4. วิจารณ์ผลการศึกษา

4.1 ลักษณะทางกายภาพของแหล่งอาศัยของปูก้ามดาบ

4.1.1 ลักษณะองค์ประกอบของดิน

จากสมมุติฐานการศึกษาปัจจัยทางกายภาพของแหล่งอาศัยปูก้ามดาบคาดว่าบริเวณที่ปูก้ามดาบอาศัยน่าจะมีความแตกต่างองค์ประกอบของดินเมื่อเปรียบเทียบกับบริเวณที่ไม่มีปูก้ามดาบอาศัยในบริเวณใกล้เคียงกัน ผลการศึกษาพบว่าลักษณะองค์ประกอบของดินทั้งสองบริเวณมีลักษณะเป็นแบบ ทราย ได้แก่ บริเวณริมน้ำ คือ ระยะ ขอบน้ำ - 2 เมตร บริเวณบริเวณห่างน้ำ คือ ระยะ 2 - 4 เมตร และบริเวณบริเวณห่างน้ำมาก คือ ระยะ 4 - 6 เมตร โดยบริเวณบริเวณห่างน้ำมากไม่มีปูก้ามดาบอาศัย พื้นที่ทั้ง 3 แปลงศึกษา มีอนุภาคของดินที่ประกอบด้วยสัดส่วนอนุภาคใหญ่กว่าทรายละเอียดมากมากกว่า 70 เปอร์เซ็นต์ โดยสัดส่วนของดินทั้ง 3 แปลงศึกษา มีองค์ประกอบของดิน ประกอบด้วยทรายละเอียดมากที่สุด รองลงมาเป็นทรายละเอียดมาก ทรายขนาดกลาง โคลน ทรายหยาบ ทรายหยาบมาก และ กรวด ตามลำดับ (ภาคผนวก ข ที่ 1) เมื่อเปรียบเทียบสัดส่วนอนุภาคตะกอนแต่ละขนาดกับพื้นที่แต่ละแปลงศึกษาพบว่าสัดส่วน ทรายหยาบ ทรายหยาบมาก และ ทรายขนาดกลาง บริเวณห่างน้ำมาก มากกว่าบริเวณห่างน้ำ และ 1 อย่างมีนัยสำคัญ แต่สัดส่วนทรายละเอียดมากกับโคลนบริเวณริมน้ำ มากกว่าบริเวณห่างน้ำ และบริเวณห่างน้ำมาก เมื่อเปรียบเทียบระหว่างฤดูกาลพบว่าในช่วงฤดูร้อนตะกอนที่มีขนาดใหญ่ ได้แก่ กรวด ทรายหยาบมาก ทรายหยาบ ทรายขนาดกลาง มีปริมาณมากกว่าตะกอนที่มีขนาดเล็ก ได้แก่ ทรายละเอียดมาก และโคลน อาจเนื่องจากในช่วงฤดูร้อนได้รับอิทธิพลจากลมมรสุมตะวันออกเฉียงเหนือ คลื่น และลมที่พัดจากทิศตะวันออกเฉียงเหนืออาจนำตะกอนที่มีแหล่งกำเนิดแตกต่างกันมาตกตะกอนบริเวณหาด ต่างจากตะกอนที่มีขนาดเล็ก ได้แก่ ทรายละเอียดมากและโคลนในฤดูฝนมีปริมาณมากกว่าในช่วงฤดูร้อน อาจได้รับอิทธิพลจากการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศที่มีความแตกต่างกันในทั้ง 2 ฤดูกาล ส่งผลให้ปัจจัยทางกายภาพของสิ่งแวดล้อมมีการเปลี่ยนแปลงตามไปด้วย เช่น ปริมาณน้ำฝนในช่วงฤดูฝนมีปริมาณฝนตกมากกว่า 200 มิลลิเมตรต่อเดือน ในช่วงระหว่างเดือนพฤษภาคม-พฤศจิกายน (ภาคผนวก ก ที่ 2) ฝนที่ตกจะชะล้างตะกอนหน้าดินลงสู่แหล่งน้ำทำให้เพิ่มปริมาณตะกอนในช่วงฤดูฝนมากกว่าช่วงฤดูร้อน (อัปสรสุดา และ คณะ 2524) ปริมาณฝนที่ตกมากที่สุดในฤดูร้อนเพียง 64.9 มิลลิเมตร และ

ฤดูร้อนเกิดในช่วงเวลา 3 เดือน แต่ฤดูฝนยาวนานถึง 9 เดือน (ภาคผนวก ก ที่ 2) อาจทำให้อัตราในการสะสมตะกอนที่เป็นทรายละเอียดมากและโคลนยาวนานกว่าช่วงฤดูร้อน

ปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* อาศัยบริเวณพื้นที่ศึกษาริมน้ำมากกว่าบริเวณอื่น ๆ มีปริมาณตะกอนที่เป็นทรายละเอียดมากและโคลนมากกว่าบริเวณห่างน้ำ และห่างน้ำมาก ทำให้ดินมีความสามารถในการอุ้มน้ำได้ดี (**ผ ก า รั ฐ** , 2535) และแสดงถึงปริมาณอินทรียวัตถุที่มีปริมาณสูง บริเวณริมน้ำจึงเป็นแหล่งอาศัยที่มีความเหมาะสมต่อการดำรงชีวิตของปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* ทำให้มีปูก้ามดาบอาศัยบริเวณริมน้ำมากกว่าบริเวณอื่น ๆ ในพื้นที่ใกล้เคียงกัน

4.1.2 **ความชื้นในดิน**

จากสมมุติฐานการศึกษาครั้งนี้ซึ่งคาดว่าความชื้นในดินบริเวณที่ปูก้ามดาบอาศัยน่าจะมีความแตกต่างจากบริเวณที่ปูก้ามดาบไม่อาศัยเมื่อเปรียบเทียบกับพื้นที่ใกล้เคียงกัน จากผลการศึกษาพบว่าความชื้นในดินบริเวณริมน้ำมีค่าสูงกว่าบริเวณห่างน้ำและบริเวณห่างน้ำมากอย่างมีนัยสำคัญ โดยริมน้ำ และ ห่างน้ำ มีปูก้ามดาบอาศัยส่วนบริเวณห่างน้ำมากไม่มีปูก้ามดาบอาศัย

จากการศึกษาครั้งนี้แสดงให้เห็นว่าปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperie* อาศัยอยู่ในบริเวณที่มีความชื้นในดินสูงกว่าบริเวณพื้นที่ใกล้เคียง สอดคล้องกับการศึกษาของ Botto and Iribarne (2000) ในปูก้ามดาบ *U. uruguayensis* อาศัยอยู่ในบริเวณที่มีความชื้นในดินสูงเมื่อเปรียบเทียบกับบริเวณใกล้เคียงที่ไม่มีปูอาศัยอยู่บริเวณ และจากการสังเกตพฤติกรรมเบื้องต้นพบว่าปูก้ามดาบที่อาศัยบริเวณบริเวณห่างน้ำ จะเคลื่อนที่ไปสู่บริเวณที่มีแอ่งน้ำเล็ก ๆ ที่มีน้ำอยู่และหยุดกินอาหารนานกว่าบริเวณที่แห้ง ๆ อาจเนื่องจากความชื้นในดินเป็นปัจจัยทางกายภาพที่มีอิทธิพลต่อการดำรงชีวิตของปูก้ามดาบ ได้แก่ การแลกเปลี่ยนก๊าซ และช่วยรักษาอุณหภูมิในร่างกาย (Crane, 1975) ความชื้นในดินแต่ละแปลงศึกษามีความแตกต่างกันอาจมีหลายปัจจัยที่มีอิทธิพล ได้แก่ องค์ประกอบของดิน จากผลจากองค์ประกอบของดินบริเวณริมน้ำ มีปริมาณอินทรียวัตถุสูงกว่าบริเวณอื่นจึงสามารถอุ้มน้ำได้ดีกว่า ซึ่งความสามารถในการอุ้มน้ำของดินในเขตร้อนจะมีความสัมพันธ์กับปริมาณโคลน ทรายละเอียดมาก ทรายละเอียด และอินทรียวัตถุ (ผการัฐ, 2535) เมื่อเปรียบเทียบความชื้นในดินระหว่างฤดูกาลพบว่าความชื้นในดินมีความแตกต่างโดยความชื้นในดินในฤดูฝนสูงกว่าในฤดูร้อนอย่างมีนัยสำคัญ อาจเนื่องจากในช่วงฤดูฝนได้รับอิทธิพลจากปริมาณน้ำฝนที่ตกลงมาและ

น้ำฝนที่ไหลจากบกอาจส่งผลต่อการสะสมความชื้นในดิน นอกจากนี้ในช่วงฤดูฝนยังมีลักษณะภูมิอากาศที่มืดครึ้ม ไม่ค่อยมีแสงแดด ทำให้การระเหยของน้ำไม่มากเหมือนในฤดูร้อนที่มีแดดจัดทำให้อัตราการระเหยของน้ำมากกว่าช่วงฤดูฝน นอกจากนี้ยังขึ้นกับช่วงระยะเวลาการถูกแสง (Ryu *et al*., 2004; Frith *et al*., 1976)

4.1.3 ปริมาณอินทรียวัตถุ

จากสมมุติฐานของการศึกษาซึ่งคาดว่าบริเวณที่ปูก้ามดาบอาศัยน่าจะมีปริมาณอินทรียวัตถุแตกต่างจากบริเวณที่ไม่มีปูก้ามดาบอาศัยเมื่อเปรียบเทียบกับบริเวณที่ใกล้เคียงกัน ผลการศึกษาพบว่าบริเวณริมน้ำมีปริมาณอินทรียวัตถุ 1.82 เปอร์เซ็นต์ มากกว่าบริเวณห่างน้ำมีปริมาณอินทรียวัตถุ 1.50 เปอร์เซ็นต์ และบริเวณห่างน้ำมากมีค่าต่ำสุด 0.99 เปอร์เซ็นต์ จากการศึกษาแสดงให้เห็นว่า ปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* อาศัยอยู่ในบริเวณที่มีปริมาณอินทรีย์สูงเมื่อเปรียบเทียบกับบริเวณใกล้เคียง สอดคล้องกับการศึกษาของ Botto and Iribarne (2000) ในปูก้ามดาบ *U. uruguayensis* อาศัยอยู่ในบริเวณที่มีอินทรียวัตถุสูงเมื่อเปรียบเทียบกับบริเวณใกล้เคียงที่ไม่มีปูอาศัยอยู่ เช่นเดียวกับปูก้ามดาบ *U. vocans vocans* อาศัยอยู่อย่างหนาแน่นในบริเวณที่มีปริมาณอินทรียวัตถุสูงมากกว่าบริเวณที่มีปริมาณอินทรียวัตถุต่ำ (Frith and Frith, 1977; Frith and Brunenmeister, 1980) รวมทั้งปูก้ามดาบชนิดอื่น ๆ เช่น ปูก้ามดาบ *U. forcipata* และ *U. spinata* (Piumsomboon *et al*., 2000) เนื่องจากปริมาณอินทรียวัตถุเป็นแหล่งอาหารหลักที่มีความสำคัญต่อการดำรงชีวิต จากการศึกษาครั้งนี้ตำแหน่งรูของปูก้ามดาบอยู่บริเวณริมน้ำมีปริมาณอินทรียวัตถุสูงสุด คาดว่าน่าจะมีความเหมาะสมต่อการดำรงชีวิตของปูก้ามดาบ และจากการศึกษาครั้งนี้ไม่พบปูก้ามดาบในบริเวณห่างน้ำมาก อาจเนื่องจากบริเวณห่างน้ำมาก มีปริมาณอินทรียวัตถุเพียง 0.99 เปอร์เซ็นต์และความชื้นมีค่า 21.52 เปอร์เซ็นต์ ทั้งสองปัจจัยมีค่าต่ำกว่าบริเวณ ริมน้ำ อาจเนื่องปัจจัยเรื่องความชื้นและปริมาณอินทรียวัตถุที่สูงแสดงถึงคุณสมบัติของดิน คือ ทำให้ดินมีความร่วนซุยและเก็บความชื้นได้ดีส่งผลให้ดินมีอ่อนนุ่มเหมาะแก่ขุดรูอาศัยและหลบภัยจากผู้ล่าได้ดีกว่าดินที่มีความแข็งมาก (อาวุธ, 2539) จากปัจจัยที่กล่าวมามีความจำเป็นต่อการดำรงชีวิตของปูก้ามดาบทำให้ปูก้ามดาบมีการปรับตัวทั้งทางด้านสรีระวิทยาและพฤติกรรมเพื่ออยู่รอดในแต่ละบริเวณ (สนิท, 2541)

4.2 ลักษณะพื้นฐานของประชากร

4.2.1 ขนาดเฉลี่ยของปูก้ามดาบเพศผู้และปูก้ามดาบเพศเมีย

ผลการศึกษาลักษณะสัณฐานวิทยาของปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* บริเวณเกาะตะลิบง พบว่าปูก้ามดาบเพศผู้มีขนาดความกว้างกระดองเฉลี่ย 22.71 ± 0.14 มิลลิเมตรและความยาวกระดองเฉลี่ย 15.14 ± 0.09 มิลลิเมตร มีความกว้างกระดอง 19.72 ± 0.13 มิลลิเมตรและความยาวกระดองเฉลี่ย 14.01 ± 0.10 มิลลิเมตร ปูก้ามดาบเพศผู้มีขนาดใหญ่กว่าปูก้ามดาบเพศเมียเช่นเดียวกับการศึกษาของ Jaroensutasinee and Jaroensutasinee (2004) บริเวณฝั่งอันดามัน ของจังหวัดระนอง ภูเก็ต และ ตรัง ปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* เพศผู้มีขนาดความกว้างกระดอง 13.83 ± 4.34 มิลลิเมตร และ ความยาวกระดองเฉลี่ย 9.14 ± 2.81 มิลลิเมตร และปูก้ามดาบเพศเมียมีความกว้างกระดองเฉลี่ย 12.38 ± 4.33 มิลลิเมตรและความยาวกระดองเฉลี่ย 8.35 ± 2.92 มิลลิเมตร เหตุผลที่ปูก้ามดาบเพศผู้มีขนาดใหญ่กว่าปูก้ามดาบเพศเมียอาจเนื่องจากขนาดร่างกายที่มีขนาดใหญ่เป็นตัวบ่งบอกถึงศักยภาพในการครอบครองทรัพยากร เช่นในปูเพศผู้ *Carcinus maenas* (L.) ขนาดร่างกายใหญ่จะมีอิทธิพลในการต่อสู้ (Sneddon *et al*., 1997) และเพศผู้ที่มีขนาดใหญ่จะมีกำลังมากกว่า (Levinton and Judge, 1993 อ้างโดย Pratt *et al*., 2003) ซึ่งจากการสังเกตในการศึกษาครั้งนี้ปูก้ามดาบเพศผู้ *U. vocans hesperiae* จะมีการแสดงพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขตโดยการต่อสู้ใช้ก้ามใหญ่ในการต่อสู้เพื่อครอบครองพื้นที่และเมื่อบุกรุกเพื่อนบ้าน ในปูก้ามดาบ *U. vocans vocans* มีการต่อสู้ (89%) สูงกว่าปูก้ามดาบเพศเมีย (72 %) ซึ่งปูก้ามดาบเพศเมียมีการต่อสู้เมื่อพบเพื่อนบ้านในพื้นที่หากินระหว่างรูเท่านั้น การต่อสู้ระหว่างเพศเมียและเพศผู้เกิดขึ้นน้อยมาก (Christy and Salmon, 1984) แสดงให้เห็นว่าปูก้ามดาบเพศเมียไม่จำเป็นต้องใช้กำลังในการต่อสู้มากเหมือนปูก้ามดาบเพศผู้ ในปูก้ามดาบเพศผู้ *U. vocans hesperiae* ที่มีขนาดใหญ่มีโอกาสในการชนะมากกว่าเพศผู้ที่มีขนาดเล็กและได้ครอบครองรู (Jaroensutasinee and Tantichodok, 2002) การต่อสู้ในปูก้ามดาบ *U. pugilator* เพื่อเลือกคู่ผสมพันธุ์ ดังนั้นปูก้ามดาบเพศผู้มีขนาดใหญ่กว่าปูก้ามดาบเพศเมียอาจเพื่อประโยชน์ดังกล่าว

4.2.2 ระยะการวางไข่นอกกระดองของปูก้ามดาบเพศเมีย

จากผลการสำรวจทุกครั้งของการศึกษาพบปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* เพศเมียมีไข่นอกกระดองทุกครั้ง เมื่อเปรียบเทียบจำนวนปูก้ามดาบเพศเมียที่มีไข่นอกกระดองระหว่างฤดูร้อนและฤดูฝนพบว่าไม่มีความแตกต่างกัน อาจเป็นไปได้ว่าปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* มีการสืบพันธุ์ตลอดปี เช่นเดียวกับปูก้ามดาบ *U. vocans vocans* ปูก้ามดาบเพศเมียที่วางไข่จะออกหากินบริเวณผิวหน้าดินช่วงระหว่างการฟักไข่และขณะที่ปูก้ามดาบเพศเมียมีการวางไข่นอกกระดองภายในรังไข่มีไข่ที่จะฟักเป็นลูกปูครั้งต่อไป ทำให้มีการวางไข่อย่างต่อเนื่อง (Henmi, 2003)

4.2.3 ความหนาแน่นของประชากรปูก้ามดาบในพื้นที่ศึกษา

จากผลการศึกษาความหนาแน่นของปูก้ามดาบโดยการนับจำนวนตัวพบว่าปูก้ามดาบอาศัยอยู่บริเวณริมน้ำ 5 ตัว/ตารางเมตร และบริเวณห่างน้ำ 3 ตัว/ตารางเท่านั้น ไม่พบปูก้ามดาบอาศัยในบริเวณห่างน้ำมาก สอดคล้องกับผลการศึกษาลักษณะทางกายภาพของดินซึ่งบริเวณริมน้ำมีความชื้น 27.73 เปอร์เซ็นต์ ปริมาณอินทรียวัตถุ 1.82 เปอร์เซ็นต์ และขนาดของตะกอนดินที่มีขนาดอนุภาคละเอียดมากและโคลนแตกต่างจากบริเวณที่ไม่มีปูก้ามดาบอาศัยในบริเวณห่างน้ำมาก อาจเนื่องจากลักษณะดินตะกอนและปริมาณอินทรียวัตถุเป็นตัวการสำคัญในการกำหนดชนิดและการกระจายของสัตว์ทะเลหน้าดิน (ณิฏฐารัตน์ และ คณะ, 2546) ปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* อาศัยอยู่ในบริเวณที่เป็นทรายละเอียด สอดคล้องกับการศึกษาของ เสรี (2522) ในสกุลย่อย Thalassuca อาศัยบริเวณดินทราย มีเปลือกหอย กรวด เศษปะการัง และโคลนปะปนกันตามชายฝั่งทะเลหรือใกล้ทะเล อาจเนื่องจากลักษณะความร่วนซุยของดินตลอดจนชนิดของดินที่เป็นดินเลนหรือดินทรายนั้นจะควบคุมปริมาณออกซิเจนในดินระดับน้ำใต้ดินและปริมาณอินทรียวัตถุในดินซึ่งเป็นแหล่งอาหาร ความร่วนซุยของดินยังมีประโยชน์ในการขุดฝังตัวเพื่ออยู่อาศัย หรือ หลบหลีกศัตรู (ณิฏฐารัตน์ และคณะ, 2546)

4.2.4 สัดส่วนเพศ (sex ratio)

ในการศึกษาครั้งนี้พบว่าสัดส่วนเพศในปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* บริเวณริมน้ำ ซึ่งอยู่ใกล้ริมน้ำ มีสัดส่วนเพศเป็น 1:1 เช่นเดียวกับในปูก้ามดาบ *U. tetragonon*, *U.*

rosea และ สัตว์ในกลุ่มครัสเตเซียนอื่น ๆ ที่อาศัยอยู่ในทะเล (Jaroensutasinee and Jaroensutasinee, 2004) แต่สัดส่วนเพศบริเวณบริเวณห่างน้ำแตกต่างจากริมน้ำ โดยพบสัดส่วนปูก้ามดาบเพศผู้มากกว่าปูก้ามดาบเพศเมีย จากการสังเกตพบว่าปูก้ามดาบที่อาศัยบริเวณห่างน้ำมีขนาดเล็กกว่าริมน้ำจึงคาดว่าปูก้ามดาบที่อาศัยบริเวณห่างน้ำ อาจเนื่องจากปูก้ามดาบอาศัยหนาแน่นบริเวณริมน้ำมากกว่าห่างน้ำ ดังนั้นโอกาสในการแข่งขันเรื่องอาหารและการใช้พื้นที่จึงมีสูงด้วย ปูก้ามดาบที่มีขนาดเล็กมีศักยภาพในการครองครองพื้นที่น้อยกว่า และอาจถูกทำร้ายจากปูก้ามดาบที่มีขนาดใหญ่กว่าจึงหากินบริเวณห่างน้ำ แต่การศึกษาของ Jaroensutasinee and Jaroensutasinee (2004) พบว่าปูก้ามดาบ *U. v. hesperiae* ที่อาศัยอยู่บริเวณทะเลฝั่งอันดามันมีสัดส่วนเพศไม่เป็น 1:1 โดยปูก้ามดาบเพศเมียมากกว่าเพศผู้

อาจเนื่องจากปัจจัยผู้ล่า เช่น ในนก Great-tailed grackles, *Quiscalus mexicanus* เป็นผู้ล่าปูก้ามดาบ *U. beebei* นก grackle ใช้วิธีการจับปูโดยการ วิ่ง - ล้วง (angled runs) นกจะใช้วิธีนี้จับเฉพาะปูก้ามดาบเพศผู้เพียงอย่างเดียว อาจเนื่องจากปูก้ามดาบเพศผู้ที่มีก้ามขนาดใหญ่และสีสว่างเป็นเป้าสายตาดึงดูดได้ดีกว่าปูก้ามดาบเพศเมียที่มีสีกลมกลืนกับพื้น (Koga *et al*., 2001) สาเหตุเหล่านี้อาจเป็นปัจจัยที่ทำให้เกิดความแตกต่างของสัดส่วนเพศในปูก้ามดาบ

4.2.5 **ลักษณะของ** Handedness

ผลการศึกษาครั้งนี้แสดงให้เห็นถึงลักษณะของ Handedness ของปูก้ามดาบเพศผู้ *U. vocans hesperiae* ที่มีลักษณะก้ามใหญ่อยู่ข้างขวามากกว่าข้างซ้ายซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาจากบริเวณอื่น ๆ (เสรี, 2522; Crane, 1975; Jaroensutasinee and Jaroensutasinee, 2004) และการศึกษาในปูก้ามดาบชนิดอื่น ๆ ที่อยู่ในสกุลย่อยเดียวกับ *U. vocans hesperiae* เช่น *U. vocans vocans* และ *U*. (*T*). *tetragonon* มีก้ามข้างขวาใหญ่ (เสรี, 2522; Frith and Brunenmeister, 1983; Weis and Weis, 2004)

เหตุผลที่ปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* มีลักษณะก้ามขวาใหญ่มากกว่าก้ามซ้ายใหญ่อาจเนื่องจากลักษณะก้ามขวาใหญ่เป็นลักษณะเด่นถูกกำหนดโดยพันธุกรรมเช่นเดียวกับปูก้ามดาบชนิดอื่น ๆ ที่อยู่ในสกุล Thalassuca เดียวกัน ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาของ Ahmed (1978) ในปูก้ามดาบ *U. cumulanta* ที่มีก้ามขวาใหญ่ แม้มีการหักก้ามใหญ่ของปูก้ามดาบ ก้ามที่งอกใหม่มีลักษณะใหญ่และก้ามเล็กไม่มีการเปลี่ยนแปลงเป็นก้ามใหญ่ เช่นเดียวกับในปูก้ามดาบที่มีก้ามซ้ายใหญ่ก็ให้ผลการศึกษาเช่นเดียวกัน คือ ลักษณะก้ามใหญ่ของปู

ก้ามดาบถูกกำหนดมาก่อนแล้ว ไม่สามารถเปลี่ยนแปลงได้ แสดงให้เห็นว่าสมาชิกที่ยังมีชีวิตอยู่ของสปีชีส์ใด ๆ จะมีอัลลีลที่ประสบความสำเร็จในเพิ่มจำนวนของตัวเองและผ่านสืบทอดจากชั่วรุ่นหนึ่งไปยังอีกชั่วรุ่นหนึ่ง นั้นคือ อัลลีลเหล่านี้ได้ถูกคัดเลือกไว้ (สุนทร โสตถิพันธุ์, 2534) อัลลีลที่กำหนดลักษณะก้ามด้านขวาใหญ่อาจจะทำให้ปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* ประสบความสำเร็จในอยู่รอดในธรรมชาติได้ดีกว่าจึงผ่านการคัดเลือกตามธรรมชาติ แต่ในประชากรที่มีทั้งก้ามขวาใหญ่และก้ามซ้ายใหญ่ อาจแสดงให้เห็นว่ามีปัจจัยอื่น ๆ นอกจากพันธุกรรมเป็นตัวกำหนด เช่น ปัจจัยกระตุ้นจากสิ่งแวดล้อม ดั่งเช่นการศึกษาของ Holthuis, 1959 อ้างโดย Yamaguchi and Henmi (2001) พบว่าปูเพศผู้ส่วนใหญ่มีก้ามใหญ่ทั้งสองข้างก่อนที่จะมีการสูญเสียก้าม เพศผู้ที่มีก้ามใหญ่ทั้งสองข้างจะมีการเจริญที่ช้ากว่าเพศผู้ที่มีก้ามใหญ่เพียงข้างเดียว

4.2.6 ลักษณะก้ามแบบ Brachychelous และ Leptochychelous

ผลการศึกษาครั้งนี้พบว่าปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* มีลักษณะก้ามแบบ brachychelous มากกว่าลักษณะก้ามแบบ leptochychelous ทั้งนี้สอดคล้องกับการศึกษาอื่น ๆ (เสรี, 2522; Frith and Frith, 1977; Yamaguchi, 1977; Jaroensutasinee and Jaroensutasinee, 2004) แต่จากการศึกษาครั้งนี้พบลักษณะก้าม แบบ Leptochychelous ถึง 27 เปอร์เซ็นต์ ซึ่งก็คือก้ามที่เกิดการงอกใหม่อันเนื่องจากการหักของก้ามแท้ อาจจะเกิดขึ้นด้วยหลายสาเหตุ เช่น ปัจจัยความหนาแน่น ในปูก้ามดาบที่อยู่ใน สกุลย่อย *Minuca* และ สกุลย่อย *Celuca* อาศัยบริเวณอัฟริกา มีความหนาแน่นสูงมาก 50-250 ตัว/ตารางเมตร (Christy and Salmon, 1984) ปูทั้งสองสกุลย่อยส่วนใหญ่มีก้ามแบบ Leptochychelous (Crane,1975) อาจเนื่องจากความหนาแน่นส่งผลต่อการเผชิญหน้าระหว่างปูก้ามดาบ และเกิดการต่อสู้ซึ่งอาจเป็นสาเหตุทำให้สูญเสียก้ามระหว่างการต่อสู้ นอกจากนี้ปัจจัยการสูญเสียก้ามอาจเกิดจากสภาพแวดล้อมที่มีการเปลี่ยนแปลงส่งผลกระตุ้นให้เกิดการหักของก้ามเช่นอุณหภูมิสูงกระตุ้นให้สูญเสียก้ามมากกว่าอุณหภูมิต่ำ (Yamaguchi and Henmi, 2001)

4.3 ปัจจัยที่มีอิทธิต่อพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขต

4.3.1 ลักษณะทางกายภาพที่มีอิทธิพลต่อพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขตในปูก้ามดาบ

4.3.1.1 ช่วงเวลากับการแสดงพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขต

จากการศึกษาครั้งนี้พบว่าช่วงเวลาของการเกิดพฤติกรรมต่าง ๆ ของปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* มีแนวโน้มแตกต่างกันคือ พฤติกรรรมที่เกี่ยวกับการให้พลังงานกับร่างกาย คือ การกินอาหาร แสดงมากในช่วงชั่วโมงที่ 1 - 2 และมีแนวโน้มลดลงตั้งแต่ชั่วโมงที่ 3 จนถึงชั่วโมงที่ 6 แต่พฤติกรรมทางสังคมและเกี่ยวกับรู เช่น การโบกก้าม การ ต่อสู้ เข้ารู การเกี้ยวพาราสี การขนดินออกจากรู มีแนวโน้มเพิ่มขึ้นจากชั่วโมง 3 จนถึงชั่วโมงที่ 6 แสดงให้เห็นปูก้ามดาบให้ความสำคัญกับกิจกรรมที่ให้พลังงานในชั่วโมง 1 - 2 อาจเนื่องจากปูก้ามดาบอาศัยในรูเป็นเวลาหลายชั่วโมงระหว่างน้ำท่วมรู ทำให้ปูไม่สามารถกินอาหารได้ ดังนั้นเมื่อน้ำลงรูปูปรากฏปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* จึงกินอาหารเพื่อสร้างพลังงานให้กับร่างกาย โดยเมื่อขึ้นจากรูจะกินอาหารรอบ ๆ รู จากนั้นเคลื่อนที่ออกห่างรูและเคลื่อนที่กินอาหารริมน้ำ สอดคล้องกับพฤติกรรมการกินอาหารในปูก้ามดาบ *U. vocans vocans* ที่อาศัยบริเวณเกาะกาเลดูปา ประเทศอินโดนีเซีย ทั้งสองเพศรวมกลุ่มกินอาหารริมน้ำในช่วงระหว่างน้ำลด (Weis and Weis, 2004) อาจเนื่องจากปูก้ามดาบอาศัยอยู่ในช่วงแนวน้ำขึ้น-น้ำลงทำให้มีการปรับพฤติกรรมต่างๆ เพื่อสอดคล้องกับการขึ้นลงของน้ำทะเล ซึ่งมีความสำคัญอย่างมากในการดำรงชีวิต ในปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* ใช้เวลามากที่สุดกับการกินอาหาร เช่นเดียวกับในปูก้ามดาบ *U lactea* อาศัยบริเวณเกาะ Kanghwa ชายฝั่งตะวันตกของเกาหลีในช่วงน้ำเกิดปูก้ามดาบใช้เวลากับการกินอาหารมากที่สุดเช่นกัน (Kim *et al*., 2004) อาจเนื่องจากอาหารเป็นแหล่งพลังงานที่ปูก้ามดาบต้องใช้ในการทำกิจกรรมต่าง ๆ และช่วงเวลาในการกินอาหารถูกจำกัดโดยการขึ้น-ลงของน้ำ ปูก้ามดาบจึงใช้เวลาในการกินมากกว่าการทำกิจกรรมอื่น ๆ ในช่วงน้ำลด

เมื่อเข้าชั่วโมงที่ 3 พฤติกรรมการกินอาหารมีแนวโน้มลดลงปูก้ามดาบทั้งสองเพศเคลื่อนที่จากริมน้ำขึ้นด้านบนบริเวณพื้นที่รู และแสดงพฤติกรรมทางสังคม เช่น การเกี้ยวพาราสี การโบกก้าม การโบกก้ามและกินอาหาร การต่อสู้ การขู่ มีแนวโน้มเพิ่มมากขึ้น แสดงให้เห็นว่าหลังจากชั่วโมงที่ 3 ปูก้ามดาบ *U. vocans hesperiae* มีการแสดงพฤติกรรมทางสังคมหลากหลาย เช่นเดียวกับในปูก้ามดาบ *U. vocans vocans* ปูมีการแสดงหลายพฤติกรรมเมื่อเข้าใกล้ช่วงน้ำขึ้นสูงท่วมรู (Weis and Weis, 2004) อาจเนื่องจากเมื่อน้ำทะเลเริ่มขึ้นแต่ยังไม่ท่วมรูปู ช่วงเวลานี้อาจเป็นปัจจัยที่กระตุ้นให้ปูก้ามดาบเคลื่อนที่ประจำรูอาศัยก่อนที่น้ำจะท่วมรู เนื่องจากปูก้ามดาบอาศัยรูมีความสำคัญอย่างมากในการหลบภัยจากผู้ล่า และอันตราย (Crane, 1975)

4.3.2 ปัจจัยทางชีวภาพที่มีอิทธิพลต่อพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขต

4.3.2.1 ขนาดร่างกายของปูก้ามดาบเพศผู้ที่มีอิทธิพลต่อการแสดงพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขต

การศึกษาครั้งนี้ พบว่าปูก้ามดาบเพศผู้ขนาดใหญ่มีแนวโน้มชนะและเป็นเจ้าของอาณาเขต สอดคล้องกับการศึกษาของ Christy, 1983; Jennions and Backwell, 1996; Jaroensutasinee and Tantichodok, 2002; Pratt *et al*., 2003) เช่นเดียวกับในปู *Heloecius cordiformis* (Detto *et al*., 2004) ปู *Scopimera globos* (Takahashi *et al*., 2001) และในปูเพศผู้ *Carcinus maenas* (L.) ที่มีขนาดของก้ามที่ยาวกว่าคู่ต่อสู้โดยมากมีแนวโน้มในการต่อสู้มากกว่าร่างกายขนาดใหญ่ แสดงให้เห็นถึงความสัมพันธ์ระหว่างร่างกาย (ความกว้างกระดอง) และขนาดอาวุธ (ความยาวของก้าม) กับศักยภาพในการครอบครองทรัพยากร (resource holding potential, RHP) (Sneddon *et al*., 1997)

4.3.2.2 ขนาดอาณาเขตและการแสดงพฤติกรรมป้องกันอาณาเขตเมื่ออาศัยประจำรู

จากผลการศึกษาพบว่าบริเวณที่มีปริมาณอินทรียวัตถุสูงมีขนาดอาณาเขตไม่แตกต่างจากบริเวณที่มีปริมาณอินทรียวัตถุต่ำ ปูก้ามดาบมีขนาดอาณาเขต 0.15 – 0.11 ตารางเมตร โดยการแสดงพฤติกรรมป้องกันอาณาเขตมีแนวโน้มลดลงเมื่อมีระยะห่างจากรูเพิ่มมากขึ้น ที่ระยะใกล้รูมากที่สุดที่ปูก้ามดาบ *Uca vocans hesperiae* ปกป้องอาณาเขต คือ 0 – 10 เซนติเมตร และระยะไกลสุด คือ 40 เซนติเมตร สัตว์ส่วนมากป้องกันบริเวณศูนย์กลางของอาณาเขตรุนแรงที่สุดและลดลงตามระยะที่ห่างออกไปจากศูนย์กลาง (นริทธิ์, 2547) จากการสังเกตพฤติกรรมพบว่าปูก้ามดาบเพศผู้มักบุกรุกรูปูก้ามดาบเพศผู้ตัวอื่น ๆ เช่น เกิดต่อสู้กับปูก้ามดาบเพศผู้ระหว่างผู้บุกรุกกับเจ้าของรูที่ระยะ 80 เซนติเมตรจากรู (ภาคผนวก ข ที่ 30) รวมทั้งเกิดพฤติกรรมเกี้ยวพาราสีในระยะนี้ด้วย ปูก้ามดาบเพศผู้อาจจะต้องการครอบครองพื้นที่ที่อยู่ใกล้กับรูปูก้ามดาบเพศเมียจึงเกิดการต่อสู้ เพื่อจะได้เกี้ยวพาราสีและผสมพันธุ์กับปูก้ามดาบเพศเมียที่อยู่ในบริเวณใกล้เคียง โดยการปกป้องพื้นที่รูของปูก้ามดาบเพศผู้อาจได้รับการคัดเลือกจากปูก้ามดาบเพศเมียที่พร้อมจะผสมพันธุ์ ปูก้ามดาบเพศเมียอาจเลือกปูก้ามดาบเพศผู้ตามคุณภาพของรู โครงสร้างของรูอาจส่งผลต่อความสำเร็จของการสืบพันธุ์ เช่นในปูก้ามดาบ *U. annulipes* เพศเมียจะเลือกจากขนาดความกว้างปากทางเข้ารูของเพศผู้เป็นปัจจัยหนึ่งในการจับคู่ (Backwell and

Passmore, 1996) และในปูก้ามดาบเพศผู้อาจมีการปรับตัวในการสร้างและปกป้องพื้นที่รูเพื่อการวางไข่ตามความชอบของปูก้ามดาบเพศเมีย (Christy, 1982) การป้องกันอาณาเขตอาจมีความสำคัญหลายอย่าง เช่น ประกันแหล่งอาหารสำหรับตัวเองโดยไม่มีสัตว์ที่ต้องการปัจจัยเดียวกันมาเป็นคู่แข็ง เพื่อจับคู่และผสมพันธุ์ ลดการรบกวนการขยายพันธุ์ของสัตว์ชนิดเดียวกันโดยทั่วไปหน้าที่ของอาณาเขตจะเป็นหลาย ๆ อย่างปะปนกันแยกกันไม่ออก (นริทธิ์, 2547)

Christy and Salmon (1984) กล่าวว่าในปูก้ามดาบเพศเมีย *U. vocans* ที่อยู่ในพื้นที่ที่มีความหนาแน่นสูงจะเฝ้าระวังรูมากกว่าปูก้ามดาบเพศเมียที่มีความหนาแน่นน้อย แต่ไม่พบพฤติกรรมนี้หลังชั่วโมงที่ 5 – 6 อาจเนื่องจากปูก้ามดาบกินอาหารเพียงพอแล้วและใช้เวลากับการปกป้องรูและทำความสะอาดรู ซึ่งมีความสำคัญมากในการอาศัยเมื่อน้ำท่วมรูเพื่อช่วยหลบภัยจากอันตรายที่อยู่ใต้น้ำ (Crane, 1975)

จากการสังเกตเบื้องต้นพบว่าปูก้ามดาบอาจใช้รูเดิมหรือรูใหม่ และ ปูก้ามดาบจะเปลี่ยนรูบ่อยครั้ง เช่นเดียวกับในปูก้ามดาบ *U. beebe*i ปูก้ามดาบเพศเมียจะอาศัยรูเดิมนานกว่าปูก้ามดาบเพศผู้ (Crane, 1975; Christy and Salmon, 1984) ปูก้ามดาบที่ลงไปกินอาหารริมน้ำและถูกแย่งรูจากปูก้ามดาบตัวอื่นจึงไม่มีรูอาศัยเมื่อขึ้นมาภายหลังจากกินอาหาร ทำให้เกิดการต่อสู้เพื่อแย่งชิงรู Weis and Weis (2004) พบว่าในปูก้ามดาบ *U. vocans vocans* ขณะที่น้ำทะเลเพิ่มระดับขึ้นมาใกล้รูปูก้ามดาบ ปูก้ามดาบมีการต่อสู้ระหว่างผู้บุกรุกและเจ้าของอาณาเขต ทั้งนี้เพราะในช่วงน้ำเกิดมีความแตกต่างของระดับน้ำขึ้น-น้ำลงกว้างกว่าช่วงน้ำตาย ส่งผลต่อช่วงเวลาในการปรากฏของพื้นที่อาศัยยาวนานกว่าด้วย ทำให้ปูก้ามดาบมีเวลาในการครอบครองรูและทำกิจกรรมต่าง ๆ มากกว่าช่วงน้ำตาย

4.3.2.3 อิทธิพลความหนาแน่นต่อพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขต

จากการศึกษาพบว่าอัตราการป้องกันอาณาเขตไม่มีความแตกต่างกัน อาจเนื่องจากความหนาแน่นบริเวณพื้นที่ศึกษายังไม่สูงมากที่จะเป็นปัจจัยให้เกิดการต่อสู้ที่สูงเพื่อปกป้องอาณาเขต เมื่อเปรียบเทียบความหนาแน่นกับการศึกษาบริเวณอื่นๆ พบว่าบริเวณพื้นที่ศึกษายังมีความหนาแน่นต่ำมาก เช่น ความหนาแน่นของปูก้ามดาบที่อาศัยบริเวณชายฝั่งของอเมริกามีความหนาแน่นสูงถึง 100 - 250 ตัว/ตารางเมตร (Christy and Salmon, 1984) และพบว่ามีการแสดงพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขตสูง (Crane, 1975) แต่จากการศึกษาพบว่าฤดูกาลมีผลต่ออัตราการแสดงพฤติกรรมการป้องกันอาณาเขตโดยในช่วงฤดูฝนมีอัตราการแสดงสูงกว่าฤดูร้อน จากผลการศึกษาครั้งนี้มีโอกาสพบปูก้ามดาบเพศเมียมีการวางไข่นอกกระดองในฤดูฝนมากกว่า

ฤดูร้อน (ภาคผนวก ข ที่ 18) อาจเนื่องจากรูมีบทบาทสำคัญในการสืบพันธุ์ ปูก้ามดาบเพศผู้อาจปกป้องพื้นที่เพื่อการผสมพันธุ์ (Christy and Salmon, 1984)