บทที่ 1

บทนำ

แนวเหตุผลและทฤษฎีสำคัญ

ปูแสมสกุล *Neoepisesarma* เป็นปูในวงศ์ Grapsidae พบอาศัยอยู่ตามบริเวณป่าชายเลน เป็นปูกลุ่มหนึ่งที่คนไทยนิยมนำมาบริโภคอย่างแพร่หลายนอกเหนือจากปูม้าและปูทะเล โดยนิยมนำมาทำเป็นปูเค็มซึ่งสามารถนำมาใช้ประกอบอาหารได้หลายชนิด เช่น ส้มตำปู และยำปูเค็ม เป็นต้น ส่งผลให้ในปัจจุบันปูแสมกลายเป็นสัตว์เศรษฐกิจที่มีราคาค่อนข้างแพงและมีความต้องการภายในประเทศสูง จึงเป็นที่ดึงดูดความสนใจของชาวประมง ทำให้อาชีพจับปูแสมจึงกลายเป็นอาชีพพื้นบ้านหลักในบางท้องถิ่นของประเทศไทย นอกจากบทบาททางด้านเศรษฐกิจแล้ว ปูแสมนับว่ามีบทบาทสำคัญมากทางด้านนิเวศวิทยาโดยกิจกรรมหลายอย่างของปูแสมล้วนส่งผลต่อความอุดมสมบูรณ์ของระบบนิเวศป่าชายเลน เช่น พฤติกรรมการกินอาหารของปูแสมที่กินพวกเศษซากอินทรีย์สารต่างๆโดยเฉพาะพวกเศษซากใบไม้ที่ร่วงหล่นตามพื้นดินในป่าชายเลน ซึ่งอัตราการร่วงหล่นของเศษซากใบไม้เหล่านี้สูงมากในแต่ละวันเป็นการช่วยย่นระยะเวลาในการย่อยสลายอินทรีย์สารเหล่านี้ให้รวดเร็วยิ่งขึ้นส่งผลให้เกิดการหมุนเวียนธาตุอาหารได้อย่างมีประสิทธิภาพและรวดเร็ว นอกจากนี้ยังพบว่าการขุดรูของปูแสมยังมีส่วนช่วยในการเพิ่มความร่วนซุย และเพิ่มปริมาณออกซิเจนในดินอีกด้วย (ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์ และคณะ, 2546)

ในปัจจุบันทรัพยากรปูแสมในประเทศไทยมีแนวโน้มลดลงอย่างมากเนื่องจากสาเหตุหลายประการ ได้แก่ การทำประมงอย่างหนักจนเกินกำลังผลิต การจับปูแสมในช่วงฤดูวางไข่ และการบุกรุกทำลายพื้นที่ป่าชายเลนซึ่งเป็นแหล่งอาศัยของปูแสม ด้วยเหตุนี้การศึกษาเกี่ยวกับปูแสมส่วนใหญ่ในประเทศไทยในระยะหลังจึงมุ่งเน้นไปทางด้านการเพาะเลี้ยง แต่อย่างไรก็ดียังพบปัญหาและอุปสรรคหลายประการ เช่น อัตราการรอดของตัวอ่อนปูและลูกปูแสมวัยอ่อนยังต่ำมากทำให้มีปูที่สามารถเจริญจนสืบพันธุ์ได้เพียงจำนวนน้อย ข้อมูลพื้นฐานทางด้านนิเวศวิทยาและชีววิทยาการสืบพันธุ์ของปูแสมมีความสำคัญอย่างมากที่จะช่วยให้การเพาะพันธุ์ปูแสมประสบความสำเร็จได้ไม่ว่าจะเป็นในด้านการคัดเลือกพ่อแม่พันธุ์ การจัดช่วง เวลาที่เหมาะสมเพื่อผสมพันธุ์ ตลอดจนการอนุบาลตัวอ่อนและปูวัยอ่อน อีกทั้งความรู้ที่ได้จากการศึกษาทางด้านชีววิทยาประมงซึ่งสามารถใช้เป็นแนวทางในการจัดการและอนุรักษ์ทรัพยากรปูแสมให้เกิดผลผลิตสูงสุดที่ยั่งยืนต่อไปในอนาคต

บริเวณป่าชายเลนอ่าวปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช ซึ่งเป็นพื้นที่ทำการศึกษาในครั้งนี้ถือเป็นบริเวณที่มีการทำประมงปูแสมแหล่งใหญ่แห่งหนึ่งของประเทศไทยและยังคงมีชาวประมงประกอบอาชีพการประมงปูแสมมาจนถึงปัจจุบัน ป่าชายเลนในพื้นที่อ่าวปากพนังได้รับการปลูกฟื้นฟูขึ้นหลังจากถูกแปรสภาพไปเป็นนากุ้งเกือบทั้งหมดในช่วงปี 2532-2537 ซึ่งแตกต่างจากพื้นที่

ป่าชายเลนส่วนใหญ่ในประเทศไทยที่ป่าชายเลนถูกแปรสภาพเปลี่ยนเป็นนากุ้ง และชุมชนแหล่งอาศัยเกือบทั้งหมด แต่เมื่อสอบถามชาวประมงในพื้นที่ถึงปริมาณปูแสมในปัจจุบันพบว่ามีจำนวนลดลงมากสอดคล้องกับสภาพการในปัจจุบันซึ่งผลผลิตประมงปูแสมภายในประเทศไม่เพียงพอต่อความต้องการทำให้ต้องมีการนำเข้าจากประเทศอื่นๆ เช่น พม่า เป็นต้น จนในระยะหลังจึงเริ่มมีการส่งเสริมให้ศึกษาแนวทางการเพาะเลี้ยงปูแสมมากขึ้น แต่มักพบปัญหาลูกปูวัยอ่อนมีอัตราการรอดตายต่ำเนื่องจากยังขาดความรู้พื้นฐานในด้านชีววิทยาและนิเวศวิทยาของปูแสมและขาดการศึกษาปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อการพัฒนาการของปูแสม ดังนั้นจึงควรมีการศึกษาความรู้พื้นฐานในหลายเรื่องโดยเฉพาะในเรื่องชีววิทยาการสืบพันธุ์ และการศึกษาทางด้านนิเวศวิทยาของปูแสม เช่น การกินอาหารและการกระจาย ตลอดจนความสัมพันธ์กับปัจจัยสภาพแวดล้อมต่างๆ ซึ่งความรู้ที่ได้จากส่วนนี้ถือเป็นความรู้พื้นฐานที่สำคัญอย่างยิ่งต่อการนำไปประยุกต์ใช้สำหรับการเพาะเลี้ยงปูแสมได้อย่างมีประสิทธิภาพ อีกทั้งความรู้ที่ได้จากการศึกษาทางด้านชีววิทยาประมงสามารถนำไปใช้เป็นแนวทางในการจัดการและอนุรักษ์ทรัพยากรปูแสมให้เกิดผลผลิตสูงสุดที่ยั่งยืนต่อไปในอนาคต

วัตถุประสงค์ของการวิจัย

1. เพื่อศึกษาเปรียบเทียบ ชนิด ปริมาณ และการกระจายของปูแสมสกุล *Neoepisesarma* ในป่าชายเลนปลูกที่มีอายุต่างกันตลอดจนความสัมพันธ์กับปัจจัยสภาพแวดล้อมบริเวณป่าชายเลนอ่าวปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช
2. เพื่อศึกษาองค์ประกอบอาหารภายในกระเพาะของปูแสมสกุล *Neoepisesarma*
3. เพื่อศึกษาชีววิทยาการสืบพันธุ์ของปูแสม *N. mederi* และ *N. singaporensis*
4. เพื่อประเมินสภาวะทรัพยากรปูแสม *N. mederi* ซึ่งเป็นปูแสมกลุ่มเด่นบริเวณป่าชายเลนอ่าวปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช

ประโยชน์ที่คาดว่าจะได้รับ

1. ผลที่ได้จากการศึกษาในเรื่องของนิเวศวิทยาและชีววิทยาการสืบพันธุ์ของปูแสมสามารถนำไปใช้เป็นข้อมูลพื้นฐานทางด้านการเพาะเลี้ยงปูแสม
2. ผลที่ได้จากการศึกษาในเรื่องของการประเมินสภาวะทรัพยากรปูแสมและชีววิทยาการสืบพันธุ์ของปูแสมสามารถนำไปใช้เป็นแนวทางในการจัดการทรัพยากรประมงปูแสม เพื่อให้ได้ผลผลิตสูงสุดอย่างยั่งยืน

สำรวจเอกสาร

อนุกรมวิธาน

ปูแสมสกุล *Neoepisesarma* เป็นปูในวงศ์ Grapsidae (grapsid crab) อาศัยอยู่ตามป่าชายเลน นิยมเรียกชื่อเป็นภาษาไทยว่า ปูแสม หรือปูเค็ม เนื่องจากนิยมนำมาทำเป็นปูเค็มซึ่งประกอบอาหารได้หลายประเภท เช่น ส้มตำปู และยำปูเค็ม เป็นต้น ในบางท้องถิ่นแถบภาคใต้ของประเทศไทยนิยมเรียกว่าเรียกว่า เปรี้ยว ปูแสมสกุล *Neoepisesarma* (รูปที่ 1) มีลักษณะสำคัญคือ กระดองมีลักษณะเป็นรูปโค้งกลมหรือรูปสี่เหลี่ยมคางหมู ขอบหน้าของกระดองกว้าง ก้านตาสั้น ช่องว่างระหว่าง Maxilliped คู่ที่ 3 มีลักษณะเป็นรูปสี่เหลี่ยมขนมเปียกปูน มักมีกลุ่มขนปกคลุมกระจัดกระจายทั่วไป และมีการจัดลำดับทางอนุกรมดังนี้

Phylum Arthropoda

Class Crustacea

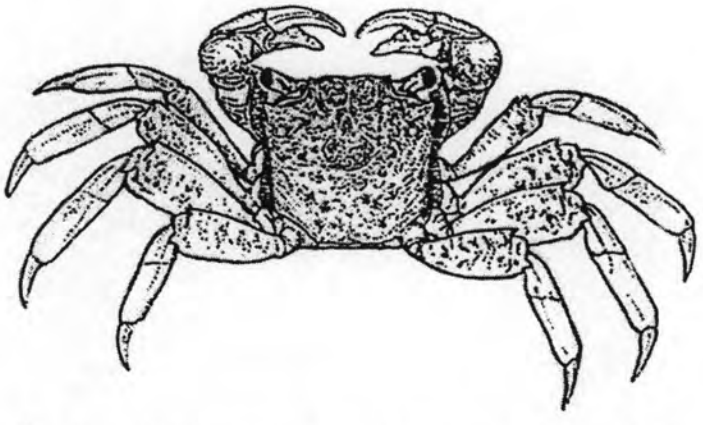
Order Decapoda

Suborder Malacostraca

Family Grapsidae

Subfamily Sesaminae

Genus *Neoepisesarma*



รูปที่ 1 ปูแสมสกุล *Neoepisesarma* (Carpenter and Niem, 1998)

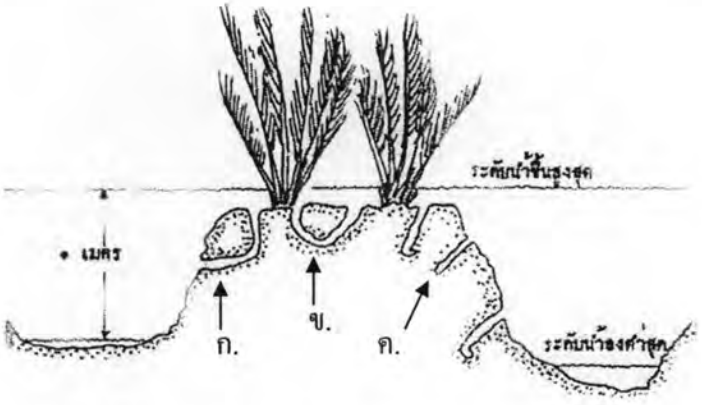
ชนิดและการกระจายทางภูมิศาสตร์ของปูแสม

ปูแสมสกุล *Neoepisesarma* มีการกระจายอยู่ในบริเวณเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ (Southeast Asia) และทางตอนใต้ของประเทศจีน (Southern China) พบ 5 ชนิดได้แก่ *N. mederi, N. chengtongense, N. palawanense, N. singaporensis* และ *N. versicolor* ในประเทศไทยมีการกระจายทั้งในบริเวณอ่าวไทยและทะเลอันดามัน Naiyanetr (1998) รวบรวมรายชื่อปูแสมสกุล *Neoepisesarma* ในประเทศไทยพบ 4 ชนิดได้แก่ *N. mederi, N. palawanense, N. singaporensis* และ *N. versicolor* ส่วนปูแสมกลุ่มนี้ในอ่าวไทยจากการรายงานของสุรินทร์ มัจฉาชีพ (2516) พบ 3 ชนิด *N. mederi, N. singaporensis* และ *N. versicolor*

นิเวศวิทยาของปูแสม

1. แหล่งอาศัย (Habitat)

ปูแสมสกุล *Neoepisesarma* จะอาศัยอยู่ในป่าชายเลนโดยขุดรูอาศัยอยู่ใต้ดิน (สุรินทร์ มัจฉาชีพ, 2516)โดยเฉพาะบริเวณป่าชายเลนที่มีลักษณะดินค่อนข้างแข็งและอยู่สูงกว่าระดับน้ำทะเล นอกจากนี้ยังสามารถขุดรูอาศัยอยู่ตามมูลดินของพวกแม่หอบ (mud-lobster) (Sivasothi, 2000) บรรจง เทียนส่งรัศมี (2514) รายงานว่ารูปูแสมมักมีขนาดเล็กกว่าหรือเท่ากับรูปูทะเล บางครั้งปูแสมอาจเข้าไปอาศัยอยู่ในรูร้างของปูทะเลโดยเฉพาะในฤดูผสมพันธุ์ รูปูทะเลรูหนึ่งอาจมีปูแสมอาศัยอยู่ 20 ถึง 80 ตัว ลักษณะของรูปูแสมนั้นแตกต่างไปจากรูปูทะเล รูปูแสมมีลักษณะกลมกว่าของปูทะเล และมีรอยเท้าของปูแสมอยู่ประปราย รอยเท้าปูแสมเป็นรอยรี ๆ ตื้น ๆ และเล็กกว่าของปูทะเล โดยปกติที่บริเวณปากรูปูแสมมักจะมีรอยเท้าปรากฏให้เห็นชัด ทั้งนี้เนื่องจากปูแสมมีนิสัยออกหากินบ่อยและตื่นกลัวสิ่งแวดล้อมที่ผิดปกติได้ง่าย ฉะนั้นพอมีภัยก็จะรีบลงรู เมื่อเห็นว่าภายนอกปกติดีแล้วจึงค่อยๆ คลานออกมาใหม่ สุวรรณา จิตรสิงห์ (2519) ศึกษาพฤติกรรมการขุดรูของปูแสม *N. mederi* พบว่าปูแสมจะมีการขุดรูในเวลากลางคืนบริเวณปากรูจะมีดินแฉะๆ ที่เกิดการขุดดินในรูขึ้นมาคลุมอยู่ในทิศทางที่ปูเคลื่อนที่เข้าออกเสมอ และพบรอยเท้าจำนวนมากอยู่บริเวณปากรู ลักษณะรูของปูแสมมี 3 แบบคือ รูปตัวยู (U- Shaped) รูปตัวแอล (L–Shaped) และรูปตัวไอ (I-Shaped) ดังรูปที่ 2 ความกว้างของปากรูและความลึกของรูปูจะไม่แน่นอนขึ้นกับลักษณะพื้นที่ที่มันอาศัยว่าอยู่จากระดับน้ำมากน้อยเพียงใด โดยปูแสมขุดรูลึกลงไปจนถึงระดับน้ำใต้ดิน หากพื้นที่บริเวณนั้นอยู่ไม่สูงจากระดับน้ำมากนักรูปูก็จะตื้น บางครั้งปูแสมจะขุดรูให้มีทางเข้าออก 2 ทาง บางครั้งพบว่าปูแสมอาจมีการขุดรูไปบรรจบกับรูของปูแสมตัวอื่นที่ขุดไว้ก่อนแล้ว ภายในรูปูจะชุ่มชื้นอยู่เสมอ มีอุณหภูมิต่ำกว่าอุณหภูมิของอากาศภายนอก ปูแสมส่วนใหญ่จะอยู่รูละ 1 ตัว บางครั้งอาจพบรูละ 2 ตัวได้



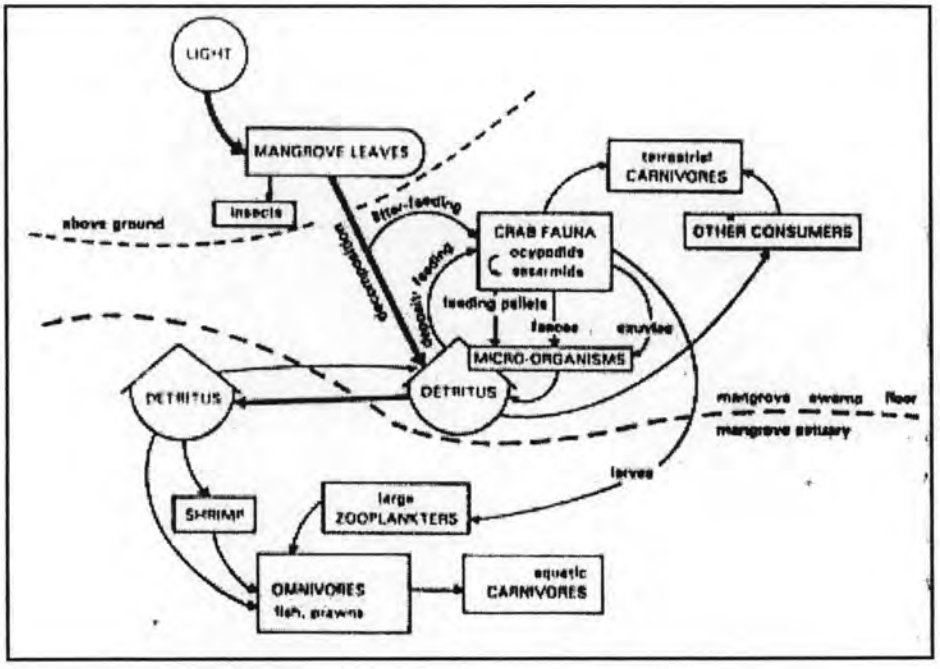
รูปที่ 2 ลักษณะรูของปูแสม *N. mederi*
ก. รูปตัวแอล (L–Shaped) ข. รูปตัวยู (U- Shaped) และ ค. รูปตัวไอ (I-Shaped)
(สุวรรณา จิตรสิงห์, 2519)

2. บทบาททางนิเวศวิทยาของปูแสม

ระบบนิเวศป่าชายเลนถือเป็นแหล่งของสารอินทรีย์ที่สำคัญ สารอินทรีย์เหล่านี้บางส่วนก็จะถูกส่งออกสู่ระบบนิเวศข้างเคียงทั้งในรูปของสารอินทรีย์ที่ละลายน้ำ (dissolved organic matter) และในรูปของสารอินทรีย์ที่ไม่ละลายน้ำ (particulate organic matter) โดยเฉพาะในรูปของเศษไม้ใบไม้ที่ร่วงหล่น (litter fall) จะถูกพัดพาออกจากระบบนิเวศป่าชายเลนไปกับกระแสน้ำในช่วงน้ำขึ้นสูงส่วนที่ไม่ถูกพัดพาไปจะถูกย่อยสลาย (decomposition) อยู่ภายในระบบกลายเป็นซากอินทรีย์สาร (detritus) ซึ่งถือเป็นแหล่งอาหารหลักของสิ่งมีชีวิตอีกหลายชนิดที่อยู่ในสายใยอาหารที่เริ่มต้นจากอินทรีย์สาร (detrital food webs) กระบวนการในการย่อยสลายพวกเศษไม้ใบไม้สามารถแบ่งได้เป็น 3 ขั้นตอน เริ่มจากพวกเศษไม้ใบไม้เหล่านี้จะถูกน้ำชะเอาพวกสารอินทรีย์ที่สามารถละลายน้ำได้ออกมาและจะเป็นตัวเหนี่ยวนำให้เกิดการสร้างกลุ่มประชากร (colonization) ของพวกจุลชีพ (microorganisms) ต่างๆ บนเศษไม้ใบไม้ได้แก่ แบคทีเรียและเชื้อรา ทำให้เกิดกระบวนการย่อยสลายขึ้น จากนั้นพวกสัตว์กินพืชต่างๆโดยเฉพาะพวกปูแสมก็จะกินพวกเศษไม้ใบไม้เหล่านี้ เนื่องจากพวกเศษไม้ใบไม้ที่มีพวกจุลชีพอาศัยอยู่นี้ถือเป็นแหล่งอาหารโปรตีนที่สำคัญที่สิ่งมีชีวิตต้องใช้ในการเจริญเติบโต เศษไม้ใบไม้เหล่านี้จะถูกย่อยให้มีขนาดเล็กลงโดยผ่านระบบการย่อยอาหารภายในตัวปูและจะถูกขับถ่ายออกมาสู่ระบบอีกครั้งในรูปของมูล (feces) ทำให้พวกจุลชีพสามารถย่อยสลายได้สะดวกและรวดเร็วยิ่งขึ้น (รูปที่ 3)

นอกจากบทบาทในการเป็นตัวช่วยย่นระยะเวลาการย่อยสลายอินทรีย์สารทำให้เกิดการหมุนเวียนของธาตุอาหารได้อย่างมีประสิทธิภาพแล้ว มูลที่ขับถ่ายออกมาและตัวปูแสมเองยังมี

บทบาทในแง่ของการเป็นอาหารให้กับสิ่งมีชีวิตอื่นในระดับการบริโภคที่สูงขึ้นอีกด้วยดังรูปที่ 3 จากการศึกษาของ Thongtham *et al.* (2004) เรื่องบทบาทของปูแสมในระบบนิเวศป่าชายเลนบางโรง จังหวัดภูเก็ต พบว่าปูแสมสามารถกินพวกซากพืชใบไม้ที่ร่วงหล่นในป่าชายเลนและบางส่วนนำไปฝังในดินได้มากถึงร้อยละ 87 ของปริมาณซากพืชใบไม้ที่ร่วงหล่นในป่าแต่ละวัน จากการวัดอัตราการกินใบไม้ของปูแสม *Neoepisesarma versicolor* ในห้องปฏิบัติการ แล้วประมาณการว่าปูแสมทุกชนิดมีอัตราการกินที่ใกล้เคียงกันจะสามารถคาดการณ์ว่าปริมาณอินทรีย์สารในรูปซากพืชใบไม้ที่ร่วงหล่นจะถูกกินโดยปูแสมมากถึงร้อยละ 52 จากบทบาทดังกล่าวนี้แสดงให้เห็นว่าปูแสมในป่าชายเลนเป็นปูกลุ่มที่มีบทบาทสำคัญอย่างมากในการช่วยสร้างความสมดุลและความอุดมสมบูรณ์ต่อระบบนิเวศป่าชายเลน



รูปที่ 3 บทบาทของปูป่าชายเลนในสายใยอาหารและการถ่ายทอดพลังงานในระบบนิเวศป่าชายเลน (Macintosh, 1984; อ้างตามสนิท อักษรแก้ว, 2542)

3. บทบาททางด้านการประมง

นอกจากบทบาทในทางนิเวศวิทยาแล้ว ปูแสมยังถือเป็นทรัพยากรที่มีบทบาทสำคัญอย่างมากในเชิงเศรษฐกิจเช่นเดียวกับปูม้าและปูทะเล เนื่องจากในประเทศไทยปูแสมสกุล *Neoepisesarma* เป็นสัตว์ที่นิยมนำมาบริโภคกันอย่างแพร่หลายในรูปปูเค็มซึ่งสามารถนำมาประกอบอาหารได้หลายแบบ เช่น ส้มตำปูเค็ม หรือยำปูเค็ม เป็นต้น โดยปูแสมที่นิยมนำมาทำเป็น

ปูเค็มมี 4 ชนิด ได้แก่ *N. mederi*, *N. versicolor*, *N. singaporensis* และ *V. litterata* (สุรินทร์ มัจฉาชีพ, 2516; สมศักดิ์ ปัญหา, 2525; ชูศิลป อัตชู, 2526; ศุภผล เทพเฉลิม, 2527) โดยปูแสมชนิด *N. mederi* จะเป็นชนิดเด่นที่พบขายตามท้องตลาดทั่วไปในรูปปูเค็มและพบได้ตลอดทั้งปี ปูแสมอีก 2 ชนิดคือ *N. versicolor* และ *N. singaporensis* อาจพบปะปนได้บ้างแต่ไม่มากนัก ส่วนปูแสม *V. litterata* นั้นจะพบชุกชุมมากในช่วงราวเดือนธันวาคมถึงมกราคม ซึ่งเป็นช่วงที่ปูชนิดนี้จะอพยพออกจากป่าชายเลนมาว่ายน้ำเพื่อหาคู่ผสมพันธุ์

4. การกระจายและการปรับตัวของปูแสมในป่าชายเลน

การกระจายของปูแสมในป่าชายเลนจะมีขอบเขตกว้างมากพบได้ตั้งแต่บริเวณตอนล่างของหาดติดทะเลจนถึงบริเวณตอนบนของหาดที่ติดต่อกับแผ่นดิน เนื่องจากปูแสมแต่ละชนิดสามารถปรับตัวให้เข้ากับการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยสภาพแวดล้อมในบริเวณต่างๆที่มันอาศัยอยู่ได้เป็นอย่างดีจนทำให้สามารถเข้าครอบครองพื้นที่ได้ในบริเวณกว้างกลายเป็นปูกลุ่มเด่นที่พบในป่าชายเลน ปูแสมแต่ละชนิดในป่าชายเลนจะมีการแบ่งขอบเขตการกระจายอย่างชัดเจนขึ้นกับปัจจัยหลายประการ (สนิท อักษรแก้ว, 2542; จำลอง โตอ่อน และคณะ, 2545) ได้แก่ ความเค็ม อุณหภูมิ ขนาดอนุภาคตะกอนดิน ปริมาณอินทรีย์สารในดิน ปริมาณร่มเงาจากต้นไม้ และการท่วมถึงของน้ำทะเล

4.1 <u>ความเค็ม</u>

ความเค็มของน้ำและดินเป็นปัจจัยหลักที่มีผลต่อขอบเขตการกระจายของสัตว์หน้าดินในป่าชายเลน เนื่องจากในป่าชายเลนเป็นบริเวณที่มีการเปลี่ยนแปลงของความเค็มตามลักษณะการขึ้นลงของน้ำทะเล และปริมาณน้ำจืด เป็นต้น ขอบเขตของการกระจายของสัตว์หน้าดินในป่าชายเลนจะกว้างหรือแคบย่อมขึ้นกับความทนทานของสิ่งมีชีวิตต่อการเปลี่ยนแปลงความเค็มเป็นหลักซึ่งจะสัมพันธ์กับแหล่งที่อยู่อาศัย อายุ เพศ และความสามารถในเรื่องของการควบคุมเกลือแร่และน้ำภายในตัว(osmoregulation) (ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์, 2522; Paphavasit, 1985; Paphavasit *et al.*, 1986) ปูแสมในป่าชายเลนส่วนใหญ่ เช่น ปูแสมในสกุล *Sesarma* จะมีการปรับตัวทางด้านสรีรวิทยาต่อการเปลี่ยนแปลงของความเค็ม ทำให้สามารถปรับตัวอยู่ได้ในสภาพที่ความเค็มต่ำและสูงมากได้เป็นอย่างดีโดยจัดเป็นพวก hyper-hypoosmoregulator คือเมื่ออยู่ในสภาพที่น้ำทะเลภายนอกมีความเค็มต่ำมันจะมีการปรับความเข้มข้นของเกลือแร่ภายในน้ำเลือดให้สูงกว่าความเข้มข้นของสารละลายภายนอก แต่เมื่ออยู่ในสภาพที่ความเค็มสูงปูจะมีการปรับความเข้มข้นของเกลือแร่ภายในเลือดให้ต่ำกว่าสารละลายภายนอก (สนิท อักษรแก้ว, 2542; Warner, 1977; Paphavasit *et al.*, 1986) นอกจากการปรับตัวทางด้านสรีรวิทยาดังกล่าวแล้วปูแสมยังมีการปรับตัวทางด้านรูปร่างคือการที่ปูแสมมีเปลือกและกระดอง (exoskeleton) ทำให้สามารถป้องกันการแพร่ผ่านของน้ำและเกลือแร่จึงเป็นการช่วยลดการสัมผัสกับปัจจัยภายนอกได้ ส่วนการปรับตัวทางด้านพฤติกรรมปูแสมจะพยายามหลีกเลี่ยงสภาพของความเค็มและอุณหภูมิสูงโดยการลงไปอยู่

ในรูปูเพื่อลดการสัมผัสกับสภาพดังกล่าว (ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์, 2522) Paphavasit *et al.* (1986) ได้ทำการศึกษาความทนทานต่อการเปลี่ยนแปลงความเค็มของปูแสมชนิด *Chiromanthes eumolpe* และ *Metaplax dentipes* ที่พบเป็นกลุ่มเด่นบริเวณอ่างศิลา จังหวัดชลบุรี จากการศึกษาในห้องปฏิบัติการพบว่าปูแสมเพศผู้มีความทนทานสูงกว่าในปูแสมเพศเมียโดยปูแสมทั้งสองชนิดมีขอบเขตความทนทานของความเค็มในช่วงกว้างมากตั้งแต่ 10-57 psu และ10-41 psu ตามลำดับ Foskett (1994 อ้างถึงใน Paphavasit *et al.*,1986) ได้ศึกษากระบวนการควบคุมเกลือแร่และน้ำภายในตัวลูกปูและตัวเต็มวัยของปูแสมชนิด *Sesarma reticlatum* พบว่ากระบวนการดังกล่าวในลูกปูแสมมีปรากฏตั้งแต่ก่อนที่จะมีการฟักของเอ็มบริโอออกจากไข่ โดยลูกปูสามารถทนอยู่ได้ในช่วงความเค็ม10-40 psu ส่วนในตัวเต็มวัยมีความทนทานต่อความเค็มในช่วงที่กว้างกว่าโดยสามารถอยู่ได้ในช่วง 5-50 psu

ตารางที่ 1 ช่วงความทนทานต่อความเค็มของปูแสมชนิดต่าง ๆ

ชนิด	ช่วงความทนทานต่อความเค็ม (psu)	ช่วงความเค็มที่พบการกระจายของปูในสภาพธรรมชาติ (psu)	ผู้วิจัย
P. eumolpe	10-57	-	Paphavasit *et al.* (1986)
M. elegans	10-41	-	Paphavasit *et al.* (1986)
S .breviscristatum	2.5-50	4-10	Frusher *et al.*(1994)
S. brevipes	0-40	0-6	Frusher *et al.*(1994)
S. messa	2.5-60	2-33	Frusher *et al.*(1994)
S. semperi longicristatum	5-50	20-30	Frusher *et al.*(1994)

4.2 <u>อุณหภูมิ</u>

อุณหภูมิเป็นอีกปัจจัยหนึ่งที่มีผลต่อการกระจายของสิ่งมีชีวิตในป่าชายเลนโดยเฉพาะในสภาพที่อุณหภูมิสูงจะก่อให้เกิดปัญหาในเรื่องของการสูญเสียน้ำ ปูในป่าชายเลนจะหลีกเลี่ยงสภาวะดังกล่าวโดยอาศัยการขุดรู เนื่องจากในรูปูจะมีอุณหภูมิต่ำกว่าอุณหภูมิภายนอก และภายในรูปูจะมีน้ำซึ่งมีความเค็มสูงขังอยู่เพื่อชดเชยการสูญเสียน้ำและเกลือแร่ (Warner, 1977) ปูแสมยังมีการปรับตัวอื่นๆ เพื่อลดการสูญเสียน้ำโดยเปลือกและกระดองของปูแสมในป่าชายเลนมีความสามารถในการลดการซึมผ่านของน้ำและเกลือแร่ ปูแสมมีความสามารถในการนำน้ำเข้าสู่ร่างกายเพิ่มเติมโดยผ่านบริเวณขนอ่อน (setae) ของ coxa ในขาเดินคู่ที่ 3 และ 4 ปูแสมในป่าชายเลนและปูที่อาศัยอยู่บริเวณด้านบนที่ติดกับป่าบก (land ward fringe) ของป่าชายเลนจะมีการ

ออกหากินในช่วงเวลากลางคืนซึ่งถือเป็นการปรับตัวอีกรูปแบบหนึ่งเพื่อลดปัญหาจากการสูญเสียน้ำในสภาพที่อุณหภูมิสูง นอกจากนี้ยังพบว่าในสภาพที่มีอุณหภูมิสูงโดยเฉพาะในช่วงน้ำตายซึ่งน้ำลงเป็นระยะเวลานาน ปูจะพยายามรักษาอุณหภูมิในร่างกายให้ต่ำกว่าอุณหภูมิภายนอก นอกจากปัญหาในเรื่องการสูญเสียน้ำแล้วยังพบว่าการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิยังส่งผลต่อกระบวนการเมแทบอลิซึมของร่างกายปูอีกด้วยโดยเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นจะส่งผลให้มีอัตราการหายใจสูงขึ้นด้วย Paphavasit *et al.* (1986) ศึกษาความทนทานต่อการเปลี่ยนแปลงของอุณหภูมิของปูแสมในป่าชายเลน ชนิด *Chiromanthes eumolpe* และ *Metaplax dentipes* ในห้องปฏิบัติการพบว่าปูแสม *Chiromanthes eumolpe* และ *Metaplax dentipes* เพศผู้สามารถทนอยู่ในอุณหภูมิ 40.1 องศาเซลเซียสได้นาน 3.41 และ 3.39 ชั่วโมงตามลำดับ ส่วนในปูแสม *Chiromanthes eumolpe* เพศเมียสามารถทนอยู่ในอุณหภูมิ 42.0 องศาเซลเซียสได้นาน 3.42 ชั่วโมง ในขณะที่ปูแสม *Metaplax dentipes* เพศเมียสามารถทนอยู่ในอุณหภูมิ 42.8 องศาเซลเซียสได้นาน 3.59 ชั่วโมง

4.3 ลักษณะและชนิดของตะกอนดิน

ลักษณะตะกอนดินเป็นปัจจัยที่มีความสำคัญอีกประการหนึ่งของการกระจายของปูในป่าชายเลนเนื่องจากเป็นตัวควบคุมปริมาณอินทรีย์สารในดินซึ่งเป็นแหล่งอาหารของปูแสมในป่าชายเลนและมีอิทธิพลต่อกิจกรรมต่างๆ ของปูในป่าชายเลนเช่น การขุดรูของปูปริมาณอินทรีย์สารในดิน (organic content) จะสูงในดินที่มีขนาดอนุภาคตะกอนดินละเอียดมากกว่าในดินที่มีขนาดอนุภาคตะกอนดินใหญ่กว่า จากการศึกษาการกระจายของปูแสมในป่าชายเลนพบว่าในธรรมชาติปูแสมจะชอบอยู่ในบริเวณตอนกลางของป่าชายเลน ซึ่งเป็นบริเวณที่มีอินทรีย์สารในดินสูง โดยปูแสมจะไม่ชอบอยู่ในบริเวณที่เป็นดินทรายซึ่งมีปริมาณสารอินทรีย์ต่ำ (Frith *et al.*, 1976; Frith, 1977) เนื่องจากปูแสมในป่าชายเลนจะเป็นพวกที่กินทั้งพืชและสัตว์ (omivore) และพวกที่กินอินทรีย์สารในดิน (detritivores) ซึ่งแหล่งอาหารส่วนใหญ่จะเป็นพวกเศษชิ้นส่วนของพืชชั้นสูงและอินทรีย์สารเป็นหลัก (สุวรรณา จิตรสิงห์, 2519; Nakasone *et al.*, 1985) Paphavasit *et al.* (1986) พบว่าปูแสมชนิด *C. eumolpe* และ *M. dentipes* ชอบขุดรูในดินโคลนและโคลนปนทราย (ทราย:โคลน = 1:3) แต่ไม่ขุดรูในดินทรายปนโคลน (ทราย:โคลน = 3:1) สอดคล้องกับการศึกษาของวันวิวาห์ วิชิตวรคุณ (2544) พบว่าความหนาแน่นปูแสม *Sesarma (Chiromantes) eumolpe* มีความสัมพันธ์กับอนุภาคดินเหนียวและแสดงแนวโน้มไปในทิศทางผกผันกับอนุภาคดินทรายและทรายแป้งเช่นเดียวกัน ทั้งนี้เนื่องมาจากพฤติกรรมการขุดรูของปูแสมเกี่ยวข้องกับลักษณะของตะกอนดินโดยปูแสมจะไม่ชอบขุดรูในบริเวณที่มีดินตะกอนค่อนข้างหยาบ

4.4 ปริมาณออกซิเจนและซัลไฟด์ในดิน

โดยปกติในป่าชายเลนจะมีปริมาณออกซิเจนในดินต่ำและปริมาณซัลไฟด์สูง เนื่องจากในป่าชายเลนเป็นบริเวณที่มีปริมาณอินทรีย์สารสูงส่งผลให้มีกระบวนการย่อยสลายอินทรีย์สารเกิดขึ้นตลอดเวลาทำให้สิ่งมีชีวิตในป่าชายเลนจะต้องมีการปรับตัวในเรื่องของการหายใจในสภาพที่มี

ปริมาณออกซิเจนต่ำ ปูในป่าชายเลนจะมีความสามารถทนทานต่อสารประกอบซัลไฟด์ได้มาก เนื่องจากมันมีเปลือกหุ้มเป็นสารประกอบพวก chitin (ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์, 2522)

นอกจากปัญหาในเรื่องของการหายใจในสภาพที่มีปริมาณออกซิเจนต่ำแล้วยังพบว่าในช่วงที่น้ำลง ปูในป่าชายเลนและหาดเลนยังประสบปัญหาในเรื่องของการหายใจผ่านเหงือกโดยใช้ออกซิเจนจากอากาศ เนื่องจากโครงสร้างของเหงือกไม่เหมาะต่อการดูดซับออกซิเจนจากอากาศ ดังนั้น มันจึงมีการปรับตัวโดยสามารถแบ่งกลุ่มปูแสมเป็น 2 กลุ่มคือ

- ปูพวก Pumper คือปูกลุ่มที่เมื่อสัมผัสกับอากาศปูเหล่านี้จะทำให้เกิดกระแสน้ำผ่านเข้าไปในช่องเหงือก ผ่านเข้าไปในช่องส่วนอกและกลับเข้าสู่ช่องเหงือกอีกครั้งหนึ่ง ปูในกลุ่มนี้ได้แก่ ปูแสมในสกุล *Sesarma* และ *Macrophthalmus*

- ปูพวก non- pumper คือปูกลุ่มที่เมื่อสัมผัสกับอากาศจะพยายามรักษาน้ำไว้ในช่องเหงือกและพ่นอากาศลงไปในน้ำนี้เพื่อแลกเปลี่ยนแก๊ส ปูในกลุ่มนี้ได้แก่ปูในตระกูล *Cardiosoma*, *Grapsus* และ *Uca*

4.5 <u>ผู้ล่า</u>

ผู้ล่าถือเป็นปัจจัยทางชีวภาพที่มีผลต่อการกระจายของปูแสม โดยผู้ล่าของปูแสมส่วนใหญ่มักจะเป็นสัตว์ที่เข้ามาในบริเวณป่าชายเลนในช่วงที่น้ำขึ้นโดยเฉพาะปลาหลายชนิด เช่น ปลาแป้นในวงศ์ Leiognathidea ปลาเห็ดโคนในวงศ์ Sillaginidae ปลาจวด ในวงศ์ Sciaenidae และปลายอดม่วงในวงศ์ Cynoglossidae เป็นต้น ปูทะเลในวงศ์ Portunidae เช่น ปูม้า *(Portunus pelagicus)* และปูทะเล *(Scylla* spp.) ซึ่งเป็นผู้ล่าที่สำคัญ นอกจากนี้ยังมีกลุ่มสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม เช่น ลิงแสมและสัตว์เลื้อยคลานที่พบได้ในป่าชายเลน เช่น ตะกวดและงู เป็นต้น ตลอดจนนกที่หากินบริเวณป่าชายเลน เช่น นกกระเต็น นกกินเปี้ยวและนกยาง เป็นต้น พวกปูแสมขนาดใหญ่จะมีรูขนาดใหญ่ทำให้พวกผู้ล่าขนาดใหญ่สามารถเข้าในรูปูแสมได้ ส่งผลให้ปูแสมส่วนใหญ่ต้องมีการปรับตัวเข้าไปอาศัยอยู่บริเวณตอนบนเหนือเขตน้ำขึ้นน้ำลงเพื่อหลีกหนีผู้ล่า(Sivasothi, 2000; Kathiresan and Qasim, 2005) Frusher *et al.* (1994) ศึกษาการกระจายของปูแสมหลายชนิดในบริเวณเอสทูรี่ของแม่น้ำ Murray ประเทศออสเตรเลีย พบว่าการกระจายของปูแสมชนิดเด่นในบริเวณดังกล่าว 4 ชนิดได้แก่ *Sesarma semperi lonicristatum, S. messa, S. brevicristatum* และ *S. brevipes* มีความชุกชุมสูงบริเวณตอนบนของเขตน้ำขึ้นน้ำลง (high intertidal zone) มากกว่าบริเวณตอนล่างของเขตน้ำขึ้นน้ำลง (low intertidal zone) Sivasothi (2000) รายงานว่าปูแสมสกุล *Neoepisesarma* spp. ในป่าชายเลนประเทศสิงค์โปร 3 ชนิดได้แก่ *N. versicolor*, *N. singaporensis* และ *N. chengtongense* มีความชุกชุมสูงในบริเวณตอนบนติดแผ่นดินเหนือระดับน้ำทะเลซึ่งบริเวณนี้พบมูลดินของแม่หอบซึ่งเป็นแหล่งที่อยู่อาศัยอีกลักษณะหนึ่ง ยามที่น้ำขึ้นสูงท่วมพื้นที่แหล่งอาศัยของปูแสม พบว่าปูแสมสกุล *Neoepisesarma* ขนาดใหญ่จะปีนขึ้นไปบนต้นไม้ เพื่อที่หลีกหนีผู้ล่าที่มาในช่วงน้ำขึ้นสูง แต่อย่างไรถึงแม้จะพยายามปรับตัวไปอาศัยบนต้นไม้แล้วก็ตามปูแสมก็อาจพบผู้ล่าที่อาศัยอยู่บน

บกได้เช่นกันได้แก่ สัตว์เลื้อยคลานกลุ่มตะกวด *(Varanus salvator)* นาก (*Amblonyx cinerea*) ลิง (*Macaca fascicularis*) และนกกระเต็น (*Todiramphus chloris*) ส่วนช่วงน้ำลงปูจะอาศัยอยู่ภายในรูปู และออกจากรูมาหาอาหารในช่วงเวลากลางคืนเพื่อหลีกเลี่ยงการมองเห็นของผู้ล่าที่อาศัยอยู่บนบก

5. ขอบเขตการกระจายของปูแสมในป่าชายเลน

จากความแตกต่างระหว่างปัจจัยต่างๆ ข้างต้นทำให้สามารถแบ่งขอบเขตของพื้นที่การกระจายของปูแสมในป่าชายเลนได้เป็น 4 บริเวณใหญ่ ๆ คือ บริเวณแนวป่าชายเลนที่อยู่ติดกับแผ่นดิน (landward fringe) บริเวณตอนกลางป่าชายเลน (mangal propers) บริเวณแนวป่าชายเลนที่อยู่ติดทะเลและบริเวณหาดเลน (mud flat)

5.1 ปูแสมที่พบบริเวณแนวป่าชายเลนที่อยู่ติดกับแผ่นดิน (landward fringe) ได้แก่ *Neoepisesarma* spp., *Chiromantes* spp., *Sarmatium* spp. และ *Metaplax* spp. (Frith *et al*, 1976; Frith, 1977; Jones, 1984; Sivasothi, 2000; จำลอง โตอ่อน และคณะ, 2545) ปูแสมถือเป็นสัตว์กลุ่มเด่นที่พบได้ในบริเวณนี้ซึ่งจะเป็นกลุ่มที่มีความทนทานต่อสภาวะการสูญเสียน้ำ อุณหภูมิที่ค่อนข้างสูง และปัญหาในเรื่องของความเค็มต่ำ เนื่องจากบริเวณนี้เป็นที่สูงอยู่เหนือระดับน้ำทะเลท่วมถึง ส่งผลให้สภาพดินค่อนข้างแห้งและแข็ง โดยปูแสมจะมีการปรับตัวในเรื่องของการหายใจให้สามารถอยู่ในสภาพขาดน้ำได้ดี (Frith *et al*, 1976; Frith, 1977)

5.2 ปูแสมที่พบบริเวณตอนกลางป่าชายเลน (mangal propers) ได้แก่ *Chiromanthes* spp., *Neoepisesarma* spp., *P. plicatum*, *S. germani*, *Nanosesarma batavicum*, *C. merguiensis*, *Helice leachi* และ *M. elegans* (Frith *et al*., 1976; Frith, 1977; จำลอง โตอ่อน และคณะ, 2545; วันวิวาห์ วิชิตวรคุณ, 2544) บริเวณนี้จะมีความชุกชุม และความหลากหลายของปูแสมสูงมาก เนื่องจากเป็นบริเวณที่มีพรรณไม้ที่หลากหลายและค่อนข้างหนาแน่น ส่งผลให้เกิดความหลากหลายของแหล่งที่อยู่อาศัย (microhabitat) อีกทั้งยังเป็นบริเวณที่มีแหล่งอาหารที่อุดมสมบูรณ์ได้แก่ พวกเศษไม้ใบไม้ที่ร่วงหล่นและซากอินทรีย์ต่างๆ ซึ่งถือเป็นอาหารกลุ่มหลักของปูแสม (Frith *et al*., 1976; Frith, 1977)

5.3 ปูแสมที่พบบริเวณแนวป่าชายเลนที่อยู่ติดทะเล ได้แก่ *M. elegans* ซึ่งเป็นปูแสมชนิดเด่นที่พบในบริเวณนี้ (Frith *et al*., 1976; Frith, 1977; จำลอง โตอ่อนและคณะ, 2545; วันวิวาห์ วิชิตวรคุณ, 2544) นอกจากนี้ยังพบพวกปูแสมที่เกาะตามรากไม้และลำต้น (tree fauna)ได้แก่ *Metopograpsus* spp. และ *P. plicatum* (Frith, 1977; จำลอง โตอ่อน และคณะ, 2545) เนื่องจากเป็นบริเวณที่ได้รับอิทธิพลของน้ำขึ้นน้ำลงทำให้มีน้ำทะเลท่วมถึงสม่ำเสมอ

5.4 ปูแสมที่พบบริเวณหาดเลน (mud flat) ได้แก่ *Metaplax* spp. และ *S. germini* (Frith *et al*., 1976; จำลองโตอ่อน และคณะ, 2545) ปูแสมในบริเวณนี้พบได้น้อยเนื่องจากเป็น

บริเวณหาดเลนโล่งมีพรรณไม้น้อยหรือมีขนาดเล็กทำให้มีแหล่งอาศัยและมีร่มเงาน้อย บริเวณนี้มีความผันแปรของอุณหภูมิสูงและยังเป็นบริเวณที่ได้รับอิทธิพลของน้ำขึ้นน้ำลงตลอดเวลา ดินที่พบในบริเวณนี้เป็นดินโคลนเหลวและมีปริมาณอินทรีย์สารต่ำจึงไม่เหมาะสำหรับการอยู่อาศัยของปูแสม

6. พฤติกรรมการกินอาหาร

จากการศึกษาพฤติกรรมการกินอาหารของปูในป่าชายเลนพบว่า ปูกลุ่มหลักที่จะกินพวกเศษไม้ใบไม้ที่ร่วงหล่นในป่าชายเลนจะเป็นพวกปูแสมในกลุ่มที่เรียกว่า Sesarmid crabs เช่น *Neoepisesarma* spp., *Perisesarma* spp. และ *Chiromanthes* spp. (Camilleri, 1992; Nakasone and Agena, 1984; Lee, 1989; Poovachiranon and Tantichodok, 1991) องค์ประกอบของอาหารที่พบในกระเพาะส่วนใหญ่จะเป็นชิ้นส่วนของพืชชั้นสูงเป็นหลัก รองลงมาเป็นพวกเศษดิน และในบางชนิดยังพบพวกซากครัสเตเซียนด้วย ซึ่งแสดงให้เห็นว่าปูแสมสามารถกินทั้งพืชและสัตว์ (omnivores) ปูแสมสามารถกินอินทรีย์สารบริเวณหน้าดินด้วย (detritivores) ส่วนอาหารที่พบได้ในปริมาณน้อยในกระเพาะปูแสมเป็นพวกสาหร่ายต่างๆ แพลงก์ตอนพืชกลุ่มไดอะตอมและจุลชีพ ดังตารางที่ 2 (สุวรรณา จิตรสิงห์, 2519; Nakasone and Agena, 1984; Poovachiranon and Tantichodok, 1991) Poovachiranon and Tantichodok (1991) ศึกษาองค์ประกอบอาหารในกระเพาะปูแสม 4 ชนิด แบ่งเป็นปูแสมที่มีขนาดใหญ่ 2 ชนิดได้แก่ *Neoepisesarma versicolor* และ *N. mederi* และปูแสมขนาดเล็ก 2 ชนิดได้แก่ *Chiromanthes bevicristatum* และ *C. haswelli* พบว่าองค์ประกอบอาหารส่วนใหญ่ร้อยละ 55-82 เป็นพวกพืชชั้นสูง โดยเฉพาะในพวกปูแสมที่มีขนาดใหญ่พบมากกว่าร้อยละ 80 ส่วนปูแสมที่มีขนาดเล็กพบประมาณร้อยละ 55-65 และมีการปรับเปลี่ยนพฤติกรรมไปกินพวกอินทรีย์สารตามหน้าดินมากขึ้น เนื่องจากรยางค์ส่วนปากของปูกลุ่มนี้มีขนาดเล็กทำให้ความสามารถในการหยิบจับอาหารชิ้นใหญ่ เช่น พวกใบไม้ได้น้อยลง นอกจากนี้ยังศึกษาถึงพฤติกรรมความชอบ (preference) ในการเลือกกินใบไม้แต่ละชนิด พบว่าปูแสมทั้ง 4 ชนิดไม่ชอบกินใบแก่สีเหลือง ซึ่งมีค่าอัตราการกินต่ำสุด เมื่อเทียบกับใบไม้สีเขียวและสีน้ำตาล จากการศึกษาของ Shokita (1998) พบพฤติกรรมความชอบในการเลือกกินใบไม้ที่คล้ายคลึงกัน โดยในการเลือกกินใบไม้ของไม้พังกาหัวสุมดอกแดง *Bruguiera gymnorrhiza* ของปูชนิด *Helice leachi* พบว่าปูชอบกินใบไม้สีน้ำตาลมากที่สุด รองลงมาเป็นใบสีเขียวและสีเหลืองตามลำดับ แสดงให้เห็นว่าปูแสมในป่าชายเลนส่วนใหญ่จะเลือกกินใบไม้สีน้ำตาลและใบสีเขียวมากกว่าใบไม้สีเหลือง โดยการที่ปูจะเลือกกินใบไม้ชนิดใดและแบบใดมากกว่ากันนั้นขึ้นกับปัจจัยหลายประการได้แก่

6.1 <u>คุณค่าอาหาร</u> โดยเฉพาะปริมาณไนโตรเจนซึ่งเป็นองค์ประกอบของโปรตีนเป็นสารอาหารที่มีความจำเป็นในกระบวนการเมแทบอลิซึมของสิ่งมีชีวิต โดยแหล่งของไนโตรเจนที่สำคัญสำหรับพวกปูในป่าชายเลนจะได้มาจาก 2 แหล่งใหญ่ ๆ คือจากการกินพวกใบไม้ใน

ป่าชายเลนและจากการกินพวกสัตว์หน้าดินขนาดเล็กและจุลชีพต่าง ๆ จากการวิเคราะห์องค์ประกอบทางเคมีของใบโกงกางใบเล็กของ Poovachiranon and Tantichodok (1991) พบว่าในใบสดสีเขียวจะมีปริมาณไนโตรเจนสูงสุด รองลงมาเป็นใบสีน้ำตาลและใบสีเหลืองตามลำดับ แต่ในใบสีน้ำตาลจะมีปริมาณของคาร์โบไฮเดรตและไขมันสูงทำให้มีพลังงานสูงสุด จากการศึกษาบทบาทการกินใบไม้ของปูแสม *Neoepisesarma versicolor* ในป่าชายเลนบางโรง จังหวัดภูเก็ต (Thongtham *et al.*, 2004) พบว่าปูแสมกลุ่มนี้เลือกกินใบสีน้ำตาลก่อน รองลงมาคือใบไม้สีเขียวและสีเหลือง จากการวิเคราะห์ทางเคมีพบว่าใบสีน้ำตาลมีปริมาณไนโตรเจนสูงสุดและปริมาณสารแทนนินต่ำสุด

6.2 <u>ปริมาณจุลชีพ</u> ที่มีการสร้างกลุ่มประชากร (colonization) บนใบไม้ ซึ่งพบว่ามีปริมาณสูงในใบไม้สีน้ำตาล (Shokita, 2000) ซึ่งเป็นใบที่มีการร่วงหล่นมาเป็นระยะเวลานาน และถูกย่อยสลายไปบางส่วน ซึ่งจะมีพวกจุลชีพอยู่จึงเป็นตัวดึงดูดให้ปูแสมมากินใบไม้เหล่านี้มาก เนื่องจากพวกจุลชีพนี้ถือเป็นแหล่งโปรตีนที่สำคัญ และยังมีส่วนในการเป็นตัวช่วยย่อยพวกใบไม้ที่ปูกินส่งผลให้กลไกการย่อยสลายใบไม้นี้ภายในตัวปูเกิดขึ้นได้อย่างรวดเร็วและมีประสิทธิภาพมากขึ้น (Shokita, 2000)

6.3 <u>ปริมาณแทนนิน (tannin)</u> ซึ่งเป็นสารประกอบพวก polyphenol ซึ่งจะไปมีผลยับยั้งการทำงานของเอมไซม์ที่ช่วยในการย่อยอาหารภายในตัวปู (Shokita, 2000) ส่งผลให้ประสิทธิภาพในการดูดซึมสารอาหารของปูลดน้อยลง ซึ่งจากการวิเคราะห์องค์ประกอบทางเคมีของใบไม้ทั้ง 3 ลักษณะนี้พบว่า ใบไม้สีเหลืองซึ่งเป็นใบแก่ที่ร่วงหล่นใหม่ๆ มีปริมาณแทนนินสูงสุด รองลงมาเป็นใบไม้สีเขียว ส่วนใบไม้สีน้ำตาลมีปริมาณของสารแทนนินต่ำสุด เนื่องจากใบไม้เหล่านี้มีการร่วงหล่นมาเป็นระยะเวลานาน ทำให้เกิดการชะล้างของน้ำเอาพวกสารแทนนินออกไป (Poovachiranon and Tantichodok, 1991)

6.4 <u>ลักษณะรูปร่างของใบไม้</u> เช่น ใบไม้สีเขียวสด จะเป็นใบที่มีลักษณะกรอบเปราะกว่าพวกใบไม้สีเหลืองทำให้ง่ายต่อการหักและฉีกกินใบไม้ของปูแสมซึ่งอาจเป็นเหตุผลหนึ่งที่ทำให้ปูแสมชอบกินใบสีเขียว (สมบัติ ภู่วชิรานนท์, 2530) ถึงแม้ว่าสภาพธรรมชาตินั้นใบไม้สีเขียวจะพบร่วงหล่นได้น้อยกว่าใบสีเหลืองตามพื้นดิน โดยอาจเกิดจากลมที่พัดอย่างรุนแรงจนทำให้ใบไม้ร่วงหล่นก่อนกำหนด แต่จากพฤติกรรมของปูแสมในป่าชายเลนส่วนใหญ่ เช่น ปูแสมพวก Sesarminae และ Grapsinae พบว่าจะมีการปีนขึ้นไปบนต้นไม้ โดยเฉพาะในช่วงน้ำขึ้นสูง จึงทำให้ปูแสมสามารถกินใบไม้สีเขียวสดได้

ตารางที่ 2 ชนิดของอาหารที่พบในกระเพาะอาหารของปูแสมในกลุ่ม Sesarmid crabs บางชนิด

Species	Feeding type	Food	Author
Neoepisesarma mederi	omnivores/ detritivores	Vascular plants, surface soil, algae, diatoms, Crustacean debris	สุวรรณา จิตรสิงห์ (2519), Nakasone, *et al.* (1985), Poovachiranon and Tantichodok (1991)
Neoepisesarma vesicolor	omnivores/ detritivores	Vascular plants, surface soil, diatoms, Crustacean debris	Nakasone, *et al.* (1985), Poovachiranon and Tantichodok (1991), Thongtham, *et al.* (2004)
Perisesarma eumolpe	omnivores/ detritivores	Vascular plants, surface soil, algae, diatoms, Crustacean debris	Nakasone, *et al.* (1985), Poovachiranon and Tantichodok (1991)
Perisesarma haswelli	herbivores/ detritivores	Vascular plants, surface soil, diatoms	Poovachiranon and Tantichodok (1991)
Chiromanthes brevicristatum	herbivores/ detritivores	Vascular plants, surface soil, diatoms	Poovachiranon and Tantichodok (1991)
Parasesarma lanchesteri	herbivores	Vascular plants	Nakasone, *et al.* (1985)

ชีววิทยาการสืบพันธุ์ของปูแสม

1. การผสมพันธุ์ของปูแสม (mating)

ปูแสมเป็นสัตว์แยกเพศ และมีการปฏิสนธิภายใน (internal fertilization) โดยก่อนการผสมพันธุ์ ปูแสมจะมีพฤติกรรมในการเกี้ยวพาราสี(courtship)เกิดขึ้นเพื่อกระตุ้นให้ปูเพศเมียเตรียมพร้อมในการผสมพันธุ์ โดยพฤติกรรมดังกล่าวนี้มักเกิดในเวลากลางคืน บางชนิดเกิดภายในรู (Abele *et al.*, 1986) พฤติกรรมในการเกี้ยวพาราสีนั้นสามารถแสดงออกได้หลายรูปแบบแตกต่างไปตามชนิด จากการศึกษาของ Hartnoll (1969 อ้างตาม สุวรรณา จิตรสิงห์, 2519) พบว่าปูแสมในสกุล *Sesarma* เพศผู้จะทำเสียงเรียกร้องความสนใจจากปูเพศเมีย โดยการเคาะขาเดินกับพื้นดินเป็นจังหวะ และจะผสมพันธุ์กันหลังจากปูแสมเพศเมียลอกคราบแล้ว เมื่อมีการจับคู่ผสมพันธุ์ (mating) ปูเพศผู้จะปล่อยถุงเก็บสเปิร์มหรือถุงน้ำเชื้อ (spermatophore)ไว้ในถุงเก็บน้ำเชื้อ (spermatheca) ในปูแสมเพศเมียโดยสเปิร์มสามารถเก็บไว้ภายในปูเพศเมียได้นานหลายเดือน (Adiyodi, 1988) รังไข่ของปูเพศเมียพบอยู่ภายในกระดอง (carapace) โดยวางตัวอยู่ทางด้านหลัง (dorsal) ของทางเดินอาหาร (digestive gland) และมีการเจริญเป็นระยะต่างๆอยู่ภายในกระดอง ไข่ที่เจริญเต็มที่จะเคลื่อนมาตามท่อนำไข่ (oviducts) และรับการปฏิสนธิกับสเปิร์มที่ส่วนปลายของท่อ

นำไข่ก่อนจะถูกปล่อยออกนอกกระดองทางรูเปิดด้านล่าง (ventral) ของกระดองหรือบริเวณหน้าอก ไข่เหล่านี้จะเกาะติดกับขนที่เปลี่ยนแปลงมาจากรยางค์ส่วนท้องหรือจับปิ้ง (abdomen) ภายในไข่นอกกระดองที่ปูเพศเมียอุ้มอยู่คือเอ็มบริโอที่กำลังมีการเจริญก่อนจะฟัก (hatch) เป็นตัวอ่อน (larva)

2. การเจริญของอวัยวะสร้างเซลล์สืบพันธุ์ (Gonad development)

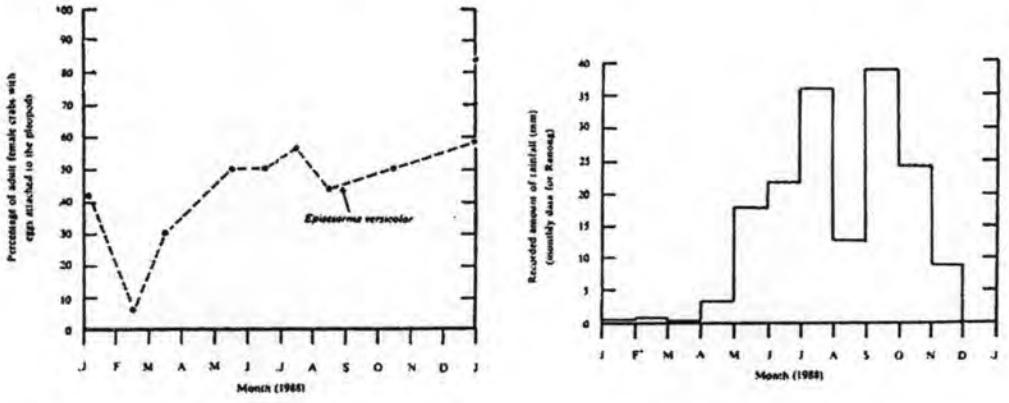
การศึกษาการเจริญของอวัยวะสร้างเซลล์สืบพันธุ์ (gonad) ของปูแสมสกุล *Neoepisesarma* ที่ทำการศึกษาในครั้งนี้ยังไม่พบมีรายงานการศึกษามาก่อน โดยมีรายงานพบการศึกษาในสัตว์พวกครัสเตเซียนเพียงไม่กี่ชนิด เช่น ในปูทะเล *Scylla* spp. (Quinn and Kojis, 1987; ชาญยุทธ สุดทองคง, 2539) ปูจักจั่น *Ranina ranina* (Minagawa *et al.*, 1993; Minagawa *et al.*, 1994) กุ้งมังกร (spiny lobster) *Panulirus japonicus* (Minagawa and Sano, 1997) เป็นต้น จากการศึกษาส่วนใหญ่ในปูชนิดอื่นๆ พบว่า ปูเพศเมียที่เริ่มมีความสมบูรณ์เพศ (sexual maturity) มีรังไข่ที่เริ่มมีการเจริญโดยสามารถสังเกตเห็นการเปลี่ยนแปลงได้ชัดเจนจากสีและขนาดของรังไข่ซึ่งจะมีการเปลี่ยนแปลงจากเส้นบางใสในช่วงที่ยังไม่สมบูรณ์เพศกลายเป็นสีขาวขุ่น จากนั้นรังไข่จะมีการขยายขนาดอย่างรวดเร็วและเปลี่ยนจากสีขาวขุ่นกลายเป็นสีเหลืองอ่อนและสีน้ำตาลตามลำดับ เนื่องจากมีการสะสมอาหารภายในเซลล์ไข่ (oocyte) โดยสามารถแบ่งระยะการเจริญของเซลล์ไข่ได้เป็น 2 ระยะใหญ่ๆ คือ ระยะ Previtellogenesis และระยะ Vitellogenesis ซึ่งเป็นช่วงที่เซลล์ไข่มีการสร้างและสะสมไข่แดงส่งผลให้เซลล์ไข่มีขนาดใหญ่ขึ้นมากและรังไข่มีขนาดใหญ่ขึ้นตามไปด้วย (Minagawa *et al.*, 1994) ส่วนการเจริญพันธุ์ของปูเพศผู้นั้นไม่พบการเปลี่ยนแปลงขนาดและสีของอวัยวะสร้างเซลล์สืบพันธุ์ที่ชัดเจนเช่น ในการเจริญของรังไข่ ลักษณะทางเนื้อเยื่อของอัณฑะพบกลุ่มเซลล์ที่มีการเจริญอยู่ในระยะเดียวกันอยู่ภายในเยื่อหุ้มเป็นพู (lobe) ซึ่งเป็นลักษณะเช่นเดียวกับที่พบในอัณฑะของแมลง ในปูเพศผู้ที่มีความสมบูรณ์เพศมากกว่าจะพบ spermatozoa ในสัดส่วนที่มากกว่าเซลล์ในระยะอื่นๆ

3. ไข่ (eggs) และฤดูวางไข่ (spawning season)

ไข่ที่ถูกผสมแล้วจะถูกเก็บไว้บนส่วนท้องของปูแสมเพศเมียกลายเป็นไข่นอกกระดองซึ่งมีการเจริญของเอ็มบริโอ (embryo) อยู่ภายในไข่ก่อนจะมีการฟักออกมาเป็นตัวอ่อนปู (larva) ซึ่งจะดำรงชีวิตเป็นแพลงก์ตอนชั่วคราว ปูแสมเพศเมียที่พร้อมจะวางไข่จะสามารถสังเกตได้จากสีของไข่นอกกระดองซึ่งจะเห็นเป็นสีเทาดำ และสามารถสังเกตเห็นตาของเอ็มบริโอเป็นจุดสีดำจากนอกเปลือกไข่ เนื่องจากในระหว่างที่เอ็มบริโอมีการเจริญอยู่ภายในเปลือกหุ้มไข่จะใช้อาหารจากไข่แดงทำให้สีของไข่จะค่อยๆ มีการเปลี่ยนแปลงจากสีเหลืองในช่วงเอ็มบริโอมีการเจริญระยะต้นกลายเป็นสีน้ำตาลและสีเทาดำเมื่อเอ็มบริโอเจริญมากขึ้นตามลำดับ (ฐิติทิพย์ ด้วงเงินและบุญชัย

เจียมปรีชา, 2547; บรรจง เทียนส่งรัศมี, 2546) สุวรรณา จิตรสิงห์ (2519) ศึกษาความดกไข่ (fecundity) และขนาดเมื่อเริ่มวางไข่ของปูแสมชนิด *N. mederi* พบว่าขนาดของปูแสมเพศเมียที่สามารถวางไข่ได้หรือมีไข่นอกกระดองจะพบอยู่ในช่วงขนาดความกว้างกระดองตั้งแต่ 26.00 - 39.90 มิลลิเมตร จะมีความดกไข่ตั้งแต่ 10,125 - 81,150 ฟอง โดยมีความดกไข่สูงสุดในช่วงเดือนกันยายน ซึ่งความดกไข่จะมีความสัมพันธ์โดยตรงกับขนาดของปูแสมเพศเมีย บรรจง เทียนส่งรัศมี (2546) รายงานว่าปูแสม *N. mederi* เพศเมียที่มีขนาดความกว้างตั้งแต่ 30-35 มิลลิเมตร (น้ำหนักประมาณ 20-40 กรัม) มีจำนวนไข่เฉลี่ยประมาณ 23,000-55,000 ฟอง

ส่วนการศึกษาช่วงฤดูวางไข่ของปูแสมสกุล *Neoepisesarma* โดยเฉพาะในปูแสม 2 ชนิด ได้แก่ *N. mederi* และ *N. versicolor* พบว่าปูแสมมีการวางไข่ตลอดปีแต่จะมีช่วงฤดูที่ปูแสมจะมีการวางไข่ชุกชุมในรอบปี ซึ่งมีความแตกต่างกันในแต่ละพื้นที่โดยสัมพันธ์กับช่วงฤดูมรสุมที่มีปริมาณอาหารและความเค็มเหมาะสมกับการเจริญของตัวอ่อนปูแสม บรรจง เทียนส่งรัศมี (2546) รายงานว่าปูแสม *N. mederi* จะมีช่วงฤดูวางไข่ชุกชุมมี 2 ช่วง ช่วงแรกอยู่ระหว่างเดือนเมษายนถึงเดือนกรกฎาคม ช่วงที่สองอยู่ระหว่างเดือนกันยายนถึงเดือนพฤศจิกายน ซึ่งในช่วงฤดูวางไข่นี้ปูแสมเพศเมียจะออกจากรูลงไปวางไข่ในน้ำบริเวณป่าชายเลนปากแม่น้ำที่ความเค็มประมาณ 5-20 psu จากรายงานการวิจัยของโครงการ UNDP/UNESCO Regional Mangrove Project (1991) ศึกษาช่วงฤดูวางไข่ของปูแสม *N. versicolor* ในบริเวณป่าชายเลน คลองหงาว จังหวัดระนอง พบตัวอย่างปูแสมเพศเมียที่มีการวางไข่หรือมีไข่นอกกระดองตลอดปีแต่พบชุกชุมมากในช่วงฤดูฝนตั้งแต่เดือนพฤษภาคมถึงเดือนธันวาคมโดยมีสัดส่วนตัวอย่างปูเพศเมียที่มีไข่นอกกระดองประมาณร้อยละ 40-50 ของปูเพศเมียที่พบในแต่ละเดือน หลังจากนั้นสัดส่วนปูเพศเมียที่วางไข่จะลดต่ำลงและจะเพิ่มสูงขึ้นอีกครั้งในช่วงฤดูแล้งในเดือนมีนาคม คิดเป็นสัดส่วนประมาณร้อยละ 30 ของตัวอย่างปูเพศเมียทั้งหมด (รูปที่ 4)



รูปที่ 4 ช่วงฤดูวางไข่ของปูแสม *N. versicolor* บริเวณป่าชายเลนคลองหงาว จ. ระนอง เปรียบเทียบกับปริมาณน้ำฝนในแต่ละเดือน (UNDP/UNESCO Regional Mangrove Project, 1991)

4. ปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อการวางไข่

การวางไข่ของปูแสมในป่าชายเลนจะมีความสัมพันธ์กับปัจจัยสิ่งแวดล้อมหลายประการที่กระทำร่วมกัน ทั้งปัจจัยทางกายภาพและชีวภาพ ที่สำคัญได้แก่ ปริมาณอาหาร ความเค็ม อุณหภูมิ ลักษณะข้างขึ้นข้างแรมของดวงจันทร์ (lunar phase) และการแก่งแย่งระหว่างปูกลุ่มเดียวกัน (Warner, 1977 ; Adiyodi; 1988) ทั้งนี้เนื่องจากปัจจัยเหล่านี้ล้วนเป็นตัวกำหนดอัตราการอยู่รอดของตัวอ่อนปูเพราะหากการวางไข่เกิดขึ้นในช่วงที่ปัจจัยสิ่งแวดล้อมไม่เหมาะสมจะส่งผลให้อัตราการเจริญเติบโตของตัวอ่อนปูช้าลงทำให้มีอัตราการตายของตัวอ่อนปูสูงขึ้น ทั้งนี้เนื่องจากในช่วงที่ดำรงชีวิตเป็นตัวอ่อนปูซึ่งเป็นแพลงก์ตอนชั่วคราวถือเป็นช่วงวิกฤติเพราะอาจกลายเป็นอาหารของสัตว์น้ำหลายชนิด อีกทั้งช่วงที่เป็นตัวอ่อนปูเป็นช่วงที่มีความทนทานต่อการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยสิ่งแวดล้อมได้ในช่วงแคบกว่าในช่วงที่เป็นตัวโตเต็มวัย

ปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่เป็นตัวควบคุมกลไกการวางไข่จะมีความแตกต่างกันไปตามแหล่งอาศัยของปู ปูชนิดเดียวกันแต่อาศัยอยู่ในพื้นที่ต่างกันอาจมีช่วงฤดูวางไข่แตกต่างกันได้เนื่องจากความแตกต่างของปัจจัยสิ่งแวดล้อมโดยเฉพาะปัจจัยทางกายภาพที่เป็นตัวกำหนดปริมาณอาหารของตัวอ่อนปู จากการศึกษาช่วงฤดูวางไข่ของปูที่อาศัยอยู่ในบริเวณเอสทูรี่ในเขตร้อนหลายชนิดพบว่าโดยทั่วไปปูมีการวางไข่เกิดขึ้นตลอดทั้งปีหรือมีช่วงฤดูวางไข่หลายเดือน โดยปูมีการวางไข่ชุกชุมในช่วงฤดูมรสุมหรือฤดูฝน (Monsoon rains) (Adiyodi, 1988) ปัจจัยหลักที่เป็นตัวควบคุมกลไกการวางไข่ได้แก่ ปริมาณฝนในรอบปีซึ่งเป็นตัวกำหนดปริมาณอาหารของตัวอ่อนปู ส่วนความเค็มมีผลต่อความทนทานทางสรีรวิทยาของตัวอ่อนปู ส่วนปูที่อาศัยอยู่ในเขตอบอุ่นพบปัจจัยหลักที่เป็นตัวควบคุมกลไกการวางไข่ได้แก่ อุณหภูมิและช่วงระยะเวลาที่ได้รับแสง (photo period) ซึ่งจะเป็นตัวกำหนดปริมาณอาหารตามฤดูกาล

4.1 <u>ปริมาณอาหารของตัวอ่อนปู</u>

อาหารของตัวอ่อนปูได้แก่ พวกแพลงก์ตอนพืช เช่น ไดอะตอมและแพลงก์ตอนสัตว์บางชนิด (Warner, 1977) ความอุดมสมบูรณ์ของแพลงก์ตอนพืชและแพลงก์ตอนสัตว์จะมีความสัมพันธ์กับปริมาณสารอาหารในป่าชายเลนซึ่งได้มาจากการชะล้างจากแผ่นดินและพัดพามาตามแม่น้ำออกสู่บริเวณเอสทูรี่ ดังนั้นในช่วงฤดูฝนบริเวณเอสทูรี่จะมีสารอาหารอุดมสมบูรณ์และมักจะมีแพลงก์ตอนพืชอยู่หนาแน่น (อิชฌิกา พรหมทอง, 2542) อัจฉราภรณ์ เปี่ยมสมบูรณ์ และคณะ (2547) ศึกษาความหลากหลายและผลผลิตของแพลงก์ตอนพืชในบริเวณป่าชายเลนอ่าวปากพนัง พบว่าไดอะตอมเป็นแพลงก์ตอนพืชที่พบเป็นกลุ่มเด่นมีความหนาแน่นสูงกว่าร้อยละ 75 ของความหนาแน่นของไมโครแพลงก์ตอนทั้งหมด โดยไดอะตอมสกุลที่พบได้ชุกชุม ได้แก่ สกุล *Skeletonema* สกุล *Cylindrotheca* สกุล *Nitzschia* และสกุล *Surirella* จากการศึกษาช่วงฤดูวางไข่ของปูที่อาศัยอยู่บริเวณเอสทูรี่เขตร้อนหลายชนิดพบว่า ช่วงฤดูที่ปูจะมีการวางไข่ชุกชุมจะเป็นช่วงฤดูมรสุมหรือฤดูฝนเนื่องจากเป็นช่วงที่มีปริมาณอาหารของตัวอ่อนปูได้แก่ พวก

แพลงก์ตอนพืช แพลงก์ตอนสัตว์บางชนิด และอินทรีย์สารที่อุดมสมบูรณ์ ส่งผลให้ตัวอ่อนปูมีการเจริญเติบโตจนเป็นตัวเต็มวัยได้อย่างรวดเร็ว ตัวอ่อนปูจึงมีอัตราการรอดตายสูง

4.2 ความเค็ม

การเปลี่ยนแปลงความเค็มในบริเวณเอสทูรี่ถือเป็นปัจจัยสำคัญมีผลต่อความทนทานทางสรีรวิทยาของตัวอ่อนปู ส่งผลต่ออัตราการอยู่รอดของตัวอ่อนปูแสม (ฐิติทิพย์ ด้วงเงิน และบุญชัย เจียมปรีชา, 2547 ; ชาญยุทธ สุดทองคง และคณะ, 2548) นอกจากนี้ยังพบว่าความเค็มมีผลต่อการฟักของเอ็มบริโอเป็นตัวอ่อนปูแสม จากการศึกษาอัตราการฟักของปูแสม *N. mederi* ในระดับความเค็มต่าง ๆ ของฐิติทิพย์ ด้วงเงิน และบุญชัย เจียมปรีชา (2547) พบว่าเอ็มบริโอปูแสมจะถูกฟักไปเป็นตัวอ่อนปูระยะ zoea ได้ที่ความเค็มตั้งแต่ 5- 30 psu โดยมีอัตราการฟักไข่เฉลี่ยมากกว่าร้อยละ 97 ยกเว้นที่ความเค็ม 0 psu ไข่ปูแสมจะไม่สามารถฟักเป็นตัวได้ จากการศึกษาการเจริญของตัวอ่อนปูแสมในสกุล *Neoepisesarma* พบว่าความเค็มมีผลต่ออัตราการรอดของตัวอ่อนปูแสมระยะต่าง ๆ ระดับความเค็มที่เหมาะสมต่อการอยู่รอดของตัวอ่อนปูจะแตกต่างกันแล้วแต่ชนิดและระยะการเจริญของปูแสม ดังตารางที่ 3

ตารางที่ 3 ช่วงความทนทานต่อความเค็มของตัวอ่อนปูแสมสกุล *Neoepisesarma* ระยะต่างกัน

ชนิด	ระยะ Zoea-Megalopa		ระยะ Megalopa- first crab		ผู้วิจัย
	ช่วงความทนทานต่อความเค็ม (psu)	ช่วงความเค็มที่เหมาะสม (psu) (อัตราการรอดมากกว่าร้อยละ 50)	ช่วงความทนทานต่อความเค็ม (psu)	ช่วงความเค็มที่เหมาะสม (psu) (อัตราการรอดมากกว่าร้อยละ 10)	
Neoepisesarma mederi	5-30 *ช่วงความเค็มที่ทดลอง (5-30 psu)	10-30	5-30 *ช่วงความเค็มที่ทดลอง (5-30 psu)	15-30	ฐิติทิพย์ ด้วงเงิน และบุญชัย เจียมปรีชา (2547)
Neoepisesarma vesicolor	15-25 *ช่วงความเค็มที่ทดลอง(15-25psu)	20-25	15-25 *ช่วงความเค็มที่ทดลอง(15-25psu)	20-25	ชาญยุทธ สุดทองคง และคณะ (2548)

4.3 ลักษณะข้างขึ้นข้างแรมของดวงจันทร์ (Lunar cycles)

ลักษณะข้างขึ้นข้างแรมของดวงจันทร์มีความสัมพันธ์กับลักษณะน้ำขึ้นน้ำลง (tidal cycles) ซึ่งเป็นตัวกำหนดช่วงเวลาในการฟักของเอ็มบริโอ (hatch)ออกเป็นตัวอ่อนปู ปูในป่าชายเลนหลายชนิด เช่น ปูแสมพวก Sesarmid crabs และปูก้ามดาบ (*Uca* spp.) จะมีการฟักออกเป็นตัวอ่อนปูระยะ zoea ในเวลากลางคืนตอนน้ำขึ้นสูงสุดในช่วงน้ำเกิด เพื่อหลีกเลี่ยงผู้ล่าและอาศัยน้ำขึ้นน้ำลงเป็นตัวพัดพาตัวอ่อนปูให้กระจายออกจากแหล่งอาศัยซึ่งอยู่บริเวณตอนบนของหาดสูงจากระดับน้ำทะเล (Morgan, 1987; Saigusa, 2000) Macintosh (1984) รายงานว่าช่วงเวลาในการฟักไข่ออกเป็นตัวอ่อนปูในป่าชายเลนมักจะเกิดขึ้นในช่วงที่น้ำขึ้นสูงท่วมพื้นที่แหล่งอาศัย จากการศึกษาช่วงเวลาในการฟักของเอ็มบริโอออกเป็นตัวอ่อนปูในป่าชายเลน 5 ชนิด ได้แก่ *Metaplax elegans, Uca dussumieri, U. rosea, Sesarma onychophorum* และ *S. versicolor* ในห้องปฏิบัติการ พบว่าจะมีการเจริญของเอ็มบริโออยู่ภายในเยื่อหุ้มไข่เป็นเวลา 14-17 วัน การฟักเอ็มบริโอออกเป็นตัวอ่อนปูระยะ zoea จะเกิดขึ้นในบริเวณป่าชายเลนในช่วงน้ำขึ้นสูงสุดในช่วงน้ำเกิด ถึงแม้ว่าปูที่นำมาทดลองจะอยู่ภายใต้ห้องปฏิบัติการซึ่งไม่ปรากฏสภาวะน้ำขึ้นน้ำลงก็ตาม

5. การเจริญของตัวอ่อนปูแสม

เมื่อเอ็มบริโอฟักออกมาเป็นตัวแล้วจะเจริญเป็นตัวอ่อนปูอีก 2 ระยะ ซึ่งดำรงชีวิตเป็นแพลงก์ตอนชั่วคราวโดยในระยะแรกคือ zoea ก็จะมีการเปลี่ยนแปลงเข้าสู่ระยะ megalopa ซึ่งมักจะเริ่มมีการปรับตัวไปหาอาหารอยู่ตามบริเวณหน้าดินเพื่อเตรียมพร้อมที่จะลงมาเกาะ จากนั้นจึงเจริญไปเป็นลูกปูขนาดเล็กที่มีลักษณะเหมือนตัวเต็มวัย (juvenile) ฐิติทิพย์ ด้วงเงินและบุญชัย เจียมปรีชา (2547) รายงานว่าปูแสม *Neoepisesarma mederi* เมื่อเอ็มบริโอฟักเป็นตัวอ่อนปูระยะ zoea ซึ่งสามารถแบ่งเป็นระยะย่อยๆ 5 ระยะตั้งแต่ zoea 1-zoea 5 แล้วจึงเจริญเข้าสู่ระยะ megalopa ซึ่งใช้เวลา 10-15 วัน ส่วนการเจริญจากระยะ megalopa จนถึงระยะ first crab จะใช้เวลา 10-15 วัน ส่วนการศึกษาปูแสมในป่าชายเลนชนิดอื่นๆ ก็พบว่ามีระยะเวลาของการเจริญในช่วงตัวอ่อนใกล้เคียงกันแต่อาจแตกต่างกันตรงการแบ่งระยะของการเจริญเท่านั้นโดยเฉพาะในระยะ zoea มูฮัมหมาด จิตรณรงค์และวินัย เถรว่อง (2544) ศึกษาการเจริญของตัวอ่อนปูแสม *Sesarma* sp. พบว่ามีระยะ zoea 3 ระยะ โดยจะอยู่ในระยะ zoea เป็นเวลา 15 วัน จึงเจริญไปเป็นระยะ megalopa ซึ่งมี 1 ระยะมีอายุประมาณ 15-17 วัน ทิพย์นภา สุวรรณสนิท และคณะ (2550) ทำการศึกษาการพัฒนาของตัวอ่อนปูแสม *N. mederi* จากป่าชายเลนอ่าวปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช พบว่าพัฒนาการของปูแสมชนิดนี้ประกอบด้วยระยะ zoea 4 ขั้น ระยะ megalopa 1 ขั้นและระยะวัยรุ่น รูปร่างลักษณะ zoea ของปูแสมชนิดนี้คล้ายคลึงกับปูแสมชนิดอื่นในระยะเดียวกัน

พลวัตประชากรของสัตว์น้ำ (Population dynamics)

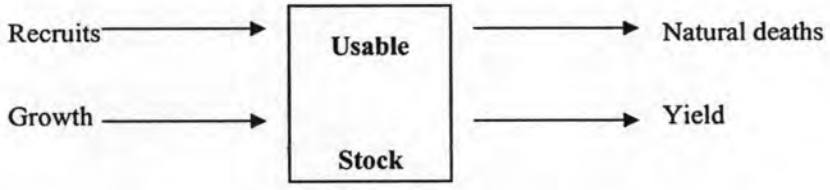
พลวัตประชากรเป็นการศึกษาถึงปัจจัยที่ควบคุมการเปลี่ยนแปลงขนาดและน้ำหนักของประชากรสัตว์น้ำ และอัตราการเปลี่ยนแปลงของพารามิเตอร์ของประชากร (population parameters) ที่เกิดขึ้นโดยธรรมชาติและโดยการประมง รวมทั้งการเปลี่ยนแปลงที่จะเกิดขึ้นกับประชากรเนื่องจากอิทธิพลของการประมง ความรู้จากการศึกษาพลวัตประชากรนี้สามารถนำไปใช้ในการวางแผนการจัดการการใช้ทรัพยากรประมง เพื่อให้ได้ผลการจับสูงสุด และยาวนานที่สุด (maximum sustained yield) ปัจจัยที่เป็นตัวควบคุมการเปลี่ยนแปลงจำนวนและน้ำหนักของสัตว์น้ำ สามารถแบ่งเป็น 2 ประเภทใหญ่ๆ

1. ปัจจัยที่มีผลให้ขนาดประชากรและน้ำหนักประชากรเพิ่มขึ้นได้แก่ การเกิด (natality) การเติบโต (growth) และการทดแทนที่ (recruitment)

2. ปัจจัยที่มีผลทำให้ขนาดประชากรและน้ำหนักประชากรลดลงได้แก่ การตาย (mortality) ซึ่งอาจมีสาเหตุมาจากการตายโดยธรรมชาติ และการตายโดยการทำประมง

ปัจจัยต่างๆ เหล่านี้จะมีความแตกต่างกันไปขึ้นกับชนิดของสัตว์น้ำ หรือแม้แต่ในสัตว์น้ำชนิดเดียวกันก็อาจมีปัจจัยต่าง ๆ เหล่านี้แตกต่างกันไปตามแหล่งที่อยู่อาศัยที่แตกต่างกันได้ ซึ่งเป็นผลมาจากอิทธิพลของสิ่งแวดล้อมทางธรรมชาติทั้งในแง่ของปัจจัยทางกายภาพและปัจจัยทางชีวภาพ ตลอดจนอิทธิพลของมนุษย์ เช่น การทำประมง เป็นต้น

ประชากรที่เราสนใจในการประเมินสภาวะทรัพยากรสัตว์น้ำ คือ ส่วนของประชากรที่เราจับมาใช้ประโยชน์ได้หรือมีขนาดโตพอที่จะถูกจับโดยการประมงได้ (usable stock) ซึ่งการเปลี่ยนแปลงใน usable stock จะเกิดขึ้นเนื่องจากการเติบโต การทดแทนที่ และการตายเท่านั้นดังรูปที่ 5



รูปที่ 5 ไดอะแกรมแสดงพลวัตประชากรในสต็อคที่มีการประมง
(Ricker, 1958 อ้างถึงใน ปรีชา สมมณี, 2526)

Russell สร้างแบบจำลองทางคณิตศาสตร์ เพื่ออธิบายการเปลี่ยนแปลงของประชากรสัตว์น้ำที่เราจับมาใช้ประโยชน์ (Usable Stock) ดังสมการ 1.1

$$S_2 = S_1 + (R+G) - (D+Y) \text{ ---------- } 1.1$$

เมื่อ S_2 = น้ำหนักของประชากรที่เรานำมาใช้ประโยชน์ (Usable Stock) ตอนปลายปี

S_1 = น้ำหนักของประชากรที่เรานำมาใช้ประโยชน์ (Usable Stock) ตอนต้นปี

R = น้ำหนักของประชากรที่เพิ่มขึ้น เนื่องจากการทดแทนที่

G = น้ำหนักของประชากรที่เพิ่มขึ้น เนื่องจากการเติบโต

D = น้ำหนักของประชากรที่ลดลงเนื่องจากการตายโดยธรรมชาติ

Y = น้ำหนักของประชากรที่ลดลงเนื่องจากการตายโดยการประมง หรือส่วนที่ถูกจับ

จากสมการขนาดประชากรจะคงที่ เมื่อ ($S_2 = S_1$) นั่นคือ (R+G) เท่ากับ (D+Y) ดังนั้นหากเราต้องการควบคุมขนาดประชากรให้อยู่ในสภาวะสมดุล จะต้องควบคุมที่ปัจจัยการตายโดยการประมง หรือค่า Y ซึ่งสามารถควบคุมจัดการให้มากหรือน้อยได้ แต่ข้อเสียของโมเดลนี้คือ ไม่มีการอธิบายถึงความสัมพันธ์ของปัจจัยทั้ง 4 ไว้เนื่องจากในสภาพเป็นจริง เมื่อปัจจัยตัวใดตัวหนึ่งเปลี่ยนไป จะส่งผลกระทบให้ปัจจัยตัวอื่นๆ เปลี่ยนแปลงตามไปด้วย อีกทั้งการนำสมการของ Russell ไปใช้ในทางปฏิบัติทำได้ยาก เนื่องจากแสดงปัจจัยต่างๆ ในรูปของน้ำหนัก แต่อย่างไรก็ตามโมเดลของ Russell ถือเป็นรากฐานของโมเดลต่างๆ ในปัจจุบัน

1. การเติบโต (Growth)

การเติบโต (growth) หมายถึง การเพิ่มขึ้นของขนาดความยาวหรือน้ำหนัก เมื่อสัตว์น้ำมีอายุมากขึ้น โดยน้ำหนักที่เพิ่มขึ้นนี้จะไปรวมกับมวลชีวภาพหรือน้ำหนักของ stock ที่มีอยู่เดิม การเติบโตเป็นขบวนการที่เกี่ยวข้องกับอายุของสัตว์น้ำ ดังนั้นแบบจำลองการเติบโตจึงมักแสดงถึงขนาดหรือน้ำหนักของสัตว์ในแง่ที่เป็นฟังก์ชั่นของอายุ โดยเรียกเส้นโค้งที่แสดงความสัมพันธ์ระหว่างอายุกับขนาดหรือน้ำหนักของสัตว์น้ำว่าเส้นโค้งการเจริญเติบโต (growth curve)

Von Bertalanfly (1938 อ้างถึงใน Sparre and Venema, 1992) สร้างโมเดลการเติบโต โดยอาศัยหลักว่า การเติบโตเป็นผลลัพธ์ของขบวนการ anabolism และ catabolism ของร่างกาย สมการการเติบโตของ Von Bertalanfly สามารถแสดงได้ทั้งในรูปของความยาว หรือน้ำหนักที่เป็นฟังก์ชั่นของอายุดังสมการ 1.2 และ 1.3

$$L_t = L_\infty (1-e^{-K(t-t_0)}) \quad \text{----------} \quad 1.2$$

$$W_t = W_\infty (1-e^{-K(t-t_0)})^3 \quad \text{----------} \quad 1.3$$

เมื่อ L_t = ความยาวของสัตว์น้ำที่อายุ t

W_t = น้ำหนักของสัตว์น้ำที่อายุ t

L_∞ = ความยาวสูงสุดที่สัตว์น้ำชนิดนั้นสามารถเติบโตได้

W_∞ = น้ำหนักสูงสุดของสัตว์น้ำ

K = สัมประสิทธิ์ของการเติบโต (curvature parameter)

t_0 = อายุของสัตว์น้ำที่มีความยาวเท่ากับศูนย์

t = อายุของสัตว์น้ำ

การใช้โมเดลการเติบโตของ Von Betalanfly มีข้อกำหนดว่า สิ่งมีชีวิตนั้นจะต้องมีลักษณะรูปแบบการเติบโตเป็นแบบ isometic นั่นคือ การเติบโตในทุกส่วนของร่างกายจะมีการเติบโตอย่างเป็นสัดส่วนกันหรืออาจกล่าวว่ารูปร่างของสัตว์ไม่มีการเปลี่ยนแปลงตลอดเวลาที่มีการเติบโต สิ่งมีชีวิตที่มีการเติบโตแบบ isometic จะมีน้ำหนักตัวเป็นสัดส่วนโดยตรงกับความยาวกำลัง 3 ดังสมการ 1.4

$$W = qL^3 \quad \text{---------- 1.4}$$

เมื่อ W = น้ำหนักตัว

L = ความยาว

q = ค่าคงที่

2. การประมาณค่าพารามิเตอร์การเติบโต

วิธีการประมาณค่าพารามิเตอร์การเติบโตตามแบบจำลองการเติบโตของ Von Bertalanffy ได้แก่ ค่า K, L_∞ และ t_0 นั้น ส่วนใหญ่เป็นวิธีการที่ใช้กับสัตว์น้ำในเขตอบอุ่น โดยอาศัยข้อมูลนำเข้าเป็นข้อมูลอายุกับความยาวเป็นหลักเนื่องจากการประเมินอายุของสัตว์น้ำในเขตอบอุ่นทำได้ง่าย แต่การประเมินอายุของสัตว์น้ำในเขตร้อนนั้นทำได้ยากและมีความคลาดเคลื่อนสูง จึงมีการคิดค้นวิธีการต่าง ๆ ในการที่จะจำแนกรุ่นของสัตว์น้ำจากข้อมูลการแจกแจงความถี่ของความยาว แทนการประเมินอายุของสัตว์น้ำโดยตรง ซึ่งอาศัยหลักว่า สัตว์น้ำที่อยู่ในรุ่นเดียวกันจะมีการแจกแจงแบบปกติ (normal distribution) และเมื่อสัตว์น้ำมีการเติบโตฐานนิยมของความยาวจะเลื่อนไปในกลุ่มของสัตว์น้ำที่มีขนาดโตขึ้น วิธีการแยกรุ่นของสัตว์น้ำโดยอาศัยข้อมูลการแจกแจงความถี่ของความยาวมีหลายวิธี เช่น วิธีของ Petersen, Harding-Cassie, Tanaka และ Bhattacharya เป็นต้น (ธนิษฐา ทรรพนันทน์, 2543) ซึ่งวิธีการต่าง ๆ เหล่านี้ จะเป็นวิธีการที่ใช้ในการแยกองค์ประกอบของการแจกแจง ออกเป็นการแจกแจงแบบปกติหลายๆ ชุดแยกกัน และสามารถหาค่าความกว้างกระดองเฉลี่ยของการแจกแจงแบบปกติในแต่ละชุดได้ จากนั้นจึงนำค่าความยาวเฉลี่ยของแต่ละกลุ่มอายุที่ได้นี้มาใช้ในการประมาณค่าพารามิเตอร์การเติบโต (L_∞ และ K) ซึ่งสามารถทำได้หลายวิธี

1. วิธีของ Gulland and Holt: สามารถหาค่าพารามิเตอร์การเติบโตได้แก่ K และ L_∞ ได้จากการวิเคราะห์การถดถอย (linear regression analysis) ระหว่างค่า L_t คือค่าความยาวเฉลี่ยในช่วงเวลา t ถึง t+Δ t ($L_{t\ เฉลี่ย} = (L_t + L_{t+\Delta t}) / 2$) กับค่าความยาวที่เพิ่มขึ้นต่อหน่วยเวลา ($\Delta L / \Delta t$) ดังสมการ 1.5

$$\Delta L / \Delta t = a + b * L_{t\ เฉลี่ย} \quad \text{---------- 1.5}$$

โดยที่ $K = -b$ และ $L_\infty = -a / b$

2. วิธีของ Ford – Walford: สามารถหาค่าพารามิเตอร์การเติบโตได้แก่ K และ L_∞ ได้จากการวิเคราะห์การถดถอย (linear regression analysis) ระหว่างความยาวเมื่อสัตว์น้ำมีอายุ t+Δt ($L_{t+\Delta t}$) กับความยาวเมื่อสัตว์น้ำมีอายุ (L_t) ดังสมการ 1.6

$$L_{t+\Delta t} = a + b * L_t \quad \text{---------- 1.6}$$

โดยที่ $K = -\ln b / \Delta t$ และ $L_\infty = a/(1-b)$

3. วิธีของ Chapman: สามารถหาค่าพารามิเตอร์การเติบโตได้แก่ K และ L_∞ ได้จากการวิเคราะห์การถดถอยระหว่าง $L_{t+\Delta t} - L_t$ กับ L_t ดังสมการ 1.7

$$L_{t+\Delta t} - L_t = a + b * L_t \quad \text{---------- 1.7}$$

โดยที่ $K = -\ln(1+b) / \Delta t$ และ $L_\infty = -a / b$

4. วิธีของ Von Bertalanffy: เป็นการประมาณค่าพารามิเตอร์การเติบโตค่า K และ t_0 ได้ โดยต้องทราบค่า L_∞ ก่อน จากการวิเคราะห์การถดถอย ระหว่างค่า $-\ln [1-L_t / L_\infty]$ กับ t ดังสมการ 1.8

$$-\ln (1- L_t / L_\infty) = -Kt_0 + Kt \quad \text{---------- 1.8}$$

โดยที่ $K = b$ และ $t_0 = - a / b$

- การประมาณค่า t_0

เมื่อทราบค่า L_∞ , K และข้อมูลความยาวของสัตว์ตอนแรกเกิดหรือตอนที่ฟักเป็นตัว (hatching) (ปรีชา สมมณี, 2526) สามารถนำไปประมาณค่า t_0 จากสมการ 1.9

$$t_0 = (1 / K)^* \ln [(L_\infty - L_0)/L_\infty] \text{---------- 1.9}$$

เมื่อ t_0 = อายุของสัตว์น้ำเมื่อมีความยาวเท่ากับศูนย์

K = สัมประสิทธิ์ของการเติบโต

L_∞ = ความยาวสูงสุดที่สัตว์น้ำชนิดนั้นสามารถเติบโตได้

L_0 = ความยาวของสัตว์ตอนแรกเกิด หรือตอนที่ฟักออกเป็นตัว (hatching)

3. การตาย (Mortality)

การตาย (Mortality) เป็นปัจจัยที่ส่งผลให้จำนวนประชากรและน้ำหนักของประชากรใน stock มีค่าลดลง การตายสามารถแบ่งออกได้ เป็น 2 สาเหตุใหญ่ ๆ คือ

1. การตายเนื่องจากการประมง (Fishing mortality) เป็นการตายเนื่องจากการกระทำของมนุษย์จะมีค่ามากหรือน้อยขึ้นกับปริมาณการประมง (amount of fishing)

2. การตายโดยธรรมชาติ (Natural mortality) เป็นการตายด้วยสาเหตุอื่น ๆ ที่ไม่ใช่การประมง เช่น โรค (diseases), ผู้ล่า (predator), ปรสิต (parasite) เป็นต้น

แบบจำลองทางคณิตศาสตร์ที่อธิบายถึงการตายของประชากรสัตว์น้ำนั้นจะมีข้อกำหนดคือ ประชากรสัตว์น้ำที่ศึกษาต้องอยู่ในรุ่นเดียวกัน (Cohort approach) และเป็นประชากรแบบปิด (close population) คือ ไม่มีการอพยพเข้าและอพยพออก ดังนั้นการลดลงของประชากรจึงเกิดจากการตายอย่างเดียว จากข้อกำหนดเมื่อพิจารณาจากจำนวนสัตว์น้ำในรุ่นเดียวกัน พบว่าจะมีจำนวนลดลงตลอดเวลาเนื่องจากมีการตายเกิดขึ้น โดยที่จำนวนสัตว์น้ำในรุ่นจะลดลงมากหรือน้อยขึ้นกับจำนวนสัตว์น้ำที่มีอยู่ในตอนเริ่มต้น ซึ่งสามารถเขียนอัตราการเปลี่ยนแปลงของจำนวนสัตว์น้ำในรุ่นเดียวกันในช่วงเวลา t ถึง $t+d_t$ ได้ดังสมการ 1.10

$$dN/d_t = -ZN \text{ ---------- 1.10}$$

เมื่อ dN/d_t = จำนวนสัตว์น้ำที่ลดลงในช่วงเวลา t ถึง $t+d_t$

N = จำนวนสัตว์น้ำเมื่อเวลา t ใดๆ

Z = สัมประสิทธิ์การตายรวม (instantaneous total mortality coefficient)

เนื่องจากแบ่งสาเหตุการตายออกได้เป็น 2 ประเภทใหญ่ ๆ คือ การตายโดยธรรมชาติและการตายโดยการประมง ดังสมการ 1.11

$$Z = F+M \quad \text{---------- 1.11}$$

เมื่อ Z = สัมประสิทธิ์การตายรวม

F = สัมประสิทธิ์การตายโดยการประมง

M = สัมประสิทธิ์การตายโดยธรรมชาติ

จำนวนสัตว์น้ำที่เหลืออยู่ในช่วงเวลา t ใด ๆ จะหาได้จากสมการ 1.12

$$N_t = N_0 e^{-Zt} \quad \text{---------- 1.12}$$

เมื่อ N_t = จำนวนสัตว์น้ำที่เหลือในช่วงเวลาใด ๆ

N_0 = จำนวนสัตว์น้ำตอนเริ่มต้น

Z = สัมประสิทธิ์การตายรวม (instantaneous total mortality coefficient)

4. การประมาณค่าสัมประสิทธิ์การตาย

การประมาณค่าสัมประสิทธิ์การตาย ได้แก่ค่า Z, F และ M สามารถประมาณได้โดยอาศัยข้อมูลการแจกแจงความถี่ของความยาว และค่าพารามิเตอร์การเติบโต ได้แก่ L_∞ และ K จากสมการการเติบโตของ Von Bertalanffy ตามวิธีการต่าง ๆ ดังนี้

1. วิธี linearized length converted catch curve (Sparre and Venema, 1992) เป็นวิธีการหาสัมประสิทธิ์การตายรวม (Z) จากความสัมพันธ์ระหว่างจำนวนสัตว์น้ำที่ถูกจับกับความยาวของสัตว์น้ำในแต่ละอันตรภาคชั้นในรูปลอการิธึมธรรมชาติ โดยใช้สมการการเติบโตของ Von Bertalanffy เปลี่ยนความยาวของสัตว์น้ำที่ถูกจับได้ให้อยู่ในรูปของอายุ ดังสมการ 1.13

$$\ln (C_{(i)} / \Delta t_{(i)}) = a - Z * t_{[(L(i)+L(i+1))/2]} \quad \text{---------- 1.13}$$

เมื่อ $L_{(i)}$ = ขีดจำกัดล่าง (Lower limit) ของอัตราภาคชั้นที่ (i)

$C_{(i)}$ = จำนวนตัวของสัตว์น้ำในอัตราภาคชั้นที่ (i)

$t_{(i)}$ = อายุของสัตว์น้ำที่ความยาว L_i

$\Delta t_{(i)}$ = พิสัย (range) ของอายุระหว่าง $t_{(i)}$ และอายุ $t_{(i+1)}$

$$= (1/K)^* \ln [(L_\infty - L_{(i)}) / (L_\infty - L_{(i+1)}]$$

$$t_{[(L(i)+L(i+1))/2]} = t_0 - (1/K) * \ln [1-(L_{(i)} + L_{(i+1)}) / 2L_\infty]$$

ถ้าพลอตระหว่าง $\ln (C_{(i)} / \Delta t_{(i)})$ กับ $t_{[(L(i)+L(i+1)/2]}$ แล้ววิเคราะห์การถดถอยจะได้ ความชัน (b) = -Z

2. วิธี Cumulated Catch Curve หรือ วิธีของ Jones and Von Zalinge (Sparre and Venema, 1992) เป็นการหาสัมประสิทธิ์การตายรวม (Z) จากความสัมพันธ์ระหว่างจำนวนสะสมของสัตว์น้ำที่ความยาวในอันตรภาคชั้นต่างๆ จนถึง อันตรภาคชั้นสุดท้าย กับ ผลต่างระหว่างความยาวสูงสุดกับความยาวขีดจำกัดล่างในแต่ละอันตรภาคชั้นนั้นในรูปลอการิธึมธรรมชาติ ดังสมการ 1.14

$$\ln C_{(i)} = a + (Z/K) * \ln (L_\infty - L_{(i)}) \text{ ---------- } 1.14$$

เมื่อ $C_{(i)}$ = จำนวนสะสมของสัตว์น้ำตั้งแต่อันตรภาคชั้นที่ (i) จนถึงอันตรภาคชั้นสุดท้าย

$L_{(i)}$ = ขีดจำกัดล่างของแต่อันตรภาคชั้นที่ (i)

L_∞ = ความยาวสูงสุดที่สัตว์น้ำชนิดนั้นสามารถเติบโตได้

K = ค่าสัมประสิทธิ์การเติบโต

a = ค่าคงที่

Z = สัมประสิทธิ์การตายรวม

ถ้าพลอตระหว่างค่า $\ln C_{(i)}$ และ $\ln (L_\infty - L_{(i)})$ แล้ววิเคราะห์การถดถอยจะได้ ความชัน (b) = Z / K ดังนั้น Z = K * (b)

3. วิธี Taylor (1958 อ้างถึงใน กิตติพงศ์ กลิ่นรอด, 2533) ได้เสนอว่าอายุสูงสุดของสัตว์น้ำ (t_m) คืออายุของสัตว์น้ำที่เติบโตมาถึงร้อยละ 95 ของความยาวสูงสุด (L_∞) จากสมการ Von Bertalanffy สามารถหาความยาวสูงสุดของสัตว์น้ำได้ดังสมการ 1.15

$$t_m = t_0 + 2.9557/K \text{ ----------(1.15)}$$

และสามารถประมาณค่าสัมประสิทธิ์การตายโดยธรรมชาติได้จากสมการ 1.16

$$M = 2.9557/ t_m \text{ ----------(1.16)}$$

- วิธีของ Pauly (Sparre and Venema, 1992) เสนอสูตรในการประมาณค่า M โดยใช้ค่าพารามิเตอร์การเติบโต และอุณหภูมิของผิวน้ำเฉลี่ยตลอดปี ดังสมการ 1.17

$$\ln M = -0.0066 - 0.279 \ln L_\infty + 0.6543 \ln K + 0.4634 \ln T \text{ -------(1.17)}$$

เมื่อ M = สัมประสิทธิ์การตายโดยธรรมชาติ (natural mortality coefficient)

L_∞ = ความยาวสูงสุด (asymtotic length) มีหน่วยเป็นเซนติเมตร

K = สัมประสิทธิ์การเติบโต (curvature parameter)

T = อุณหภูมิ (°C) เฉลี่ยตลอดปีของแหล่งน้ำที่สัตว์น้ำชนิดนั้นอาศัยอยู่

เมื่อได้ค่าสัมประสิทธิ์การตายรวม (Z) และสัมประสิทธิ์การตายโดยธรรมชาติจากวิธีการต่าง ๆ ข้างต้นแล้ว จะสามารถหาค่าสัมประสิทธิ์การตายเนื่องจากการประมงได้จากสมการ 1.18

$$F = Z - M \text{ ----------(1.18)}$$

5. การทดแทนที่ (recruitment)

การทดแทนที่ หมายถึง การที่สัตว์น้ำรุ่นใหม่เติบโตจนได้ขนาด หรืออายุที่จะเข้ามารวมกับส่วนของ stock ที่เราสามารถจับสัตว์น้ำนั้นมาใช้ประโยชน์ ทำให้สัตว์น้ำมีโอกาสถูกจับโดยเครื่องมือประมงได้ การทดแทนที่ถือเป็นกระบวนการที่ช่วยให้ประชากรสัตว์น้ำไม่สูญพันธุ์เพราะมีสัตว์น้ำรุ่นใหม่เข้ามาทดแทนสัตว์น้ำที่ตายไปโดยการทำประมงและการตายโดยธรรมชาติ

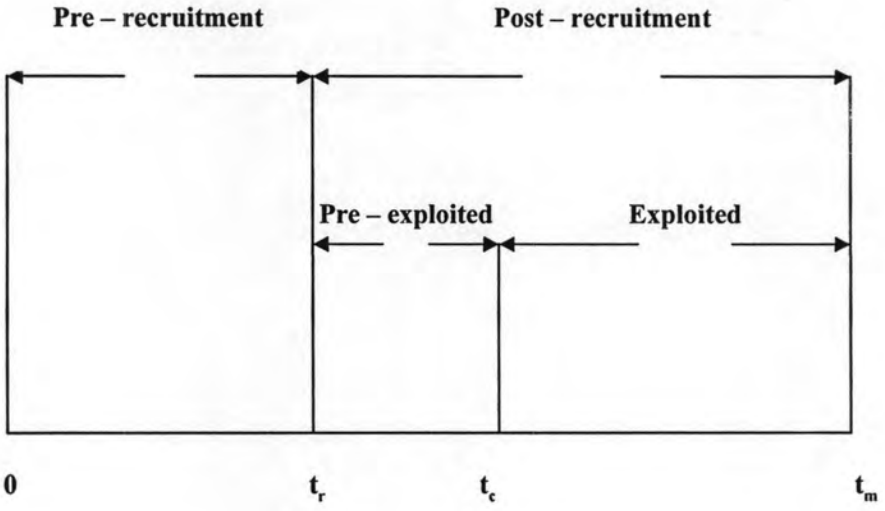
Beverton and Holt (1957 อ้างถึงใน ปรีชา สมมณี, 2526) แบ่งช่วงชีวิตของสัตว์น้ำออกเป็น 2 ช่วง (รูปที่ 6) ดังนี้

1. ช่วงก่อนการทดแทนที่ (pre-recruit phase) เป็นช่วงชีวิตของสัตว์น้ำตั้งแต่ตอนแรกเกิดจนมีอายุเท่ากับ t_r (age at recruitment) คืออายุของสัตว์น้ำที่เริ่มเข้าไปรวมกับ stock ที่ทำการประมง หรือ มีขนาดโตพอที่จะเข้าไปรวมกับ stock ที่ทำการประมงได้

2. ช่วงหลังการทดแทน (post-recruit phase) เป็นช่วงชีวิตของสัตว์น้ำตั้งแต่อายุ t_r จนถึงอายุสูงสุด t_m (maximum age) โดยสามารถแบ่งได้เป็น 2 ช่วงคือ

- ช่วง Pre-exploited phase เป็นช่วงชีวิตของสัตว์น้ำตั้งแต่อายุ t_r จนถึงอายุ t_c (age at first capture) คืออายุของสัตว์น้ำที่เริ่มมีขนาดโตพอที่จะถูกจับด้วยเครื่องมือประมง

- ช่วง Exploited phase เป็นช่วงชีวิตของสัตว์ตั้งแต่ตอนที่สัตว์น้ำมีอายุเท่ากับ t_c จนถึงอายุสูงสุด t_m



รูปที่ 6 กระบวนการทดแทนที่ของสัตว์น้ำ (ปรีชา สมมณี, 2526)

6. แบบจำลองผลผลิตต่อหน่วยการทดแทนที่ (yield per recruitment model)

แบบจำลองผลผลิตต่อหน่วยการทดแทนที่ (yield per recruitment model) เป็นแบบจำลองที่ใช้ในการทำนาย สภาวะทรัพยากรสัตว์น้ำที่อัตราการใช้ประโยชน์จากการทำประมงในระดับต่าง ๆ เพื่อที่จะใช้เป็นแนวทางในการวางมาตรการต่างๆ ที่จะนำไปสู่ระดับการใช้ประโยชน์จากทรัพยากรที่ให้ผลผลิตสูงสุดอย่างยั่งยืน (Maximum Sustainable Yield, MSY)

Beverton and Holt เสนอแบบจำลองผลผลิตต่อหน่วยการทดแทนที่ (Sparre and Venema, 1992) ดังสมการ 1.19

$$Y/R = F*e^{-M(Tc-Tr)} * W_\infty * [(1/Z) - ((3S)/(Z+K)) + ((3S^2)/(Z+2K)) + (S^3/(Z+2K)] \quad \text{-----(1.19)}$$

เมื่อ $S = e^{-K*(Tc-To)}$

Y/R= ผลผลิตต่อหน่วยการทดแทนที่

K = ค่าสัมประสิทธิ์การเติบโต

t_0 = อายุของสัตว์เมื่อมีความยาวเท่ากับศูนย์

T_c = อายุแรกจับ

T_r = อายุทดแทน

W_∞ = น้ำหนักอนันต์

F = สัมประสิทธิ์การตายโดยการประมง

M = สัมประสิทธิ์การตายโดยธรรมชาติ

Z = F + M = สัมประสิทธิ์การตายรวม

จากสมการผลผลิตต่อหน่วยการแทนที่จะขึ้นกับค่าพารามิเตอร์ หลายค่าที่สำคัญได้แก่ M, F และ T_c แต่เนื่องจาก M ไม่สามารถควบคุมได้ ดังนั้น การควบคุมหรือหามาตรการต่าง ๆ จะต้องควบคุมที่ค่า F ซึ่งสัมพันธ์กับการลงแรงงานประมง และ T_c ซึ่งเกี่ยวข้องกับการเลือกจับของเครื่องมือประมง จากแบบจำลองนี้เมื่อคำนวณค่า Y/R โดยเปลี่ยนแปลงจากค่า F ในระดับต่าง ๆ แล้วพลอตแสดงความสัมพันธ์จะได้เส้นโค้งผลผลิตต่อหน่วยทดแทน (Yield Per recruit curve) โดยจุดที่ Y/R มีค่ามากที่สุด เรียกจุดนั้นว่าผลผลิตสูงสุดที่ยั่งยืน (Maximum Sustainable Yield, MSY) ต่อมา Beverton and Holt ได้พัฒนาแบบจำลองผลผลิตต่อหน่วยการทดแทนสัมพัทธ์ขึ้น ซึ่งมีข้อดีคือ ใช้พารามิเตอร์จำนวนน้อยลง และเป็นแบบจำลองที่ใช้ฐานข้อมูลความยาวแทนฐานข้อมูลอายุ ดังสมการ 1.20

$$[Y/R]' = E*U\,(M/K) * [1- ((3U) / (1+m)) + ((3U^2) / (1+2m)) - (U^3 / (1+3m))] \text{ ----(1.20)}$$

เมื่อ Y/R = ผลผลิตต่อหน่วยการทดแทนที่

E = อัตราการใช้ประโยชน์ในการประมง (Exploitation rate)

= F/Z

U = $(1-L_c) / L_\infty$

M = (1-E) / (M/K)

เมื่อคำนวณค่า $[Y/R]'$ ต่าง ๆ โดยเปลี่ยนแปลงค่าอัตราการใช้ประโยชน์ในการประมง (E) ให้มีค่าผันแปรจาก 0-1 แล้วพลอตแสดงความสัมพันธ์ จะทำให้สามารถคำนวณหาค่าผลจับต่อหน่วยทดแทนสูงสุดที่อัตราการใช้ประโยชน์สูงสุดได้ นั่นคือ $E_{(MSY)}$

7. การศึกษาพลวัตประชากรของปูแสม

เฉลิมเกียรติ สืบหิรัญ และวัฒนา พรหมกำเนิด (2546) ศึกษาพลวัตประชากรของปูแสม *Sesarma (Sesarmar) brockii* บริเวณป่าชายเลน คณะวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีการประมง อำเภอสิเกา จังหวัดตรัง พบว่าปูแสมเพศผู้มีความสัมพันธ์ระหว่างความกว้างกระดอง (CW) และน้ำหนัก (W) คือ

$$W = 0.5741\ (CW)^{2.936}$$

ส่วนปูแสมเพศเมียมีความสัมพันธ์ระหว่างความกว้างกระดอง (CW) และน้ำหนัก (W) คือ

$$W = 0.5764\ (CW)^{2.859}$$

และจากการใช้โปรแกรมสำเร็จรูป Fi-SAT วิเคราะห์ข้อมูลการกระจายความถี่ของความกว้างกระดอง พบว่า ค่าพารามิเตอร์การเติบโต (Growth parameter) ของปูแสมเพศผู้ คือ L_∞ = 30 มิลลิเมตร และ K = 1.70 ต่อปี ส่วนปูแสมเพศเมีย คือ L_∞ = 32.5 มิลลิเมตร และ K = 2.50 ต่อปี ค่าสัมประสิทธิ์การตายรวม (Total mortality; Z) ของปูแสมเพศผู้และเพศเมียมีค่าเท่ากับ 4.25 และ 15.37 ต่อปี ตามลำดับ ส่วนรูปการทดแทนที่ (Recruitment pattern) พบว่า ปูแสมเพศผู้มีการทดแทนที่สูงในเดือนพฤษภาคมถึงเดือนสิงหาคมและเดือนกันยายนถึงเดือนธันวาคม ส่วนปูแสมเพศเมียมีการทดแทนที่สูงในเดือนพฤษภาคมถึงเดือนสิงหาคม และเดือนพฤศจิกายนถึงเดือนมกราคม

ปาวินา สบเหมาะ และคณะ (2546) ศึกษาพลวัตประชากรของปูแสม *P. eumolpe* บริเวณป่าชายเลน บ้านปากนคร จังหวัดนครศรีธรรมราช พบว่าปูแสมเพศผู้มีความสัมพันธ์ระหว่างความกว้างกระดอง (CW) และน้ำหนัก (W) คือ

$$W = 0.4548\ (CW)^{3.283}$$

ส่วนปูแสมเพศเมียมีความสัมพันธ์ระหว่างความกว้างกระดอง (CW) และน้ำหนัก (W) คือ

$$W = 0.5194\ (CW)^{2.865}$$

และจากการใช้โปรแกรมสำเร็จรูป Fi-SAT วิเคราะห์ข้อมูลการกระจายความถี่ของความกว้างกระดองของปูแสมเพศผู้และเพศเมีย พบว่า ค่าพารามิเตอร์การเติบโต (Growth parameter) ของปูแสมเพศผู้ คือ L_∞ = 33 มิลลิเมตร และ K = 1.00 ต่อปี ส่วนปูแสมเพศเมีย คือ L_∞ = 31.5 มิลลิเมตร และ K = 0.90 ต่อปี ค่าสัมประสิทธิ์การตายรวม (Total mortality; Z) ของปูแสมเพศผู้และเพศเมียมีค่าเท่ากับ 6.310 และ 5.660 ต่อปี และมีรูปการทดแทนที่ (Recruitment pattern) ปรากฏตลอดปี โดยปูแสมเพศผู้และเพศเมียจะมีการทดแทนที่เข้ามาในข่ายประมงสูงในเดือนธันวาคม