บทที่ 1

บทนำ

ความเป็นมาและความสำคัญของปัญหา

ป่าชายเลนเป็นระบบนิเวศที่มีผลิตทางชีวภาพสูง เป็นแหล่งที่อยู่อาศัย แหล่งอาหาร เป็นแหล่งวางไข่และแหล่งอนุบาลตัวอ่อนของลูกสัตว์น้ำหลายชนิดที่มีคุณค่าทางเศรษฐกิจ (สุนีย์ สุวภีพันธ์, 2523; ละออศรี ตีระเตชา, 2524; ศิริลักษณ์ ช่วยพนัง, 2541) ความสำคัญของป่าชายเลนในด้านความสัมพันธ์กับทรัพยากรประมงนั้นเป็นที่ยอมรับกันโดยทั่วไป เนื่องจากระบบนิเวศป่าชายเลนนั้นมีสัตว์น้ำที่มีความสำคัญทางเศรษฐกิจ เช่น กุ้ง ปลา และปู เข้ามาอาศัยอยู่เป็นจำนวนมาก ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์ (2539) ได้กล่าวไว้ว่าปัจจัยสำคัญที่ทำให้บริเวณป่าชายเลนสมบูรณ์ไปด้วยสัตว์น้ำมีสามประการ คือ ประการแรกป่าชายเลนเป็นแหล่งอาหารที่อุดมสมบูรณ์ทั้งในรูปอินทรีย์สาร แพลงก์ตอน และสัตว์ทะเลหน้าดิน ประการที่สองป่าชายเลนมีความหลากหลายของถิ่นที่อยู่อาศัยตลอดจนที่หลบภัยจากศัตรู และประการสุดท้าย คือ ความทนทานทางสรีรวิทยาของสิ่งมีชีวิตในป่าชายเลน ปูแสมจัดเป็นสัตว์ทะเลชนิดหนึ่งที่มีชีวิตผูกพันกับป่าชายเลน การดำรงชีวิตของปูแสมซึ่งอยู่ในเขตน้ำกร่อยนี้อยู่ภายใต้อิทธิพลของความเค็มของน้ำ เช่น ในอ่าวปากพนังซึ่งมีการแปรผันของความเค็มตามธรรมชาติ แต่ในช่วงห้าปีที่ผ่านมาการแปรผันของความเค็มของน้ำในอ่าวปากพนังมีรูปแบบแตกต่างจากในอดีตเนื่องจากการเปลี่ยนแปลงของปริมาณฝนที่ไม่ถูกต้องตามฤดูกาล ประกอบกับมีการควบคุมการระบายน้ำจืดจากต้นน้ำ เช่น ในเดือนตุลาคมปี 2547 ความเค็มเฉลี่ยของน้ำในป่าชายเลนอ่าวปากพนังมีค่า 8 psu แต่เดือนตุลาคมปี 2548 นั้นในอ่าวกลับมีความเค็มสูงถึง 26 psu ซึ่งการเปลี่ยนแปลงของความเค็มที่เกิดขึ้นอาจส่งผลกระทบต่อการดำรงชีวิตของลูกปูแสมและทรัพยากรประมงอื่นๆ อาจทำให้การวางไข่ของปูแสมไม่เป็นไปตามธรรมชาติซึ่งมีผลต่อเนื่องถึงอัตราการอยู่รอดของลูกปูในช่วงที่ดำรงชีวิตเป็นแพลงก์ตอนที่ต้องการปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่ค่อนข้างจำเพาะอาจจะได้รับผลกระทบด้วย นอกจากนี้ปัญหาที่สำคัญอีกประการหนึ่งคือ การทำประมงปูแสมตลอดทั้งปีทำให้การทดแทนของปูแสมรุ่นใหม่ไม่ทันต่อปริมาณการจับส่งผลให้ปริมาณปูแสมในธรรมชาติมีแนวโน้มลดลงอย่างต่อเนื่อง การเสื่อมสภาพของป่าชายเลนอ่าวปากพนังตั้งแต่ปี 2529 จนกระทั่งปี 2539 เนื่องจากพื้นที่บริเวณนี้ได้รับการแปรสภาพป่าชายเลนไปเป็นนากุ้งเกือบทั้งหมดส่งผลให้มีการบุกรุกทำลายพื้นที่ป่าชายเลนซึ่งเป็นแหล่งอาศัยของปูแสมทำให้สภาพสิ่งแวดล้อมที่เคยเหมาะกับการดำรงชีพของปูแสมเปลี่ยนไป มีผลให้อัตราการรอดของตัวอ่อนปูและลูกปูแสมวัยอ่อนต่ำมากทำให้มีปูที่สามารถเจริญจนสืบพันธุ์ได้เพียงจำนวนน้อย

การทดแทนที่ในธรรมชาติจึงเป็นปัจจัยทางบวกที่ช่วยให้ประชากรปูแสมคงอยู่ได้โดยไม่สูญพันธุ์ จึงเป็นที่น่าสนใจว่าการเปลี่ยนแปลงของปัจจัยสิ่งแวดล้อมในระบบนิเวศป่าชายเลนอ่าวปากพนังจะมีอิทธิพลต่อการทดแทนประชากรของปูแสมในระยะวัยอ่อนเพียงใดโดยทำการศึกษาในพื้นที่ป่าชายเลนปลูกอายุ 20 ปี (คลองโก้งโค้ง) และอายุ 16 ปี (คลองอ้ายฮ้อ) เนื่องจากว่าทั้ง 2 บริเวณเป็นแหล่งประมงปูแสมแต่อายุป่าและความหนาแน่นของปูแสมที่จับได้แตกต่างกัน คือ ในบริเวณป่าชายเลนปลูกอายุ 16 ปี มีความหนาแน่นสูงกว่าบริเวณป่าชายเลนปลูกอายุ 20 ปี (บัญชา สบายตัว, 2549) ผลการศึกษาเรื่องการทดแทนที่ระยะต้นของประชากรปูแสมนี้สามารถนำไปใช้ในการคาดการณ์การเปลี่ยนแปลงประชากรปูแสมในบริเวณป่าชายเลนอ่าวปากพนังได้และสามารถนำไปใช้เป็นแนวทางในการจัดการทรัพยากรปูแสมโดยเฉพาะในบริเวณที่มีการทดแทนของปูแสมสูง และหามาตรการที่ดีที่ถูกต้องเพื่อลดโอกาสในการสูญพันธุ์ของปูแสมและให้ประชากรปูแสมคงอยู่เพื่อคนรุ่นหลังได้ใช้ประโยชน์ต่อไปอย่างยั่งยืน

วัตถุประสงค์ของการวิจัย

1. เพื่อศึกษาสัณฐานวิทยาของตัวอ่อนของปูแสมชนิด *Neoepisesarma mederi* ที่ได้จากการเพาะเลี้ยง
2. เพื่อศึกษาชนิดและความหนาแน่นของลูกปูในสกุล *Neoepisesarma* ที่พบในป่าชายเลนปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช
3. เพื่อศึกษาการทดแทนที่ในระยะต้นของประชากรปูแสม *Neoepisesarma mederi* ซึ่งเป็นปูแสมกลุ่มเด่นในป่าชายเลนอ่าวปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช

ขอบเขตของการวิจัย

1. เพาะเลี้ยงและศึกษาพัฒนาการและสัณฐานวิทยาของลูกปูแสม *Neoepisesarma mederi* ที่ได้จากอ่าวปากพนัง
2. ศึกษากลุ่มของประชากรลูกปูแสมระยะ zoea ในบริเวณป่าชายเลนอ่าวปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช เพื่อดูชนิดและความชุกชุมตามฤดูกาลในป่าชายเลน 2 บริเวณ ตั้งแต่เดือนตุลาคม 2548 ถึง เดือนธันวาคม 2549
3. ศึกษาการทดแทนกลุ่มประชากร ในช่วงฤดูผสมพันธุ์วางไข่ของปูแสม *Neoepisesarma mederi* คือ ในเดือนตุลาคม 2548 เดือนพฤษภาคม 2549 และเดือนตุลาคม 2549

ประโยชน์ที่คาดว่าจะได้รับ

1. ทราบถึงขั้นการพัฒนาและลักษณะของลูกปูแสมระยะต่าง ๆ ซึ่งสามารถนำไปใช้สำหรับการอ้างอิงและการศึกษาลูกปูในธรรมชาติได้

2. สามารถนำไปใช้ในการคาดการณ์การเปลี่ยนแปลงของปูแสมที่เจริญเติบโตจนได้ขนาดที่มารวมกันกับปูแสมที่สามารถนำมาใช้ประโยชน์ได้
3. สามารถใช้เป็นแนวทางในการศึกษานิเวศวิทยาประชากรปูแสม และจัดการทรัพยากรปูแสมได้ในระยะต่อไป

การสำรวจเอกสาร

วงจรชีวิตของปูแสมในครอบครัว Grapsidae

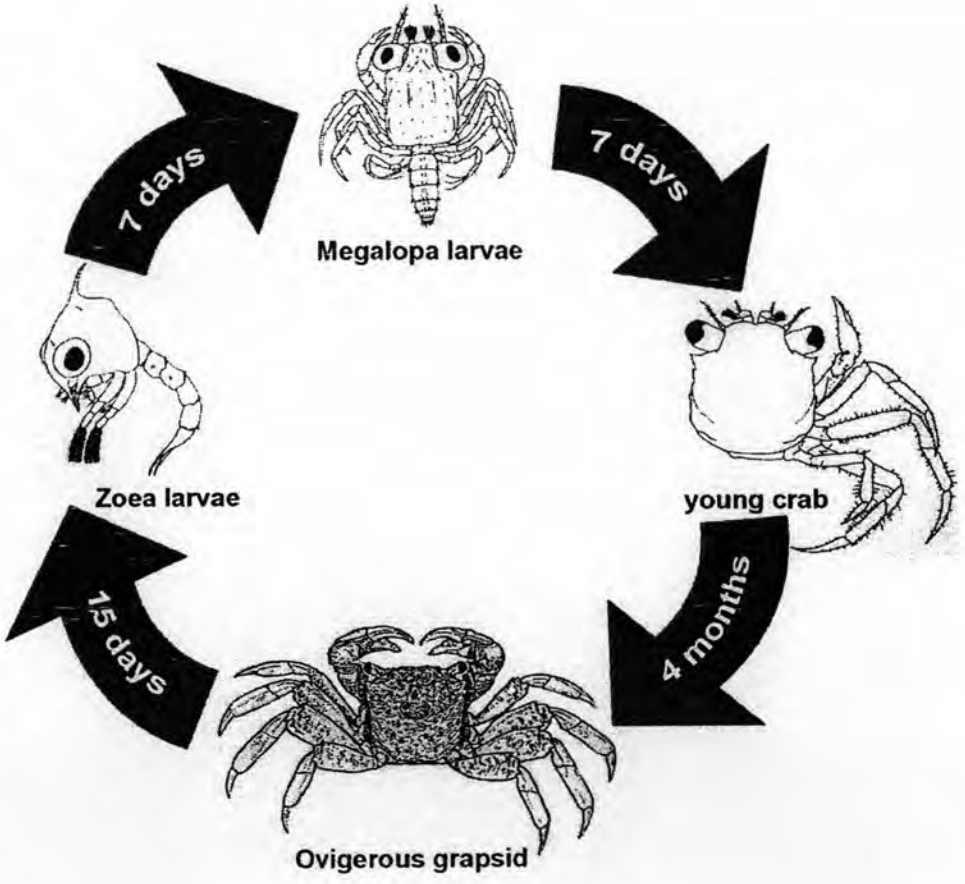
1. การวางไข่และการกระจายของตัวอ่อน

ปูแสมในสกุล *Sesarma* (หรือ *Neoepisesarma* ในปัจจุบัน) เป็นสัตว์แยกเพศและมีการผสมพันธุ์ภายใน (internal fertilization) ทำการผสมพันธุ์หลังจากลอกคราบแล้ว ภายหลังที่กระดองเริ่มแข็ง โดยปูเพศผู้จะปล่อยถุงน้ำเชื้อ (spermatophore) เข้าไปไว้ในถุงเก็บน้ำเชื้อ (spermatheca) จากนั้นไข่จะเริ่มพัฒนาเป็นระยะๆ ภายในกระดอง เมื่อพัฒนาเต็มที่แล้วจะถูกส่งไปตามท่อนำไข่ (oviducts) สู่ที่อุ้มไข่บริเวณหน้าท้องของปูแสมเพศเมีย (Hartnoll, 1969 อ้างโดย สุวรรณา จิตรสิงห์, 2519) ไข่ปูอยู่นอกกระดองประมาณ 14 วันก็จะฟัก (hatching) เป็นตัวออกมาเป็นตัวอ่อนในระยะ zoea ซึ่งดำรงชีวิตเป็นแพลงก์ตอนชั่วคราว ฤดูที่ปูแสมวางไข่มี 2 ช่วง ช่วงแรกอยู่ระหว่างเดือนเมษายน-กรกฎาคม ช่วงที่สองอยู่ระหว่างเดือนกันยายน-พฤศจิกายน ปูแสมชนิด *Neoepisesarma mederi* เพศเมียมีไข่ชุกชุมมากที่สุดในช่วงเดือนกันยายน ทั้งนี้ปูเพศเมียที่มีความกว้างกระดองตั้งแต่ 26.0 – 39.9 มิลลิเมตร จะมีความดกไข่ตั้งแต่ 10,125 – 81,150 ฟอง ไข่มีขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 360 ไมโครเมตร ความดกไข่มากน้อยขึ้นอยู่กับขนาดของปู (สุวรรณา จิตรสิงห์, 2519) ไข่ฟักออกเป็นตัวอ่อนปูระยะ zoea ในเวลากลางคืนตอนน้ำขึ้นสูงสุดในช่วงน้ำเกิด หรือ spring tide โดยตัวอ่อนฟักและหลุดออกจากตัวแม่ภายใน 1 ชั่วโมง ซึ่งจะอาศัยน้ำขึ้นน้ำลงเป็นตัวพัดพาตัวอ่อนให้กระจายออกจากแหล่งอาศัยของตัวแม่ (Warner, 1977; Saigusa , 2000)

2. พัฒนาการของลูกปู

ลูกปูฟักออกจากไข่หลังจากนำแม่ปูไข่สีเทามาเลี้ยงได้ 7 วันจากระยะ zoea I ลูกปูใช้เวลาอีก 12 วันจึงเข้าสู่ระยะ zoea IV ซึ่งจะใช้เวลาพัฒนาอีก 7 วันจึงเปลี่ยนเป็นระยะ megalopa และเข้าสู่ระยะ young crab ภายใน 7 วัน ลูกปูสกุล *Neoepisesarma* ระยะ zoea มีรายงานว่ามี 4 ขั้น (ทิพย์นภา สุวรรณสนิท และคณะ, 2550) แต่ได้มีการศึกษาพัฒนาการของไข่ปูแสม (*Sesarma mederi*) จนถึงระยะลูกปูขนาดเล็ก โดย ฐิติทิพย์ ด้วงเงิน และบุญชัย เจียมปรีชา (2547) พบว่าลูกปูในระยะ zoea มี 5 ขั้นและใช้เวลาในการพัฒนา 30 วัน ซึ่ง โดยทั่วไปการดำรงชีวิตในระยะแรกคือ zoea ใช้เวลาประมาณ 10-15 วัน ก็จะมีการเปลี่ยนแปลงเข้าสู่ระยะ megalopa และเริ่มมีการปรับตัว

ไปหาอาหารที่อยู่ตามบริเวณหน้าดินเพื่อเตรียมพร้อมที่จะลงมาเกาะโดยปูแสมจะอยู่ในระยะนี้ประมาณ 10-15 วันจึงจะพัฒนาไปเป็นลูกปูขนาดเล็กที่มีลักษณะคล้ายตัวเต็มวัย (juvenile) จากการศึกษาของ มูฮัมหมาด จิตรณรงค์ และวินัย เถรว่อง (2544) ศึกษาพัฒนาการของลูกปูแสม *Sesarma* sp. พบว่าระยะ zoea มี 3 ระยะ โดยอยู่ในระยะ zoea เป็นเวลา 15 วัน จึงพัฒนาไปเป็นระยะ megalopa ซึ่งมี 1 ระยะ มีอายุประมาณ 15-17 วัน Schubart and Cuesta (1998) ได้นำแม่ปูไข่แก่ สกุล *Sesarma* มาทำการเพาะเลี้ยงในห้องปฏิบัติการ พบว่าตัวอ่อนฟักออกจากไข่ภายใน 2-3 ชั่วโมงหลังจากตัวอ่อนฟักออกจากไข่เข้าสู่ระยะ zoea ใช้เวลา 6-8 วันในการพัฒนาจากระยะ zoea ขั้นที่ 5 จึงเข้าสู่ระยะ megalopa และจะพัฒนาไปเป็นลูกปูขนาดเล็กที่มีลักษณะคล้ายตัวเต็มวัย (juvenile) ใน 17-20 วัน (รูปที่ 1) จากการศึกษาปูในครอบครัว Sesarmidae ที่ต่างสกุลกันจะมีระยะ zoea แตกต่างกันโดยส่วนมากจะมี zoea 5 ขั้น การวัดการพัฒนาของลูกปูในระยะต่างๆ จะทำโดยการวัดลักษณะสัณฐานวิทยาของลูกปู ดังตารางที่ 1



รูปที่ 1 วงจรชีวิตของปูในครอบครัว Grapsidae

ดัดแปลงจาก Islam *et al.* (2004); Cuesta and Anger (2001); Carpenter and Niem (1998); บัญชา สบายตัว (2549)

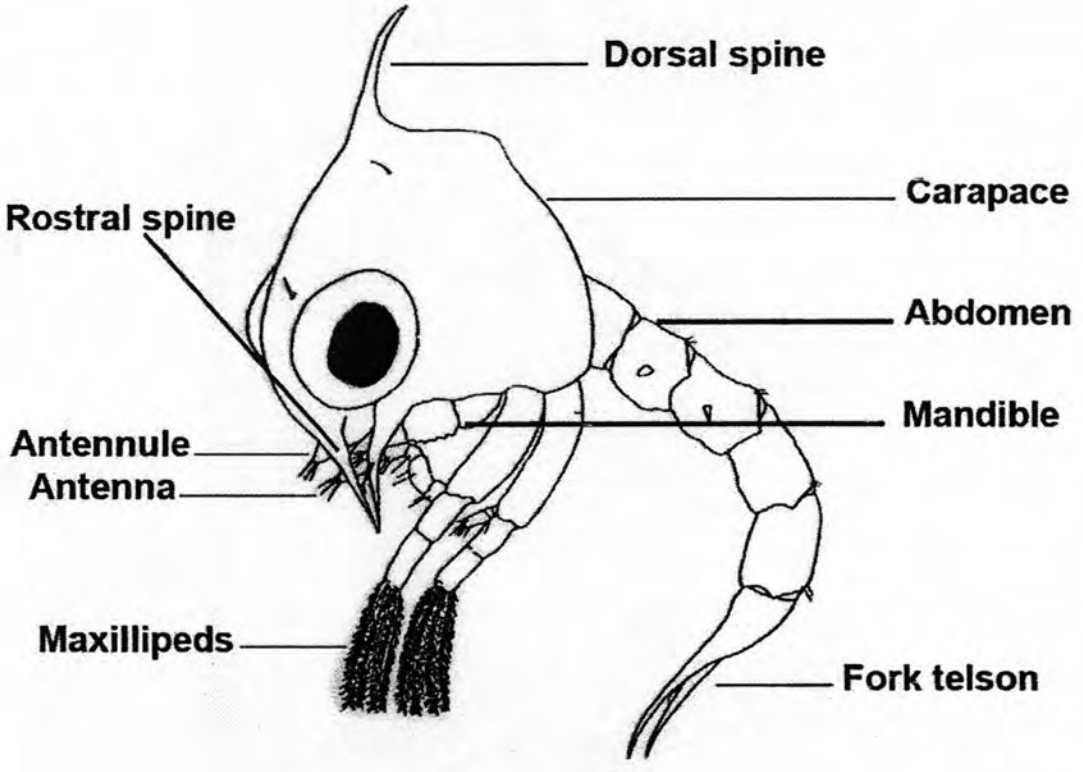
ตารางที่ 1 สัณฐานวิทยาของลูกปูระยะ zoea ขั้นต่าง ๆ ในครอบครัว Grapsidae (TL= total length, CL= carapace length, CW = carapace width, DS = dorsal spine length, RDD = rostrodorsal length, AP = antennal protopod length AEn = antennal endopod length, AEx = antennal exopod length)

Stage	CL (mm)	CW (mm)	DS (mm)	RDD (mm)	AP (mm)	AEn(mm)	AEx(mm)	ที่มา
Neosarmatium indicum								
Zoea 1	0.41±0.03	0.35±0.05	0.19±0.02	0.73±0.03	0.16±0.04		0.07±0.02	
Zoea 2	0.52±0.04	0.43±0.05	0.25±0.03	0.92±0.03	0.19±0.02		0.12±0.02	
Zoea 3	0.59±0.05	0.51±0.02	0.29±0.04	0.75±0.05	0.21±0.05	0.08±0.01	0.14±0.01	Islam *et al.* (2002)
Zoea 4	0.72±0.05	0.63±0.03	0.37±0.04	1.29±0.08	0.23±0.03	0.13±0.03	0.17±0.03	
Zoea 5	0.80±0.05	0.71±0.02	0.41±0.03	1.37±0.06	0.25±0.07	0.15±0.02	0.19±0.01	
Megalopa	0.97±0.05	0.75±0.03						
Neosarmatium trispinosum								
Zoea 1	0.45±0.05	0.23±0.10	0.25±0.05	0.75±0.05	0.25±0.01	0.10±0.05	0.20±0.05	
Zoea 2	0.60±0.15	0.25±0.02	0.20±0.07	0.76±0.04	0.25±0.01	0.15±0.05	0.25±0.05	Greenwood and Field (1988)
Zoea 3	0.65±0.05	0.25±0.05	0.15±0.05	0.75±0.05	0.25±0.01	0.25±0.05	0.30±0.05	
Zoea 4	0.75±0.10	0.30±0.05	0.10±0.05	0.75±0.05	0.30±0.05	0.30±0.05	0.35±0.05	
Megalopa	1.00±0.25	0.40±0.10	-	-	0.50±0.02	-	-	

สัณฐานวิทยาของลูกปูแสม

ลูกปูแสมจะดำรงชีวิตเป็นแพลงก์ตอนในช่วงนี้เป็นเวลาหลายวันและในระหว่างนั้นลูกปูจะมีการลอกคราบก่อนจะเข้าสู่ระยะที่พร้อมจะลงเกาะบนพื้นที่ที่มีความเหมาะสม ลูกปูมีด้วยกัน 2 ระยะ คือ ระยะ zoea และระยะ megalopa และจะเข้าสู่ระยะลูกปูขนาดเล็กซึ่งมีลักษณะเหมือนพ่อแม่

1. **ลูกปูระยะ zoea** โดย Rice (1980) ให้คำอธิบายไว้ดังนี้



รูปที่ 2 ลูกปูระยะ zoea (ดัดแปลงจาก Islam *et al.*, 2004)

การจำแนกลูกปูระยะ zoea ของปูในครอบครัว Grapsidae (รูปที่ 2) มีหลักในการจำแนก คือ ตำแหน่งและจำนวนของ setae บนรยางค์ ซึ่งโดยทั่วไปลูกปูในระยะ zoea ของปูในครอบครัว Grapsidae จะมีระยะ zoea 3-5 ขั้น โดยในแต่ละขั้นจะมีการลอกคราบ (Rice, 1980)

ส่วนของ Cephalothorax

กระดอง จะมี dorsal และ rostal spines ยาวมากในขณะที่ lateral spines จะสั้นกว่า มีตาขนาดใหญ่และโปนออกมาในของทุกระยะ zoea มี setae ขนาดเล็ก 4 อัน อยู่บนผิวหน้าของ carapace ด้านหลัง 1 อัน เหนือตา และ 1 อันอยู่ใต้ dorsal spines แต่ละข้าง

ส่วนของ Cephalic Appendages

ประกอบด้วย antennule, antenna, mandible, maxillule และ maxilla ช่วยในการกินอาหาร

Antennule ระยะ zoea I จะไม่มีข้อต่อและ ส่วนปลายจะมี aesthetasce setae ที่ปลาย 4 หรือ 5 เส้น หรือไม่มีเลยในระยะzoea IV มีการแบ่งข้อปล้องชัดเจน มีสมมาตรซ้ายขวา (biramous) และมี aesthetasce setae 2 อันหรือมากกว่านั้น

Antenna ส่วน protopod เป็นรูปหนาม (spiniform) ยาวและ endopod จะมีการพัฒนาข้อต่อเมื่อเข้าสู่ระยะหลังๆ และจะกลายเป็นรูปหนามยาวขึ้นในระยะ zoea IV

Mandible พัฒนาเพื่อใช้สำหรับกัดและบด ในระยะแรกเป็นเพียงปุ่มเล็กๆ แต่เมื่อเข้าสู่ระยะ zoea IV และ zoea V จะมีการพัฒนาจนเห็นชัดขึ้น

Maxillule ปล้องสุดท้ายของ endopod จะมี setae 1+4 อัน และที่ฐานของปล้องแรกมี simple setae 2 อัน และมี setae โดยจะโค้งไปทางปาก

Maxilla เป็นส่วนที่งอกออกมาเป็น 2 แผ่นใหญ่ รูปร่างแบน exopod มี 1-2 ปล้องในระยะ zoea I และจำนวนปล้องเพิ่มมากขึ้นในระยะหลัง ภายในจะเป็นพูแบน 4 อัน แบ่งเป็น 2 คู่ อยู่ลึกเข้าไป และมี plumose setae หรือ spines หลายอัน จำนวนของ setae บนส่วนต่างๆ ของลูกปูจะแตกต่างกันในแต่ละชนิด (ตารางที่ 2)

ส่วนของ Thoracic appendages

ประกอบด้วย 1st maxilliped, 2nd maxilliped, 3rd maxilliped และ pereiopods ช่วยในการเคลื่อนที่และว่ายน้ำ

1st Maxilliped และ 2nd Maxilliped เป็น coxa สั้นๆ แข็งแรง รูปร่างเป็นแท่ง แต่ในช่วงระยะแรกๆ จะมีลักษณะแบนและจะถูกแบ่งเป็น 2 ปล้องยาวมี biplumose natatory setae ส่วน endopod ของ 1st maxilliped จะยาวกว่า 2nd maxilliped ที่ basis จะมี setae 8-10 อัน หรือน้อยกว่านั้น

3rd Maxilliped และ pereiopods เป็นปุ่มอยู่ใต้ carapace แต่ในบางครั้งในระยะ penultimate ส่วนของ 3rd maxillipeds อาจมีลักษณะเป็นพู 2 พู ส่วน 1st pereiopods (chelate) ไม่มีข้อต่อ

ส่วนของ Abdomen

ประกอบด้วย abdomen, pleopod และ telson

ส่วนท้อง มี 5 ปล้อง และส่วนปลายแผ่ออกเป็นหาง (telson) ส่วนท้องของปูแสมบางชนิดอาจมีปล้องที่ 6 เพิ่มขึ้น และปล้องที่ 2 และ 3 มี dorsolateral processes

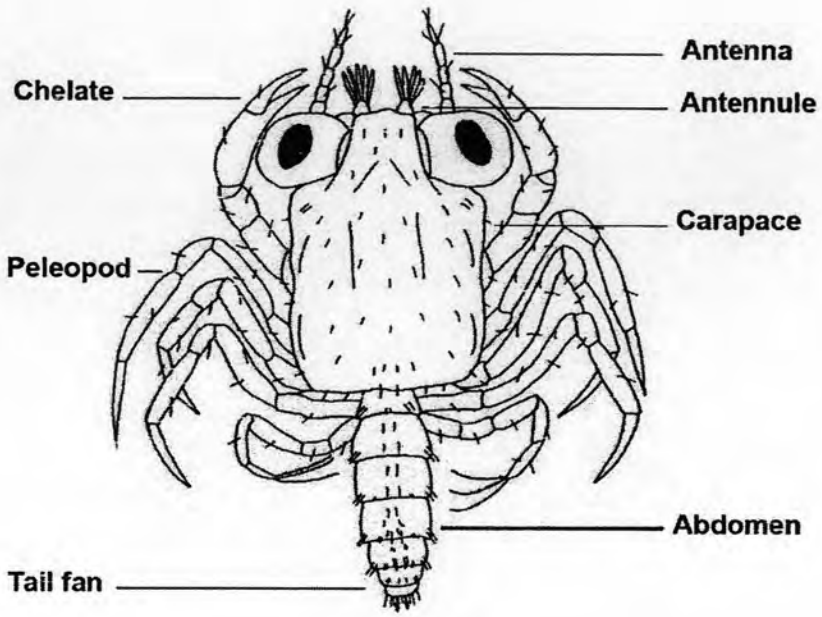
Pleopod เป็นปุ่ม (rudiments) ในปล้องที่ 2-5 และในระยะหลังจะยาวขึ้นและมีสมมาตรซ้ายขวา ส่วนหางพัฒนาไปเป็นแพนหาง (tail fan) ในระยะ megalopa

ส่วนหาง จะเป็นรูปส้อม (forked) ในระยะ zoea I จะมี plumose setae 3 คู่ แต่ละคู่จะมี spinules ปกคลุม

ตารางที่ 2 จำนวนของ setae บนรยางค์ส่วนต่างๆ ลูกปูระยะ zoea ในครอบครัว Grapsidae (A, aesthetasc; Ba, basis; BE, basial endite; CE, coxal endite; En, endopod; ExS, exopod setae; S, simple setae; nd, no data)

ชนิด	Antennule	Antenna	Maxillule		Maxilla			First maxilliped		Second maxilliped		ที่มา
	setation	ExS	CE	BE	CE	BE	En	Ba	En	Ba	En	
Armases miersii	3A,2S	4	6	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Cuesta *et al.*, 1999
Nanosesarma gordoni	3A,1S	2	5	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Terada, 1982
Neosarmatium indicum	3A,1S	4	5	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Islam *et al.* , 2002
Neosarmatium trispinosum	4A	3	5	5	7	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Greenwood and field, 1988
Parasesarma acis	4A	2	6	5	7	7	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Baba and Fukuda, 1975
Parasesarma catenata	4A,1S	2	5	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Pereyra, 1987
Parasesarma pictum	nd	nd	6	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Terada, 1974
Parasesarma plicatum	nd	nd	6	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Fukuda and Baba, 1976
Parasesarma bidens	4A	2	5	5	7	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Islam and Shokita, 2000
Parasesarma guttatum	3A,1S	2	6	5	8	8	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Pereyra, 1993
Parasesarma messum	5A	2	5	5	7	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Greenwood and field, 1988
Sesarma aequatoriale	3A,1S	2	5	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Schubart and Cuesta, 1998
Sesarma curacaoense	3A,1S	2	6	5	9	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Anger *et al.* , 1995
Sesarma lanatum	3A,1S	2	5	5	8	10	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Kakati and Sankolli, 1975
Sesarma rectum	3A,2S	2	5	5	8	8	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Fransozo and Hebling, 1986
Sesarma reticulatum	4A,1S	2	5	5	7	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Costlow and Bookhout, 1962
Sesarma rhizophorae	3A,1S	4	5	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Schubart and Cuesta, 1998
Sesarma rubinofforum	3A,1S	2	5	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Schubart and Cuesta, 1998
Sesarma tetragonum	3A	2	3	5	5	4	2,2	1,1,2,1	2,2,1,2,3	1,1,1,1	0,1,3	Rajabai, 1961
Sesarma intermedium	4A,1S	2	5	5	8	9	2,3	2,2,3,2	2,2,1,2,5	1,1,1,1	0,1,6	Terada, 1976

2. ลูกปูระยะ megalopa



รูปที่ 3 ลูกปูระยะ Megalopa (ที่มา: ดัดแปลงจาก Islam *et al.*, 2004)

ลูกปูในระยะ megalopa (รูปที่ 3) มีพฤติกรรมว่ายน้ำเร็วและมีการกินอาหารแบบผู้ล่า รยางค์ต่าง ๆ คือ chelipeds ขาเดิน และขาว่ายน้ำมีการพัฒนาดีขึ้น โดยเฉพาะส่วนของ chelipeds ซึ่งใช้ในการคีบอาหาร

ส่วนของ Cephalothorax

กระดอง มีรูปร่างเป็นสี่เหลี่ยม rostrum จะยาวขึ้นมีทิศทางชี้ไปทางด้านล่าง carapace จะมีขนขึ้นอยู่แตกต่างกันในแต่ละชนิดของลูกปู ซึ่งโครงสร้างระยางค์ของระยะ megalopa จะมีความซับซ้อนมากกว่าระยะ zoea

ส่วนของ Cephalic Appendages

ประกอบด้วย antennule, antenna, mandible, maxillule และ maxilla ช่วยในการกินอาหาร

Antennule จะสั้นลง ปล้อง peduncle จะหายไปที่บริเวณรอบส่วนฐานของ statocyst และ rami ภายในและภายนอกจะสมบูรณ์ขึ้นซึ่งเปลี่ยนแปลงมากจาก peduncle และ aesthetasces

Antenna จะสั้น ปล้อง peduncle จะยาวเรียว มี setae flagellum

Mandible จะเปลี่ยนรูปมาจาก palp segment ซึ่งส่วนปลายเป็นซี่ฟันแข็งแรง

Maxillule ส่วนของ endites จะมี marginal plumose spines และ setae หลายอัน และ endopod จะลดรูปไป

Maxilla จะมี scaphognathite ขนาดใหญ่มาก และมี endite lobes 4 อัน ที่ขอบ lobes แต่ละอันจะมี plumose setae หลายอัน

ส่วนของ Thoracic Appendages

ประกอบด้วย 1st maxilliped, 2nd maxilliped, 3rd maxilliped และ pereiopods ช่วยในการเคลื่อนที่และว่ายน้ำ

1st Maxilliped ส่วนของ setose endites 2 อันมีการพัฒนาโดยอันแรกจะเจริญมาจาก coax และอีก 1 อันจะเจริญมาจากฐาน setose endites มีลักษณะยาวขึ้น มี flatted epipod (gill cleaner) ยาว และขอบบาง, ไม่มี plumose setae ส่วน endopod จะลดรูปมีปล้องตามปกติและส่วนปลายจะมี setae 1-2 อัน exopod จะมี setose แต่ละปล้องของ setose จะมี plumose setae ที่ distal segment เฉพาะปล้องที่ 5 และ 6 เท่านั้น

2nd Maxilliped ไม่มี endite และมี epipod ขนาดเล็กที่ปลาย setae และ rudiment เป็นปุ่มที่ podobranch และมี artrobranch ขนาดเล็กมาก ไม่มี lamellae ที่เหงือก setose พัฒนามาจากระยะ zoea IV

3rd Maxilliped จะมีการพัฒนาให้แข็งแรงขึ้นกว่าระยะzoea (zoea) เมื่อโตเต็มวัยรยางค์คู่นี้จะเจริญเป็นส่วนของปาก มี podobranch 1 อัน และมี arthrobranch 2 อันที่ rudimentary lamellae

Pereiopods จะมี setae ปกคลุมบางๆ ซึ่ง pereiopod คู่ที่1 จะเป็นก้าม (chelate) ส่วน 3rd pereiopod จะอยู่ที่ฐานและ 5th pereiopod จะยาวมากและโค้งส่วนปลายจะมี setae เป็นตะขอ (hooked) ซึ่งจะเรียกส่วนนี้ว่า feelers จะใช้ในการหยิบอาหารเข้าปาก

ส่วนของ Abdomen

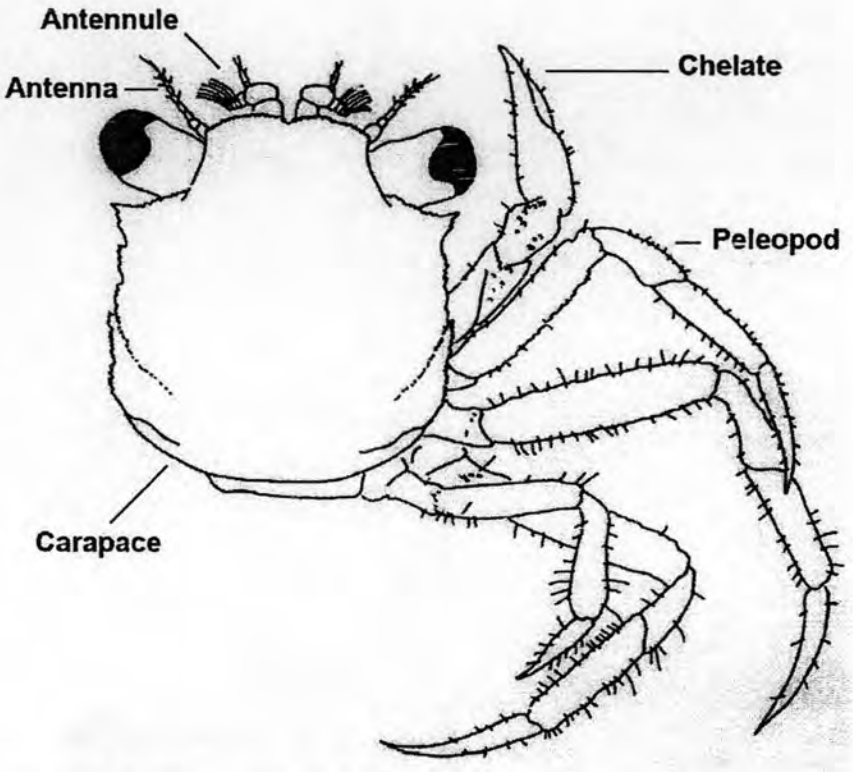
ประกอบด้วย abdomen, pleopod และ telson

ส่วนท้อง มี 6 ปล้องจะมี telson และ posterolateral spine ที่มีใน zoea จะหายไปและพัฒนาไปเป็น lateral pleural plates ซึ่งจะมีหน้าที่ในการอุ้มไข่

Pleopod ปล้องที่ 6 หรือ uropods จะมีขนาดเล็กแบบ uniramous

ส่วนหาง เป็นรูปไข่ แบบ tail fan

3. ลูกปูขนาดเล็ก (Young Crab)



รูปที่ 4 ลูกปูขนาดเล็ก (Young crab) (ที่มา: ดัดแปลงจาก Cuesta and Anger, 2001)

ลูกปูขนาดเล็ก (Young crab) (รูปที่ 4) กระดองเป็นรูปสี่เหลี่ยม ขอบด้านหน้าเรียบ ขอบด้านข้างมีฟันจำนวนซี่ฟันขึ้นกับชนิดของปู ส่วนท้อง ขาว่ายน้ำ ลดรูปงอพับ โดยลูกปูแต่ละระยะของแต่ละชนิดมีลักษณะสัณฐานวิทยาดังแสดงในตารางที่ 1

การศึกษาชนิดและความหนาแน่นของลูกปู

การศึกษาเกี่ยวกับลูกปูที่เป็นแพลงก์ตอนสัตว์ในป่าชายเลนนั้น ส่วนใหญ่เป็นการศึกษาเรื่องการกระจายและปริมาณความชุกชุม โดยที่สุนีย์ สุวภีพันธ์ (2523) พบปูวัยอ่อนในป่าชายเลนแหลมผักเบี้ยมีปริมาณสูงในเดือนมีนาคมและตุลาคม และพบลูกปูมีความหนาแน่นสูงสุดในบริเวณที่น้ำมีความลึกน้อยที่สุด อรุณี จินดานนท์ (2528) ศึกษาแพลงก์ตอนสัตว์ในบริเวณชายฝั่งที่มีป่าชายเลนในจังหวัดสมุทรสาคร และในคลองสรรพสามิต-พิทยาลงกรณ์ บริเวณปากแม่น้ำเจ้าพระยาและปากแม่น้ำท่าจีน พบลูกปูระยะ zoea เป็นแพลงก์ตอนสัตว์กลุ่มเด่นรองมาจากกลุ่ม copepod และสามารถพบได้เกือบตลอดปี ส่วนอัมพร จิวะพงศ์ (2530) พบลูกปูเพียงเล็กน้อยบริเวณนากุ้งธรรมชาติ จังหวัดสมุทรสาคร Boonruang (1985) พบว่าลูกปูบริเวณด้านในอ่าวพังงามีปริมาณ

มากกว่าด้านนอกอ่าวอย่างเห็นได้ชัด ต่อมา Satapoomin (1999) ทำการศึกษาลูกปูวัยอ่อนในบริเวณป่าชายเลนคลองกะเปอร์พบว่าลูกปูจัดอยู่ในกลุ่มแพลงก์ตอนสัตว์ที่มีปริมาณมากมีความหนาแน่นเฉลี่ย 1,546-13,140 ตัวต่อน้ำ 100 ลูกบาศก์เมตร และในทะเลสาบสงขลานั้น Angsupanich and Aruga (1994) ได้รายงานว่าพบลูกปูมีความหนาแน่นสูงสุด 9,200 ตัวต่อน้ำ 100 ลูกบาศก์เมตร แต่จากการศึกษาที่กล่าวมานี้ไม่ได้ทำการจำแนกชนิดของลูกปูดังกล่าวไว้

การศึกษาที่มีการจำแนกกลุ่มลูกปูส่วนใหญ่ได้มีการจำแนกเพียงระดับครอบครัว (family) เท่านั้น เช่น ละออศรี ตีระเตชา (2524) ได้จำแนกชนิดของลูกปูระยะ zoea ปูในปากแม่น้ำท่าจีน พบว่ามีปูทั้งหมด 7 ครอบครัว (18 ชนิด)ได้แก่ Hymenosomathidae, Leucosiidae, Portunidae, Xanthidae, Atelecyclidae, Grapsidae และ Ocypodidae ต่อมาณิฏฐารัตน์ บ่ภาวสิทธิ์ (2534) ศึกษาแพลงก์ตอนสัตว์ในป่าชายเลนคลองหงาว พบลูกปูทั้งระยะ zoea และ megalopa จัดเป็นองค์ประกอบสำคัญในกลุ่มประชากรแพลงก์ตอนสัตว์ และสามารถจำแนกออกได้ทั้งหมด 7 ครอบครัว คือ Corystidae, Doripidae, Grapsidae, Hymenosomathidae, Leucosiidae, Majidae และ Pinnotheridae ต่อมา Goncalves *et al.* (1996) ได้ทำการศึกษาแพลงก์ตอนสัตว์กลุ่ม decapod larvae โดย ในป่าชายเลนคลองหงาว จังหวัดระนอง พบว่าในประชาคมของ decapod larvae พบลูกปูเป็นลูกสัตว์น้ำที่พบมากที่สุด โดยประกอบด้วยลูกปู 4 ครอบครัว ได้แก่ ครอบครัว Ocypodidae ร้อยละ 43.96 ครอบครัว Leucosiidae ร้อยละ 12.91 ครอบครัว Portunidae ร้อยละ 3.57 และครอบครัว Grapsidae ร้อยละ 2.20 ของ decapod larvae ทั้งหมด จะพบลูกปูในระยะต่างๆ กันกระจายอยู่ระหว่างป่าชายเลนและบริเวณชายฝั่ง เช่น ปูทะเล *Scylla serrata* จะวางไข่ในน้ำบริเวณชายฝั่งแล้วตัวอ่อนหรือระยะวัยรุ่น จึงอพยพเข้าสู่บริเวณป่าชายเลน ปูหินกลุ่ม Xanthidae จะพบอยู่ในป่าชายเลนทั้งในระยะวางไข่และในระยะตัวอ่อน ส่วนปูก้ามดาบกลุ่ม *Uca* spp. จะวางไข่ในป่าชายเลนแต่ตัวอ่อนจะอพยพออกไปอยู่บริเวณชายฝั่งและเมื่อโตเป็นตัวอ่อนระยะหลังหรือระยะวัยรุ่นแล้วจึงอพยพกลับเข้ามาในป่าชายเลน ศิริลักษณ์ ช่วยพนัง (2541) จำแนกลูกปูบริเวณป่าชายเลนอำเภอสิเกา จังหวัดตรัง พบปูวัยอ่อนทั้งหมด 41 ชนิด 12 ครอบครัว โดยมีครอบครัวเด่นได้แก่ Grapsidae ร้อยละ34.25 รองมาคือ Ocypodidae ร้อยละ 32.99 และ Xanthidae ร้อยละ 25.3 โดยลูกปูมีความหนาแน่นในขณะน้ำขึ้นสูงสุดมากกว่าระดับขณะน้ำกำลังขึ้น มีความหนาแน่นสูงสุดในเดือนสิงหาคม 2539 ขณะน้ำกำลังขึ้น ส่วนขณะน้ำขึ้นสูงสุดพบลูกปูมีปริมาณสูง 3 ช่วง คือ ในเดือนพฤษภาคม 2539 เดือนธันวาคม 2539 และเดือนมีนาคม 2540 การกระจายตามสถานีต่างๆ ของปริมาณลูกปูมีแนวโน้มว่าปริมาณลูกปูรวมที่พบในบริเวณป่าชายเลนตอนนอกมีค่าสูงกว่าในป่าชายเลนตอนในและป่าชายเลนตอนกลางตามลำดับทั้งในขณะน้ำขึ้นกำลังขึ้นและขณะน้ำขึ้นสูงสุด ยกเว้นในเดือนสิงหาคม 2539 ในขณะน้ำกำลังขึ้นปริมาณปูวัยอ่อนรวมมีปริมาณเพิ่มขึ้นจากบริเวณป่าชายเลนตอนนอกเข้าไปสู่บริเวณป่าชายเลนตอนใน และ ณัฏฐินี เอี่ยมสมบูรณ์ (2543) ได้ศึกษาแพลงก์ตอนสัตว์บริเวณอ่าวมหาชัย จังหวัดสมุทรสาคร พบลูกปูในระยะ zoea และระยะ megalopa

แต่ส่วนใหญ่จะเป็นระยะ zoea ส่วนลูกปูในระยะ megalopa นั้นจะพบจำนวนเล็กน้อยเฉพาะในบริเวณฝั่งบางหญ้าแพรก บริเวณกลางอ่าวและในแม่น้ำ พบลูกปูทั้งหมด 24 ชนิด จาก 7 ครอบครัว (ตารางที่ 3) ลูกปูในครอบครัว Ocypodidae เป็นครอบครัวของปูก้ามดาบ มีจำนวนชนิดมากกว่าครอบครัวอื่นๆ คือพบถึง 17 ชนิด รองมาได้แก่ ครอบครัว Grapsidae ซึ่งเป็นครอบครัวของปูแสม พบ 4 ชนิด ส่วนลูกปูครอบครัว Portunidae ซึ่งเป็นครอบครัวของปูม้า ปูทะเลพบเพียงชนิดเดียวคือพวกปูทะเลในสกุล *Scylla* ลูกปูครอบครัว Leucosiidae เป็นครอบครัวปูกระดุมพบ 2 ชนิด ลูกปูครอบครัว Xanthidae เป็นครอบครัวปูใบ้พบเพียงชนิดเดียว และลูกปูครอบครัว Atelecyclidae พบเพียงชนิดเดียวเช่นกัน ในปีต่อมา อัจฉราภรณ์ เปี่ยมสมบูรณ์ และคณะ (2547) ในปี พ.ศ. 2544 และ 2545พบลูกปูในความหนาแน่นเฉลี่ย 117 42 และ 2 ตัวต่อน้ำ 100 ลูกบาศก์เมตร ตามลำดับงานวิจัยอื่นๆ ที่ทำในป่าชายเลนส่วนใหญ่เป็นการศึกษาปูในระยะที่เป็นตัวเต็มวัยแล้ว (Macintosh, 1988; สุพจน์ แสงมณี 2530; ชาญยุทธ สุดทองคง 2539; จำลอง โตอ่อน และคณะ 2541)

ตารางที่ 3 ความหนาแน่นของลูกปูในอ่าวไทย

บริเวณที่ศึกษา	จำนวนกลุ่มที่พบ	ความหนาแน่น (จำนวนตัว/น้ำ 100 ลูกบาศก์เมตร)	ที่มา
ชายฝั่งทะเลสาบสงขลา	ไม่มีข้อมูล	9,200	Angsupanich and Aruga (1994)
ปากแม่น้ำท่าจีน จ.สมุทรสาคร	ไม่มีข้อมูล	0-147,800	หัตธยา ธงรบ (2530)
อ่าวปากพนัง จ.นครศรีธรรมราช	ไม่มีข้อมูล	42-117	อัจฉราภรณ์ เปี่ยมสมบูรณ์ และคณะ (2547)
ปากแม่น้ำท่าจีน จ.สมุทรสาคร	24 ชนิด 6 ครอบครัว	38-21,958	ณัฏฐินี เอี่ยมสมบูรณ์ (2543)

การทดแทนประชากรของปูแสม (Recruitment)

รูปแบบการทดแทนประชากรของสัตว์ในทะเลส่วนใหญ่มีรูปแบบที่ค่อนข้างแน่นอนมีความจำเพาะเจาะจงกับปัจจัยเรื่องอาหาร ซึ่งปริมาณของอาหารมีผลต่อการเจริญเติบโตและการพัฒนาของตัวอ่อนเพื่อให้ตัวอ่อนสามารถอยู่รอดและเข้าไปทดแทนกับกลุ่มของประชากรใน stock ตามทฤษฎีของ Match/Mismatch hypothesis หากตัวอ่อนอยู่ในช่วงที่มีปริมาณอาหารน้อย ชนิดและปริมาณของอาหารไม่เหมาะสมกับตัวอ่อนก็จะทำให้การเติบโตและการพัฒนาของตัวอ่อนเกิดขึ้นได้ช้า โดยเฉพาะในช่วงที่มีการ metamorphosis ซึ่งถือเป็นช่วงวิกฤติทำให้มีอัตราการตายสูง ส่งผลให้มีการทดแทนประชากรได้น้อย การทดแทนกลุ่มประชากรของปูแสมซึ่งสนับสนุนทฤษฎี

ของ Match/Mismatch hypothesis จากการศึกษาพลวัตรประชากรปูแสม *Neoepisesarma mederi* ในบริเวณป่าชายเลนปากพนัง จังหวัดนครศรีธรรมราช ของ บัญชา สบายตัว (2549) พบว่าปูแสม *N. mederi* มีการวางไข่ตลอดปี แต่อัตราการวางไข่สูงสุดพบได้ในช่วงเดือนตุลาคม ถึงเดือนธันวาคม โดยในช่วงเวลาดังกล่าว ปูแสม *N. mederi* มีอัตราการผลิตไข่ (EPR) ที่มีค่าสูงเมื่อเทียบกับเดือนอื่น ในรอบปี โดยพบแม่ปูที่มีไข่นอกกระดองในสัดส่วนสูงกว่าร้อยละ 80 (บัญชา สบายตัว 2549) แสดงว่าในช่วงเดือนตุลาคม ถึงพฤศจิกายนนั้นระบบนิเวศอ่าวปากพนังจะต้องมีความอุดมสมบูรณ์ของอาหารเพียงพอสำหรับลูกปูและมีสภาพแวดล้อมเหมาะสมที่จะเอื้ออำนวยให้ลูกปูที่ฟักออกมาสามารถพัฒนาจนเป็นตัวเต็มวัยได้ส่งผลให้ประชากรปูแสมมีการทดแทนกลุ่มประชากรอย่างรวดเร็วและมีประสิทธิภาพ ซึ่งหากแม่ปูแสมวางไข่ในช่วงที่ปริมาณอาหารไม่เพียงพอและสภาพแวดล้อมไม่เหมาะสมแล้วอาจทำให้อัตราการเติบโตต่ำและอัตราการตายสูง ส่งผลให้การทดแทนประชากรอาจไม่ประสบผลสำเร็จ

ปริมาณและชนิดของอาหารที่เหมาะสมจะมีผลต่อการเจริญเติบโตและการพัฒนาของตัวอ่อนเพื่อให้ตัวอ่อนสามารถอยู่รอด ซึ่งตัวอ่อนของปูแสมในระยะแรกคือ ระยะ zoea I ตัวอ่อนจะดำรงชีวิตเป็น planktotrophic larvae โดยจะกินพวกสาหร่ายขนาดเล็กซึ่งเมื่อลูกปูเข้าสู่ระยะ zoea II-IV ก็จะมีการเปลี่ยนแปลงของอาหารที่แตกต่างกันไปตามขนาดตัวของลูกปู และตามความต้องการคุณภาพของอาหารที่เพิ่มมากขึ้นซึ่งอาหารเหล่านี้ก็ได้แก่ ไดอะตอม (diatom) ตัวอ่อนของ echinoderms ตัวอ่อน molluscs และตัวอ่อนไส้เดือนทะเล (Lebour, 1928) ซึ่งเป็นอาหารที่มีอยู่ทั่วไปในธรรมชาติ จากการศึกษาของ Lebour (1928) ทำการทดลองเลี้ยงลูกปูด้วยอาหารทั้งที่เป็นพืชและเป็นสัตว์ พบว่าอาหารที่เป็นสัตว์จะมีสารอาหารที่เพียงพอสำหรับการพัฒนาการเติบโตของลูกปู ในขณะที่อาหารที่เป็นพืชทำให้การพัฒนาการของลูกปูจะไม่ประสบความสำเร็จ

นอกจากปัจจัยการตายของตัวอ่อนจะขึ้นอยู่กับปัจจัยเรื่องอาหารก็ยังมีปัจจัยอื่นๆ อีกได้แก่ การเลือกแหล่งลงเกาะ ปริมาณผู้ล่า และกระแสน้ำ เป็นต้น การเลือกที่อยู่อาศัย (habitat) ที่ไม่เหมาะสมอาจเป็นปัจจัยสำคัญที่ทำให้เกิดการตายของลูกปูเนื่องจากลูกปูแสมมีขนาดเล็กมากและต้องต่อสู้กับผู้ล่า ได้แก่ หนอนธนู ลูกปลา หวีวุ้น เป็นต้น ที่มีอยู่อย่างมากมายดังนั้นจึงพบว่าแม่ปูไข่แก่เลือกที่จะวางไข่ในบริเวณป่าชายเลนซึ่งเป็นบริเวณที่มีอาหารอุดมสมบูรณ์จึงเหมาะแก่การเป็นแหล่งอนุบาลสัตว์น้ำและยังสามารถเป็นที่หลบซ่อนของลูกปูและลูกสัตว์น้ำอื่นๆ จากผู้ล่าได้อีกด้วยการรักษาตัวเองให้อยู่ในบริเวณป่าชายเลนนั้นเป็นสิ่งที่สำคัญสำหรับลูกปูด้วยเช่นกันโดยพบว่าลูกปูระยะ zoea จะอาศัยช่วงน้ำขึ้นสูงสุดในการกระจายไปในมวลน้ำที่มีความเค็ม (2-20 psu) เหมาะสมแก่การดำรงชีวิต (Lewis *et al.*, 2001) การปรับตัวของลูกปู ระยะ zoea เมื่อต้องการที่จะกระจายออกไปยังมวลน้ำมันจะลอยขึ้นด้านบนของมวลน้ำในขณะที่น้ำขึ้นสูงสุดเพื่อช่วยในการกระจายตัวและประหยัดพลังงานเมื่อเข้าสู่ระยะ megalopa มันจะกลับเข้าสู่ที่อาศัยของตัวเต็มวัย (adults) โดยอาศัยช่วงที่มีน้ำขึ้น-น้ำลงโดยเมื่อน้ำขึ้น ระยะ megalopa จะลอยขึ้นด้านบนของมวล

น้ำ และจะลดระดับลงในช่วงที่น้ำลง พบว่าปูก้ามดาบ *Uca* spp. และปูแสม Grapsid crab ในระยะตัวอ่อนโดยเฉพาะระยะzoea จะมีความชุกชุมมากในน้ำชั้นบนขณะน้ำขึ้นสูงสุดมีการเปรียบเทียบการพัฒนาการของลูกปูระยะ megalopa ที่พบในบริเวณปากแม่น้ำ (estuaries) ในระยะที่ลงเกาะกับพื้นและมีการเปลี่ยนแปลงรูปร่างนั้นจะพบว่ามีการพัฒนา (metamorphosis) ที่เร็วกว่าลูกปูระยะ megalopa ในระบบนิเวศอื่น ได้แก่ หาดหิน และทะเลเปิด เป็นต้น (Dittel *et al.*, 1991)

การปรับตัวของลูกปูที่อาศัยอยู่ในบริเวณเอสทูรี่

ลูกปูที่อาศัยอยู่ในบริเวณเอสทูรี่มีการปรับตัว 3 ประเภทดังนี้ (Thorson, 1966 อ้างตาม Levinton, 1982)

1. ระยะการดำรงชีวิตเป็นแพลงก์ตอนสั้น (Successful development)

การพัฒนาของตัวอ่อนเกี่ยวข้องกับการเติบโตและการเปลี่ยนแปลงรูปร่างพัฒนาตัวอ่อนโดยปกติจะเกิดขึ้นเมื่อตัวอ่อนอยู่ในสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมกับชนิดและระยะการเติบโต เช่น คุณภาพและปริมาณของอาหาร เป็นต้น ช่วงเวลาการเป็นแพลงก์ตอนจะยาวหรือสั้นนอกจากจะขึ้นอยู่กับชนิดของสิ่งมีชีวิตแล้วยังขึ้นกับสภาพแวดล้อม ตัวอ่อนที่ได้รับอาหารจากไข่แดงจะมีช่วงเวลาในการเป็นแพลงก์ตอนสั้นไม่เกิน 2 วัน (Newell, 1976) การกระจายจึงถูกจำกัดแต่มีอัตรารอดสูง ในทางตรงกันข้ามตัวอ่อนที่สามารถหาอาหารเองจะมีช่วงเวลาการเป็นแพลงก์ตอนที่ยาวนานกว่าตั้งแต่ 2 วัน ถึงหลายสัปดาห์ ทำให้มีการกระจายไปได้ไกลมากทำให้การตายจากการขาดแคลนอาหารมีผลต่อการสร้างกลุ่มประชากรน้อยลง ในเขตร้อนระยะเวลาที่ยาวนานจะช่วยในการปรับตัวของตัวอ่อนในเรื่องอาหารด้วย ถ้าตัวอ่อนถูกพัดพาไปสู่สิ่งแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมหรือเมื่อถึงเวลาลงเกาะยังหาที่ลงเกาะไม่ได้ก็จะมีผลทำให้การพัฒนาเป็นศูนย์หรือติดลบและมีอัตราการตายเพิ่มขึ้น

2. การรักษาตัวเองให้อยู่ในบริเวณชายฝั่ง (Retention nearshore)

การกระจายของลูกปูในบริเวณเอสทูรี่ พบว่าลูกปูพยายามที่จะคงอยู่ในมวลน้ำในเอสทูรี่โดยไม่ถูกพัดพาออกไปสู่ทะเล จำนวนตัวอ่อนที่คงอยู่ในบริเวณเอสทูรี่นี้มีความสำคัญในการสืบทอดประชากรที่ดำรงชีวิตอยู่ในท้องถิ่น (ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์, 2522) การปรับตัวให้เข้ากับปัจจัยทางกายภาพเช่น กระแสน้ำและความเค็ม เป็นต้น โดยเฉพาะความเค็มเป็นปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีความสำคัญมากกับลูกปูที่ดำรงชีวิตอยู่ในบริเวณเอสทูรี่ เพราะในบริเวณเอสทูรี่จะมีความเค็มอยู่ในช่วง 0-25 psu (ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์, 2522) ซึ่งจากการทดลองเลี้ยงลูกปู ในครอบครัว Grapsid ชนิด *Armases miersii* (Cuesta *et al,* 1999) พบว่าเป็นชนิดที่ทนต่อความเค็มในช่วงกว้าง (euryhaline) โดยทดลองเลี้ยงในความเค็มที่แตกต่างกัน 6 ระดับ ตั้งแต่ 5, 15, 25, 35 ,45 และ 55 psu

เอสทูรี่ได้เป็นอย่างดี มีผู้รายงานไว้ว่าลูกปูแสมในสกุล *Neoepisesarma* 3 ชนิด คือ *N. mederi*, *N. vesicolor* และ *N. lafondi* มีช่วงความเค็มที่เหมาะสมต่อการพัฒนาและการเติบโตอยู่ในช่วง 15-30 psu และช่วงความเค็มที่ลูกปูจะทนทานได้มีค่าตั้งแต่ 5-30 psu (ตารางที่ 4) Foskett (1976) พบว่าอัตราการรอดจากลูกปู *Sesarma reticulatum* ในระยะ zoea ไปเป็นลูกปูระยะ megalopa เกิดขึ้นในช่วงความเค็ม 20-40 psu และที่ 10 psu ลูกปูจะพัฒนาไปถึงระยะ zoea III เท่านั้นไม่สามารถพัฒนาไปเป็นระยะ megalopa ได้ เมื่อความเค็มสูงลูกปูจะปรับความเข้มข้นของเลือดให้สูงขึ้นทั้งนี้เพื่อรักษาสมดุลย์ของร่างกาย แต่การพัฒนาของลูกปูจะต้องขึ้นอยู่กับปริมาณอาหารด้วย ซึ่งบริเวณเอสทูรี่มีอาหารมากพอสำหรับการพัฒนาของลูกปูมันจึงต้องพยายามรักษาตัวเองให้อยู่ในบริเวณเอสทูรี่ โดยพบว่า ลูกปูระยะ zoea อาศัยอยู่ในช่วงความเค็ม 2-20 psu โดยมันจะอาศัยช่วงน้ำขึ้นสูงสุดในการกระจายไปในมวลน้ำที่เหมาะสมแก่การดำรงชีวิต (Lewis *et al.*, 2001) เมื่อมันต้องการกระจายไปยังมวลน้ำบริเวณอื่น มันก็จะลอยขึ้นไปยังชั้นบนของมวลน้ำในขณะที่น้ำขึ้นสูงสุด แต่เมื่อมันต้องการอยู่ในมวลน้ำนั้นๆ มันก็จะลดระดับลงสู่มวลน้ำด้านล่าง (Dittel *et al.*, 1991)

การตอบสนองต่อการเปลี่ยนแปลงความดันของมวลน้ำโดยปกติลูกปูจะมีอวัยวะรับสัมผัส เช่นในระยะ zoea จะมี maxiiliped cilia ส่วนในระยะ megalopa จะมีอวัยวะที่เรียกว่า Feeler เป็นต้น ซึ่งอวัยวะทั้ง 2 อย่างที่กล่าวมาเป็นอวัยวะที่ใช้ในการเคลื่อนที่และว่ายน้ำ โดยลูกปูในระยะzoea ที่อาศัยอยู่ในบริเวณเอสทูรี่เมื่อมวลน้ำมีการแบ่งชั้น maxiiliped cilia ก็โบกให้ตัวอ่อนจมตัวลง หรือลอยตัวขึ้น ขึ้นอยู่กับปัจจัยสิ่งแวดล้อม (Warner, 1977) ส่วนในระยะ megalopa Brooks (1886 อ้างโดย Gurney, 1960) พบว่า megalopa จะมีอวัยวะรับสัมผัส (feeler) บน dactyl ของขาคู่ที่ 5 ซึ่งเป็นอวัยวะรับสัมผัสที่มีผลกระทบต่อการลงเกาะ เพื่อใช้ในการเลือกพื้นที่ที่เหมาะสมในการดำรงชีวิต

ตารางที่ 4 ช่วงความทนทานต่อความเค็มต่อการเติบโตของลูกปูในระยะต่างๆ

ชนิด	ระยะZoea ⟶ Megalopa	ระยะ Megalopa ⟶ young crab	ที่มา
	ช่วงความทนทานต่อความเค็ม (psu)	ช่วงความทนทานต่อความเค็ม (psu)	
Neoepisesarma mederi	5-30	5-30	ฐิติทิพย์ ค้วงเงิน และบุญชัย เจียมปรีชา (2547)
Neoepisesarma versicolor	15-25	15-25	ชาญยุทธ สุดทองคง และคณะ (2548)
Neoepisesarma lafondi	10-35	15-30	Islam and Uehara (2005)
Sesarma reticulatum	10-30	-	Foskett (1976)

3. การเลือกพื้นที่ในการลงเกาะ (Substratum selection)

เมื่อลูกปูในครอบครัว Grapsidae พัฒนาเข้าสู่ระยะ young crab มันจะเปลี่ยนพฤติกรรมลงไปอยู่บริเวณหน้าดิน ดังนั้นปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีอิทธิพลต่อความชุกชุมของปูในระยะนี้จึงเป็นปัจจัยที่เกี่ยวข้องกับดินตะกอนที่พื้นป่าชายเลน จากการศึกษาของ Luppi *et al* (2001) พบว่าลูกปูแสมระยะ megalopa จะมีการเลือกพื้นที่ที่เป็นบริเวณแหล่งอาศัยของตัวเต็มวัย ซึ่งปัจจัยที่มีผลต่อการเลือกพื้นที่ ได้แก่ สารที่ปล่อยออกมาจากตัวพ่อ และตัวแม่ อาหาร บริเวณที่มีสิ่งมีชีวิตอื่นอยู่กันแบบพึ่งพากัน และปัจจัยทางกายภาพอื่นๆ เช่น อนุภาคตะกอนดิน อุณหภูมิของน้ำในดิน ความเค็มของน้ำในดิน โดยจากการศึกษาของ Morgan *et al*., (1996) เกี่ยวกับปัจจัยในการเลือกพื้นที่ในลงเกาะของลูกปูระยะ megalopa ในสกุล *Callinectes* พบว่าการลงเกาะของลูกปูเกิดจากการได้รับสารที่ปล่อยออกมาจากหญ้าทะเลที่อยู่ในบริเวณพื้นซึ่งจะเป็นตัวดึงดูดการลงเกาะของลูกปู ส่วนปูที่อาศัยอยู่ในบริเวณเอสทูรี่ก็จะได้รับสิ่งกระตุ้นทางเคมีโดยพืชที่อยู่ในบริเวณเอสทูรี่ (estuarine vegetation) เช่นเดียวกัน (Forword *et al*., 2003) ลักษณะตะกอนดินเป็นปัจจัยที่มีความสำคัญอีกประการหนึ่งของการกระจายของปูในป่าชายเลนเนื่องจากเป็นตัวควบคุมปริมาณอินทรีย์สารในดิน ซึ่งเป็นแหล่งอาหารของปูแสมในป่าชายเลนและมีอิทธิพลต่อกิจกรรมต่างๆ ของปูในป่าชายเลน (บัญชา สบายตัว, 2549) ลูกปูจะถูกกระตุ้นให้ลงเกาะบนหรือใกล้สิ่งมีชีวิตที่ต้องอาศัยอยู่ด้วยกันเพื่อเอื้อประโยชน์ต่อกัน รวมทั้งการถูกกินโดยผู้ล่าเมื่อลูกปูลงเกาะมันจะต้องเผชิญกับผู้ล่าที่อยู่หน้าดิน (benthic predators) เป็นสัตว์ที่กินสัตว์หน้าดินเป็นอาหาร ได้แก่ หนอนตัวแบน หนอนตัวกลม ไส้เดือนตัวกลม ไส้เดือนทะเล *Namalcastis* sp. ปูก้ามหัก *Macrophthalmus teschi* ปูแสม *Metaplax elegans* (ณิฏฐารัตน์ ปภาวสิทธิ์ และคณะ, 2545)