2007JC004107
- Wellington GM (1982) An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation. *Oecologia* 52: 311–320
- Witman JD, Leichter JJ, Genovese SJ, Brooks DA (1993) Pulsed phytoplankton supply to the rocky subtidal zone: influence of internal waves. *Proc Natl Acad Sci* 90: 1686–1690
- Yahel R, Yahel G, Genin A (2005) Near-bottom depletion of zooplankton over coral reefs: I: diurnal dynamics and size distribution. *Coral Reefs* 24:75–85
- Yonge CM (1930) *Studies on the physiology of corals. I. Feeding mechanisms and food*. Scientific Reports on the Great Barrier Reef Expedition 1928–29 1:1–57



