



วิทยานิพนธ์

นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อนของกบ ๔ ชนิด
ที่อาศัยในระบบนิเวศน้ำไหล

BREEDING ECOLOGY AND LARVAL DEVELOPMENT OF FOUR ANURAN SPECIES
LIVING IN LOTIC ECOSYSTEM

นางสาววารุณี เหลืองสกุลพงษ์

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

พ.ศ. ๒๕๔๓

Anger

23 W.B. 2544



ใบรับรองวิทยานิพนธ์

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์

วิทยาศาสตร์มหาบัณฑิต (สัตววิทยา)

ปริญญา

สัตววิทยา

สาขา

สัตววิทยา

ภาควิชา

เรื่อง นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อนของกบ 4 ชนิดที่อาศัยในระบบนิเวศน้ำไหล

Breeding Ecology and Larval Development of Four Anuran Species Living in Lotic Ecosystem

นามผู้วิจัย นางสาวารุณี เหลืองสกุลพงษ์

ได้พิจารณาเห็นชอบโดย

ประธานกรรมการ

(รองศาสตราจารย์วิรัชต์ เล้าหะจินดา, Ph.D.)

กรรมการ

(อาจารย์จารุจินต์ นกิตะภัก, วท.ม.)

กรรมการ

(ผู้ช่วยศาสตราจารย์นริศ ภูมิภาคพันธ์, วท.ด.)

หัวหน้าภาควิชา

(ผู้ช่วยศาสตราจารย์พัฒนทิพย์ กรรณสูตร, วท.ม.)

บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์รับรองแล้ว

(ศาสตราจารย์ทัศนีย์ อัดตะนันท์, D.Agr.)
คณบดีบัณฑิตวิทยาลัย

วันที่ 24 เดือน ตุลาคม พ.ศ. 2543

วิทยานิพนธ์

เรื่อง

นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อนของกบ
4 ชนิดที่อาศัยในระบบนิเวศน้ำไหล

Breeding Ecology and Larval Development of Four
Anuran Species Living in Lotic Ecosystem

โดย

นางสาววารุณี เหลืองสกุลพงษ์

เสนอ

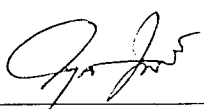
บัณฑิตวิทยาลัย มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์
เพื่อความสมบูรณ์แห่งปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (สัตววิทยา)
พ.ศ. 2543

ISBN 974-461-180-4

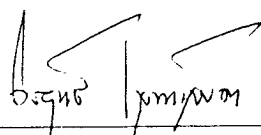
วารุณี เหลืองสกุลพงษ์ 2543 : นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อนของ
กบ 4 ชนิดที่อาศัยในระบบนิเวศน้ำไหล ปริญญาวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต (สัตววิทยา)
สาขาวิชาสัตววิทยา ภาควิชาสัตววิทยา ประธานกรรมการที่ปรึกษา : รองศาสตราจารย์
วีรยุทธ์ เลหาะจินดา, Ph.D. 110 หน้า
ISBN 974-461-180-4

การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อนของกบ 4 ชนิด ได้แก่
กบหัวชาปุม เขียดอ่อง เขียดเขาสูง และอึ่งกรายลายเลอะ ระหว่างเดือนมกราคม 2542 ถึง
เดือนมีนาคม 2543 พบว่า ทั้ง 4 ชนิด มีแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ ลักษณะการวางไข่และช่วงเวลา
การสืบพันธุ์ที่แตกต่างกัน โดยกบหัวชาปุมวางไข่เป็นกลุ่มอยู่ต่ำกว่าผิวน้ำเล็กน้อย ส่วนเขียด
อ่องวางไข่เป็นแพลอยอยู่ที่ผิวน้ำ และทั้ง 2 ชนิดวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำชั่วคราวและแหล่งน้ำ
ถาวรที่เป็นบริเวณน้ำค่อนข้างนิ่งในช่วงฤดูฝน ในขณะที่เขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะวางไข่
ในแหล่งน้ำถาวรในช่วงปลายฤดูฝนหรือต้นฤดูหนาว

การเติบโตและการเปลี่ยนรูปร่างในระยะลูกอ๊อดแบ่งเป็น 4 ขั้นตอน คือ การเติบโตภายในไข่ การเติบโตตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง การเติบโตตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงขาหน้า
เติบโตเต็มที่ และการเติบโตตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงทางลดรูปสมบูรณ์ จากการศึกษา
พบว่ากบหัวชาปุม เขียดอ่อง เขียดเขาสูง และอึ่งกรายลายเลอะใช้เวลาในการเติบโตตั้งแต่ไข่ได้
รับการปฏิสนธิจนเปลี่ยนรูปร่างเป็นกบวัยอ่อนประมาณ 53-78 วัน 38-62 วัน 153-210
วัน และ 179-227 วันตามลำดับ ระหว่างการเปลี่ยนรูปร่างลักษณะโครงสร้างที่เปลี่ยนแปลง
ได้แก่ โครงสร้างปาก ท่อทางเดินอาหาร ผิวหนัง เยื่อแก้วหู เปลือกตา ลิ้น รางค์ขา เหยือก
และช่องเปิดท้องเหยือก โครงสร้างปากและลำไส้ของลูกอ๊อดทั้ง 4 ชนิดมีลักษณะแตกต่างกัน
และแตกต่างจากระยะตัวเต็มวัย โดยโครงสร้างทั้งสองเจริญสูงสุดเมื่อลูกอ๊อดเริ่มมีตุ่มขาหลัง
เจริญขึ้นมาและเริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น ซึ่งโครงสร้างปากจะเปลี่ยนแปลง
ไปเป็นปากในตัวเต็มวัย ส่วนลำไส้ในระยะลูกอ๊อดที่มีลักษณะขดเป็นวง ซึ่งแต่ละชนิดมีจำนวน
วงที่ต่างกันคือลูกอ๊อดกบหัวชาปุม เขียดอ่อง เขียดเขาสูง และอึ่งกรายลายเลอะมีจำนวนวง
ลำไส้ระหว่าง 6-7, 7-8 1/2, 14-18 และ 15-20 วงตามลำดับ เมื่อลูกอ๊อดเปลี่ยนรูปร่างเป็น
กบวัยอ่อนจะลดรูปลำไส้จนไม่มีลักษณะเป็นวงและมีขนาดค่อนข้างสั้น การพัฒนาหรือเปลี่ยน
แปลงโครงสร้างอื่นๆ ในระยะลูกอ๊อด ได้แก่ ลิ้น เปลือกตา ผิวหนัง ท่อทวาร จะเริ่มเมื่อขา
หน้าเติบโตเต็มที่ ในขณะที่เหยือกและช่องเปิดท้องเหยือกจะเริ่มลดรูปเมื่อทางลดรูป การเปลี่ยน
แปลงนี้เป็นการเตรียมตัวจากลูกอ๊อดที่อาศัยในน้ำเพื่อขึ้นไปดำรงชีวิตบนบกในระยะตัวเต็มวัย



ลายมือชื่อนิสิต



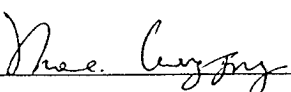
ลายมือชื่อประธานกรรมการ

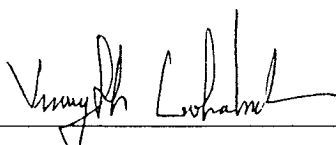
19, 10, 43

Varunee Luangsakulpong 2000 : Breeding Ecology and Larval Development of Four Anuran Species Living in Lotic Ecosystem. Master of Science (Zoology), Major Field Zoology, Department of Zoology. Thesis Advisor : Associate Professor Virayuth Lauhachinda, Ph.D. 110 pages.
ISBN 974-461-180-4

The study of breeding ecology and larval development of four anuran species (*Rana kuhlii*, *R. nigrovittata*, *R. alticola* and *Leptobrachium smithi*) were carried out during January 1999 to March 2000. The studies showed that all four species have different breeding habits, egg masses and breeding seasons. *R. kuhlii* lays eggs in clump under water whereas *R. nigrovittata* deposits eggs in thin films on the water 's surface. Both species lay their eggs in standing water both in temporary water and permanent water in rainy season. While *R. alticola* and *L. smithi* lay their eggs in flowing water in permanent bodies of water in late rainy season or early winter.

Larval development of tadpoles involves four stages : embryonic stage, from hatching to hindlimb bud appearing stage, forelimb well develop stage and tail resorption stage. Larval development of *R. kuhlii*, *R. nigrovittata*, *R. alticola* and *L. smithi* completes within 53-78, 38-62, 153-210 and 179-227 days respectively. The changes that occur during metamorphosis are mouthpart, digestive tract, skin, tympanic membranes, eyelids, tongue, limbs, tail, gill and spiracle. In particular, the mouth structures and intestinal characteristic of four tadpole species are different from each other and are completely different from metamorphosed frog. Both structures develop completely at hindlimb bud appearing stage and transforming when forelimb bud appearing. In late metamorphosis, tadpoles poss mouthpart structures the same characteristics as adult. The digestive tract also changes greatly, because the intestine shortens dramatically and loses its coiled shape. Tadpole of *R. kuhlii*, *R. nigrovittata*, *R. alticola* and *L. smithi* at full grown have 6-7, 7-8 $\frac{1}{2}$, 14-18 and 15-20 intestine coils respectively. Other structures (i.e. eyelids, tongue, skin and cloaca) develop completely at forelimb well develop stage. At metamorphosis, tadpoles resorb their gills, spiracles and tails. These transforming, therefore, are certainly the transition from aquatic life in tadpoles to terrestrial life in frogs.


Student's signature


Thesis Advisor's signature

19 / 10 / 00

คำนิยม

วิทยานิพนธ์ฉบับนี้สำเร็จลงได้อย่างสมบูรณ์ด้วยความอนุเคราะห์อย่างสูงจากผู้ทรงคุณวุฒิหลายท่านที่กรุณาให้คำปรึกษา แนะนำ และตรวจแก้ไขข้อบกพร่องต่างๆ ข้าพเจ้าขอกราบขอบพระคุณต่อรองศาสตราจารย์ ดร. วีรยุทธ์ เลาหะจินดา ประธานคณะกรรมการที่ปรึกษา ที่ให้โอกาส ความรู้และความคิดในการดำเนินงานและการศึกษาวิจัยแก่ข้าพเจ้า อาจารย์จารุจินต์ นภิตะภักดิ์ กรรมการที่ปรึกษาวิชาเอก ที่กรุณาให้คำปรึกษาและข้อมูล รวมทั้งเอกสารต่างๆ ที่เกี่ยวข้อง และผู้ช่วยศาสตราจารย์ ดร. นริศ ภูมิภาคพันธ์ กรรมการที่ปรึกษาวิชารอง รวมทั้งอาจารย์ อรพินท์ จินตสถาพร ผู้แทนบัณฑิตวิทยาลัย

นอกจากนั้นในการเก็บข้อมูลและตัวอย่างในภาคสนามยังได้รับความช่วยเหลือเป็นอย่างดี ข้าพเจ้าขอขอบพระคุณ คุณประทีป มีวัฒนา คุณพิชัย แสนใจ คุณจันทร์ทิพย์ อินธาระ ผู้ร่วมทีมในการเก็บตัวอย่าง และเพื่อนๆ ในภาควิชาสัตววิทยาที่มิได้เอ่ยนามในที่นี้ที่ให้กำลังใจและความช่วยเหลือต่างๆ ด้วยดีตลอดมา

ท้ายนี้ข้าพเจ้าขอขอบพระคุณโครงการพัฒนาองค์ความรู้และศึกษานโยบายการจัดการทรัพยากรชีวภาพในประเทศไทย (BRT) ที่ให้ทุนสนับสนุนการศึกษาวิจัยในครั้งนี้ นอกจากนี้ข้าพเจ้าขอขอบพระคุณ บิดา มารดา พี่สาวและพี่ชายที่เป็นทุกสิ่งทุกอย่างและเป็นผู้ให้กำลังใจตลอดมา

วารุณี เหลืองสกุลพงษ์

กรกฎาคม 2543

สารบัญ

หน้า

สารบัญ	(1)
สารบัญตาราง	(2)
สารบัญภาพ	(3)
คำนำ	1
วัตถุประสงค์	2
การตรวจเอกสาร	3
อุปกรณ์และวิธีการ	13
ผลการศึกษา	16
วิจารณ์ผล	89
สรุป	99
เอกสารอ้างอิง	105

สารบัญตาราง

ตารางที่		หน้า
1	นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของกบทั้ง 4 ชนิด	102
2	การเติบโตในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิด	103
3	โครงสร้างปากและการเจริญของวงลำไส้ที่เติบโตสูงสุดในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิด	104

สารบัญภาพ

ภาพที่		หน้า
1	แผนที่ประเทศไทย แสดงพื้นที่ทำการศึกษา	15
2	สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ของทั้งระยะตัวเต็มวัยและลูกออดกบห้วยขาป๋ม	18
3	ลักษณะแหล่งวางไข่ของกบห้วยขาป๋ม	19
4	ลักษณะการวางไข่ของกบห้วยขาป๋ม	20
5	ลักษณะไข่ของกบห้วยขาป๋ม	21
6	การเติบโตภายในไข่ของลูกออดกบห้วยขาป๋ม	22
7	การเติบโตหลังจากออกจากไข่ของลูกออดกบห้วยขาป๋ม	23
8	โครงสร้างปากของลูกออดกบห้วยขาป๋มที่ตุ่มขาหลังยังไม่เจริญ	25
9	ลักษณะลูกออดกบห้วยขาป๋มที่มีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา	27
10	โครงสร้างปากของลูกออดกบห้วยขาป๋มที่เติบโตสูงสุด	27
11	การเจริญของวงลำไส้ของลูกออดกบห้วยขาป๋มตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง	28
12	โครงสร้างปากของลูกออดกบห้วยขาป๋มที่ขาหน้ามีการเจริญ	30
13	การเจริญของวงลำไส้ของลูกออดกบห้วยขาป๋มตั้งแต่ตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้นจนถึงขาหน้าออกมามากกว่าลำตัว	32

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพที่		หน้า
14	ขาหน้าข้างซ้ายของลูกอีตดกบห้วยขาป๋มหลุดออกมานอกลำตัวที่ช่องเปิดท้องเหวี่ยง	32
15	การเติบโตของลูกอีตดกบห้วยขาป๋มตั้งแต่ขาหลังเติบโตเต็มที่จนถึงขาหน้าเติบโตเต็มที่	33
16	โครงสร้างปากของลูกอีตดกบห้วยขาป๋มเมื่อทางลดรูปอย่างสมบูรณ์	33
17	การเจริญของลำไส้ของลูกอีตดกบห้วยขาป๋มเมื่อทางลดรูปอย่างสมบูรณ์	34
18	การเติบโตของลูกอีตดกบห้วยขาป๋มในช่วงทางลดรูปจนถึงระยะตัวเต็มวัยของกบห้วยขาป๋ม	35
19	ลักษณะแหล่งวางไข่ของเขียดอ่อง	38
20	ลักษณะการวางไข่ของเขียดอ่อง	39
21	การเติบโตภายในไข่ของลูกอีตดเขียดอ่อง	39
22	การเติบโตหลังจากออกจากไข่ของลูกอีตดเขียดอ่อง	40
23	โครงสร้างปากของลูกอีตดเขียดอ่องที่ตุ่มขาหลังยังไม่เจริญ	42
24	การเจริญของวางลำไส้ของลูกอีตดเขียดอ่องตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง	43
25	การเติบโตของลูกอีตดเขียดอ่องในช่วงตุ่มขาหลังเจริญ	45

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพที่		หน้า
26	โครงสร้างปากของลูกอ๊อดเขียดอ่องที่เติบโตสูงสุด	45
27	โครงสร้างปากของลูกอ๊อดเขียดอ่องที่มีการเจริญของขาหน้า	47
28	การเจริญของวงลำไส้ของลูกอ๊อดเขียดอ่องตั้งแต่ตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้นจนถึงตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่	49
29	การเติบโตของลูกอ๊อดเขียดอ่องในช่วงขาหลังและขาหน้าเติบโตเต็มที่	49
30	โครงสร้างปากของลูกอ๊อดเขียดอ่องเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์	51
31	การเจริญของลำไส้ของลูกอ๊อดเขียดอ่องเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์	51
32	การเติบโตของลูกอ๊อดเขียดอ่องในช่วงหางลดรูปจนถึงระยะตัวเต็มวัย	52
33	สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ (ห้วยตะนาวศรี) ของระยะตัวเต็มวัยและลูกอ๊อดเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะ	54
34	สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ (ห้วยอีปู่และน้ำตกจ๊อกกะดื่น) ของระยะตัวเต็มวัยและลูกอ๊อดของเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะ	55
35	ลักษณะการรวมกลุ่มของลูกอ๊อดเขียดเขาสูง	57
36	โครงสร้างปากที่ยังเติบโตไม่เต็มที่ของลูกอ๊อดเขียดเขาสูง	60
37	ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงโครงสร้างปากเติบโตไม่เต็มที่	60
38	โครงสร้างปากที่เติบโตสูงสุดของลูกอ๊อดเขียดเขาสูง	63

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพที่		หน้า
39	ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสูงที่แตกต่าง 2 รูปแบบ	64
40	การเจริญงำไส้ของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อโครงสร้างปากยังไม่เติบโตเต็มที่และเมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา	64
41	ลูกอ๊อดของเขียดเขาสูงเมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา	65
42	การลดรูปของโครงสร้างปากลูกอ๊อดเขียดเขาสูง	68
43	การออกของขาหน้าลูกอ๊อดของเขียดเขาสูง	69
44	การลดรูปงำไส้ของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่	69
45	การเติบโตของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงขาหลังและขาหน้าเติบโตเต็มที่	70
46	การพัฒนาปากของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงที่หางลดรูป	72
47	การเจริญของงำไส้ของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์	73
48	การเติบโตของลูกอ๊อดในช่วงหางลดรูปจนถึงเป็นเขียดเขาสูงวัยอ่อน	73
49	สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ (บริเวณน้ำตกตาดหมอก) ของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะ	75
50	โครงสร้างปากที่ยังเติบโตไม่เต็มที่ของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะ	78
51	ลักษณะลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะในช่วงโครงสร้างปากเติบโตไม่เต็มที่	78

สารบัญภาพ (ต่อ)

ภาพที่		หน้า
52	การเจริญงำไส้ของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะเมื่อโครงสร้างปาก ยังไม่เติบโตเต็มที่และเมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา	79
53	ลักษณะลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะเมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา	79
54	โครงสร้างปากที่เติบโตสูงสุดของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะ	81
55	การลดรูปของโครงสร้างปากลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะ	84
56	การเติบโตของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะในช่วงตุ่มขาหลังเจริญจนถึง ขาหน้าเติบโตเต็มที่	85
57	การพัฒนาปากของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะในช่วงที่หางลดรูป	87
58	การเจริญของลำไส้ของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะเมื่อหางลดรูป อย่างสมบูรณ์	87
59	การเติบโตของลูกอ๊อดในช่วงหางลดรูปจนถึงเป็นอึ่งกรายลายเลอะ วัยอ่อน	88

นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อนของกบ 4 ชนิด
ที่อาศัยในระบบนิเวศน้ำไหล

Breeding Ecology and Larval Development of Four Anuran Species
Living in Lotic Ecosystem

คำนำ

จากตำแหน่งและสภาพทางภูมิศาสตร์ ทำให้ประเทศไทยเป็นอีกประเทศหนึ่งที่มีความหลากหลายทางชีวภาพของสัตว์ป่าสูง ซึ่งทรัพยากรสัตว์ป่านับว่ามีความสำคัญกับมนุษย์ทั้งทางตรงและทางอ้อม เพราะมีส่วนช่วยควบคุมความสมดุลของระบบนิเวศทำให้สภาวะแวดล้อมธรรมชาติดำรงอยู่ได้ โดยสัตว์ป่าแต่ละชนิดมีหน้าที่หรือบทบาทเฉพาะ (Ecological niche) ในระบบนิเวศ ฉะนั้นการศึกษาวิจัยทางด้านความหลากหลายทางชีวภาพของสัตว์ป่าจึงนับว่ามีความสำคัญเป็นอย่างยิ่ง แต่ความหลากหลายของสัตว์ป่ากลุ่มต่างๆ ของประเทศไทยยังมีการศึกษากันน้อย ความหลากหลายของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกก็เป็นอีกกลุ่มหนึ่งที่ยังมีการศึกษาวิจัยไม่มากนัก จากรายงานของส่วนวิจัยและพัฒนาสิ่งแวดล้อมป่าไม้ สำนักงานวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้ ในปี พ.ศ. 2541 ได้รายงานจำนวนชนิดของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกในประเทศไทย 106 ชนิด (สวัสต์, 2541) แต่ความรู้และงานวิจัยทางด้านชีววิทยา นิเวศวิทยา พฤติกรรม และอื่นๆ ของสัตว์กลุ่มนี้ยังมีไม่มาก

วงจรชีวิตของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกจะประกอบด้วยการเจริญเติบโต 3 ขั้นตอน คือ ไข่ ระยะวัยอ่อนหรือลูกอ๊อด และตัวเต็มวัย ซึ่งระยะวัยอ่อนจะมีความแตกต่างจากระยะตัวเต็มวัยในด้านรูปร่างลักษณะและโครงสร้างอวัยวะของระบบต่างๆ อย่างชัดเจน นอกจากนั้นความต้องการทางนิเวศวิทยาของการผสมพันธุ์วางไข่ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกแต่ละชนิดก็มีความแตกต่างกัน ด้วยเหตุนี้จึงได้ศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อน (ลูกอ๊อด) ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกกลุ่มกบ เขียด อึ่งกราย 4 ชนิด ได้แก่ กบหัวขาปุม (*Rana kuhlii*) เขียดอ่อง (*Rana nigrovittata*) เขียดเขาสูง (*Rana alticola*) และอึ่งกรายลายเลอะ (*Leptobrachium smithi*) ที่อาศัยในระบบนิเวศน้ำไหล ผลที่ได้จากการศึกษาในครั้งนี้จะเป็นข้อมูลพื้นฐาน ที่สามารถนำไปประยุกต์ใช้ในการศึกษากับชนิดอื่นในกลุ่มนี้ นอกจากนั้นการศึกษาลูกอ๊อดยังสามารถใช้บ่งบอกถึงขอบเขตการแพร่กระจายของชนิดสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกได้ แม้จะสำรวจไม่พบตัวเต็มวัยก็ตาม

วัตถุประสงค์

การศึกษาสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก 4 ชนิด ได้แก่ กบหัวชาปุม (*Rana kuhlii*) เขียดอ่อง (*Rana nigrovittata*) เขียดเขาสูง (*Rana alticola*) และอีงกรายลายเลอะ (*Leptobrachium smithi*) จึงมีวัตถุประสงค์ ดังนี้

1. เพื่อศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของกบทั้ง 4 ชนิด
2. เพื่อศึกษาการเติบโตของระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิด
3. เพื่อเป็นพื้นฐานที่นำไปประยุกต์ในการศึกษากับสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกชนิดอื่น ๆ

การตรวจเอกสาร

นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก

การสืบพันธุ์ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกแต่ละชนิดมีความแตกต่างกัน โดยมีปัจจัยสำคัญที่ควบคุมการสืบพันธุ์ 2 ประการ คือ ปัจจัยทางสิ่งแวดล้อม ได้แก่ อุณหภูมิอากาศ ปริมาณน้ำฝน ปริมาณน้ำในแหล่งที่อยู่อาศัย และช่วงแสง (Photoperiod) นอกจากนั้นความอุดมสมบูรณ์ของอาหารในช่วงเวลาการสืบพันธุ์ก็มีความสำคัญเช่นกัน อีกปัจจัยคือ ปัจจัยภายในตัวสัตว์เองที่จะต้องมีความพร้อมสำหรับการสืบพันธุ์ จากปัจจัยดังกล่าวจึงทำให้รูปแบบการสืบพันธุ์ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกแตกต่างกันไปในแต่ละชนิด และตามพื้นที่ของการแพร่กระจาย รวมทั้งแต่ละชนิดมีความต้องการทางนิเวศวิทยาเพื่อการผสมพันธุ์วางไข่ที่แตกต่างกันออกไปอีกด้วย Porter (1972) ได้จำแนกลักษณะของแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกไว้ 3 แบบ คือ บริเวณแหล่งน้ำถาวร บริเวณแหล่งน้ำชั่วคราว และบริเวณนอกแหล่งน้ำ สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกที่วางไข่ในน้ำในแหล่งน้ำลักษณะต่างๆ มีการปรับตัวต่อปริมาณของแก๊สออกซิเจน (O_2) ที่ละลายอยู่ในน้ำแตกต่างกันตามลักษณะของแหล่งน้ำว่าเป็นแหล่งน้ำอุ่นหรือน้ำเย็น แหล่งน้ำนิ่งหรือน้ำไหล แหล่งน้ำถาวรหรือชั่วคราว โดยกลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำอุ่นส่วนใหญ่ลักษณะของไข่ที่วางจะลอยบริเวณผิวน้ำ ในขณะที่กลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำถาวรและน้ำเย็นนั้นไข่จะถูกวางต่ำกว่าระดับผิวน้ำ นอกจากนั้นลักษณะรูปร่างและตำแหน่งการวางไข่จะมีความแตกต่างกันไปตามแต่ละชนิดเพื่อให้สอดคล้องกับความต้องการปริมาณออกซิเจน (Zweifel, 1968 ; Porter, 1972) เช่น *Rana cyanophlyctis* วางไข่ทั้งในแหล่งน้ำถาวรและแหล่งน้ำชั่วคราว โดยอาจเป็นอ่างเก็บน้ำ คูน้ำหรือแอ่งน้ำซึ่งที่เกิดจากน้ำฝน และวางไข่ครั้งละประมาณ 300-500 ฟอง (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) *Rana vibicaria* วางไข่ในแหล่งน้ำที่เป็นลำห้วยสาขาน้ำไหลรินหรือแอ่งน้ำซึ่งขนาดเล็กข้างลำห้วยและวางไข่ติดแน่นอยู่กับก้อนหิน ไข่อยู่ต่ำกว่าระดับผิวน้ำเล็กน้อย (Zweifel, 1964b) *Triprion petasatus* วางไข่ในแอ่งหินปูนที่มีน้ำขังและใบไม้ทับถม มีความลึกประมาณ 40 เซนติเมตร (Duellman และ Klass, 1964) *Phrynohyes venulosa* วางไข่ในหนองบึงซึ่งเป็นแหล่งน้ำนิ่งและมีลักษณะเป็นน้ำอุ่นมีอุณหภูมิโดยเฉลี่ยประมาณ 27 องศาเซลเซียส โดยวางไข่เป็นแพที่ผิวน้ำ (Zweifel, 1964a) *Kaloula pulchra* วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราวที่เกิดขึ้นหลังจากมีฝนตกหนัก *Rana chalconota* วางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำนิ่งและแหล่งน้ำไหล โดยวางไข่ครั้งละประมาณ 50-100 ฟองที่บริเวณผิวน้ำ (Leong และ Chou, 1999) *Rana cancrivora* วางไข่เป็นแพอยู่บนผิวน้ำในแหล่งน้ำนิ่ง โดยกลุ่มไข่เกาะติดอยู่กับพืชน้ำหรือวัสดุอื่นๆ ที่ลอยน้ำ จำนวนประมาณ 50-70 ฟอง (Alcala, 1962 ; Leong และ Chou, 1999)

การเลือกแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ยังมีความสัมพันธ์กับช่วงเวลาการเติบโตในระยะลูกออด กล่าวคือ กลุ่มที่มีระยะการเติบโตยาวนานจะต้องการแหล่งน้ำถาวร ส่วนกลุ่มที่มีระยะเติบโตรวดเร็วจะผสมพันธุ์วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราว แต่ในบางครั้งกลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราวก็สามารถจะมาวางไข่ในแหล่งน้ำถาวรได้ (Skelly, 1997)

ช่วงเวลาการสืบพันธุ์จะมีความสัมพันธ์กับพื้นที่วางไข่ โดยกลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราวจะสืบพันธุ์ในช่วงที่มีอุณหภูมิสูงและต้องมีฝนตกหนัก ซึ่งส่วนใหญ่จะผสมพันธุ์วางไข่ในช่วงฤดูฝน เช่น Spieler และ Linsenmair (1997) ศึกษาการเลือกพื้นที่วางไข่ของ *Hoplobatrachus occipitalis* พบว่าจะวางไข่ในแอ่งหินตามริมฝั่งแม่น้ำในช่วงฤดูฝน ซึ่งเป็นช่วงที่ทำให้มีน้ำขังเกิดขึ้น เพราะฉะนั้นระดับน้ำที่เพิ่มสูงขึ้นจะเป็นตัวบ่งชี้ให้มีพฤติกรรมการวางไข่ ในขณะที่กลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำถาวรจะต้องการอุณหภูมิสูงพอเหมาะเพื่อกระตุ้นให้มีการผสมพันธุ์และเพื่อการพัฒนาของตัวอ่อน (embryo) (Porter, 1972) และฝนจะไม่มีอิทธิพลในการกระตุ้นการสืบพันธุ์ จึงไม่ได้สืบพันธุ์ในช่วงฤดูฝน (Fukuyama และ Kusano, 1992) จากการศึกษาชีววิทยาการสืบพันธุ์โดย Cree (1984) พบว่า *Litoria ewingi* ผสมพันธุ์ตลอดทั้งปีและสามารถวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำนิ่งและแหล่งน้ำถาวร ส่วนจารุจินต์ (2531) กล่าวว่าช่วงเวลาการสืบพันธุ์หรือฤดูกาลการสืบพันธุ์ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกในประเทศไทยแบ่งออกได้เป็น 4 กลุ่ม คือ

1. กลุ่มที่สืบพันธุ์ในช่วงต้นของฤดูฝน ได้แก่ ชนิดที่หลบซ่อนตัวอยู่ใต้ดินเป็นส่วนใหญ่ แล้วออกมาผสมพันธุ์ตอนฝนแรกในช่วงปลายเดือนเมษายนหรือต้นเดือนพฤษภาคมเป็นจำนวนมาก เมื่อวางไข่แล้วจะขุดดินกลับลงไปหลบซ่อนตัวอย่างเดิม

2. กลุ่มที่สืบพันธุ์ 2 ครั้งในฤดูฝน โดยชนิดต่าง ๆ ในกลุ่มนี้จะออกมาผสมพันธุ์และวางไข่ในแอ่งน้ำขังในช่วงตอนต้นฤดูฝนและปลายฤดูฝน ประมาณเดือนพฤษภาคมและเดือนกันยายน

3. กลุ่มที่สืบพันธุ์ตลอดช่วงฤดูฝน โดยวางไข่หลังจากฝนตกครั้งแรกของฤดูแล้วประมาณ 15-30 วัน และจะวางไข่ไปตลอดช่วงฤดูฝน แต่ส่วนใหญ่จะวางไข่มากในช่วงต้นฤดูฝน

4. กลุ่มที่สืบพันธุ์ในฤดูหนาว เป็นชนิดที่มีแหล่งอาศัยอยู่ตามลำธารบนเขา หรือในป่าที่มีน้ำไหลเชี่ยวในช่วงฤดูฝน แต่จะมีกระแสน้ำไหลช้า ๆ ในช่วงฤดูหนาว

การเจริญเติบโตของระยะวัยอ่อน

ตามปกติวงจรชีวิตของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกมี 3 ระยะ คือ ไข่ ระยะวัยอ่อน (หรือระยะลูกอ๊อด) ซึ่งจะเติบโตและเปลี่ยนรูปร่าง (Metamorphosis) ไปเป็นระยะตัวเต็มวัย โดยมีช่วงเวลาของการเป็นระยะลูกอ๊อดแตกต่างกัน บางชนิดอาจใช้เวลาเพียงไม่กี่วัน ขณะที่บางชนิดอาจใช้เวลายาวนานเป็นปี เช่น *Bufo valliceps* ใช้เวลาประมาณ 28 วัน (Limbaugh และ Volpe, 1957 ; Porter, 1972) *Rana pipiens* ใช้เวลาประมาณ 90 วัน (Richards, 1958) *Rana cyanophlyctis* ใช้เวลาประมาณ 47 วัน (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) *Rana cancrivora* ใช้เวลาประมาณ 50-82 วัน (Alcala, 1962) *Phrynohyes venulosa* ใช้เวลาประมาณ 37 วัน (Zweifel, 1964a) *Litoria ewingi* ใช้เวลาประมาณ 55-73 วัน *L. raniformis* ใช้เวลาประมาณ 90 วัน (Cree, 1984) แต่จากการศึกษาการเติบโตของลูกอ๊อดภายในห้องปฏิบัติการ พบว่าการเปลี่ยนรูปร่างใช้ระยะเวลานานกว่าในธรรมชาติ (Cree, 1984 ; Leong และ Chou, 1999)

ช่วงเวลาของการเป็นระยะลูกอ๊อดจะมีความสัมพันธ์กับสภาพนิเวศของแหล่งที่อยู่อาศัยและขึ้นอยู่กับการปรับตัว ลูกอ๊อดที่อาศัยในแหล่งน้ำถาวรส่วนใหญ่มีระยะวัยอ่อนที่ยาวนาน เนื่องจากการลดระดับน้ำในแหล่งที่อยู่อาศัยไม่มีอิทธิพลต่อระยะเวลาการเติบโต แต่จะมีสัตว์ผู้ล่าเป็นปัจจัยสำคัญที่มีผลต่ออัตราการตาย (Williamson และ Bull, 1999) ในขณะที่ลูกอ๊อดที่อาศัยในแหล่งน้ำชั่วคราวจะมีการเติบโตและการเปลี่ยนรูปร่างที่รวดเร็วเนื่องจากปัจจัยจำกัดจากปริมาณของน้ำในแหล่งที่อยู่อาศัย (Porter, 1972 ; Skelly, 1997) ซึ่งการลดระดับน้ำจะเป็นสิ่งที่ควบคุมหรือกำหนดช่วงการเป็นระยะลูกอ๊อด (Wilbur, 1987) เพราะฉะนั้นการแห้งขอดของแหล่งน้ำจึงเป็นปัจจัยหนึ่งที่มีผลต่อการตายของลูกอ๊อด (Rowe และ Dunson, 1993 ; Parris, 2000)

นอกจากนั้นปริมาณและคุณภาพของชนิดอาหารก็มีผลต่อการเติบโตและระยะเวลาการเปลี่ยนรูปร่าง ซึ่งถ้าลูกอ๊อดได้รับอาหารที่มีคุณภาพดีก็จะเปลี่ยนรูปร่างอย่างรวดเร็ว (Wilbur และ Collins, 1973 ; Kupferberg, 1997) ชนิดอาหารของลูกอ๊อดมีความหลากหลาย ได้แก่ พืช สัตว์ สาหร่าย อินทรีย์สาร แผลงก่ตอน ไข่และลูกอ๊อดของชนิดอื่น รวมทั้งลูกน้ำยุงด้วย (Blaustein และ Kotler, 1993) เช่น การศึกษาความสัมพันธ์กันระหว่างลูกอ๊อดคางคก (*Bufo viridis*) กับลูกน้ำยุงพบว่าในการเติบโตของลูกอ๊อดจะกินลูกน้ำยุงเป็นอาหาร (Blaustein และ Margalit, 1994) โดยลูกอ๊อดชนิดที่กินสัตว์อื่นเป็นอาหาร (carnivore) จะมีการเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างเร็วกว่าลูกอ๊อดที่กินทั้งพืชและสัตว์ (omnivore) (Pfennig, 1990) และจากการ

ศึกษาการเติบโตของลูกอ๊อด 2 ชนิดของ Cree (1984) ภายในห้องปฏิบัติการพบว่าอุณหภูมิมีผลต่อการเติบโต โดยเมื่อเพิ่มอุณหภูมิจะทำให้ *Litoria ewingi* ซึ่งผสมพันธุ์ตลอดทั้งปีสามารถวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำนิ่งและแหล่งน้ำถาวรมีระยะเวลาการเติบโตสั้นลง ในขณะที่ *L. Raniformis* ซึ่งผสมพันธุ์วางไข่ในแหล่งน้ำถาวรในช่วงฤดูใบไม้ผลิจนถึงฤดูร้อน การลดอุณหภูมิจะมีอัตราการตายเพิ่มขึ้น

ระยะลูกอ๊อดของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกจะมีรูปร่างและลักษณะโครงสร้างต่าง ๆ ตลอดจนนิเวศวิทยาที่แตกต่างจากระยะตัวเต็มวัยอย่างชัดเจน การเปลี่ยนรูปร่างจากระยะลูกอ๊อดไปเป็นตัวเต็มวัยเป็นการปรับเปลี่ยนในด้านการเคลื่อนที่ คือ การมีขาแทนการมีหาง ในด้านการหายใจคือ เปลี่ยนจากการแลกเปลี่ยนแก๊สด้วยเหงือกมาเป็นปอดและผิวหนัง ในด้านการกินอาหารคือ เปลี่ยนนิสัยการกินอาหารจากจำพวกสารอินทรีย์ แผลงก์ตอน สาหร่าย และสัตว์ขนาดเล็กที่อาศัยในแหล่งน้ำมากินสัตว์ที่มีขนาดใหญ่ขึ้น จึงต้องมีการเปลี่ยนลักษณะโครงสร้างของปากและระบบท่อทางเดินอาหาร (Dodd และ Dodd, 1976; Duellman และ Trueb, 1994) การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวจึงมีความสำคัญเพื่อเตรียมตัวขึ้นไปดำรงชีวิตบนบก Porter (1972) ได้สรุปโดยอ้างถึง Balinsky (1970) ว่าการเปลี่ยนรูปร่างของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก แบ่งออกได้เป็น 3 ขั้นตอน ดังนี้

1. การลดรูปอวัยวะที่จะใช้หรือที่จำเป็นในการดำรงชีวิตของระยะวัยอ่อน แต่ไม่มีความจำเป็นในระยะตัวเต็มวัย ได้แก่ เหงือกและช่องเปิดห้องเหงือก หาง ลักษณะโครงสร้างปาก ท่อทวาร

2. การพัฒนาอวัยวะที่จะใช้ในระยะตัวเต็มวัยขึ้นมาระหว่างการเปลี่ยนรูปร่างหรือหลังจากการเปลี่ยนรูปร่าง ได้แก่ ปอด หูชั้นกลาง เยื่อแก้วหู (tympanic membrane) เปลือกตา (eyelid) ลิ้น

3. การพัฒนาหรือเปลี่ยนลักษณะโครงสร้างที่มีอยู่ในระยะวัยอ่อน เพื่อไปใช้ใน ระยะตัวเต็มวัย ได้แก่ ระบบท่อทางเดินอาหาร ผิวหนัง

ลักษณะโครงสร้างปากเมื่อเติบโตเต็มที่ในระยะวัยอ่อนของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก แต่ละชนิดมีความแตกต่างกัน ทั้งตำแหน่งของปาก จำนวนแถวฟัน (labial teeth) ลักษณะแผ่นหนังรอบปาก (papillae) และจะงอยปาก (beak) ซึ่งมีความสัมพันธ์กับสภาพแหล่งที่อยู่อาศัย และพฤติกรรมกรรมการกินอาหาร พวกที่กินอาหารโดยการกัดส่วนของพืชจะมีฟันเรียงเป็นแถวอยู่

ภายในปาก ซึ่งอาจมีจำนวนมากหรือน้อยแตกต่างกันไปตามแต่ละชนิดและจะอาศัยอยู่บริเวณพื้นที่ท้องน้ำ (Gradwell, 1972 ; Sanderson และ Wassersug, 1993 ; Pough และคณะ, 1998) เช่น โครงสร้างปากของ *Rana vibicaria* มีจำนวนแถวฟันทางด้านบนของช่องปาก 5 แถว แถวบนสุดยาวต่อเนื่อง แถวถัดลงมาเป็นแถวขาดตอน ด้านล่างของช่องปากมีฟัน 4 แถว ฟันแถวบนสุดขาดตอน แถวถัดลงมายาวต่อเนื่อง อาจเขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ $I:4+4/1+1:III$ (Zweifel, 1964b) ปากของ *Rana cyanophlyctis* มีแถวฟันทุกแถวทั้งด้านบนและด้านล่างช่องปากยาวต่อเนื่อง โดยจำนวนแถวฟันทางด้านบนของช่องปากมีแถวเดียว ด้านล่างของช่องปากมีฟัน 2 แถว อาจเขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ I/II และจะงอยปากหนาและมีรอยหยัก (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) ปากของ *Leptobachium nigrops* มีแผ่นหนังรอบปากลักษณะเป็นพู (lobe) ยื่นออกมาทางด้านข้าง มีจำนวนแถวฟันทางด้านบนของช่องปาก 3 แถว ทุกแถวเป็นแถวขาดตอน ด้านล่างของช่องปากมีฟัน 4 แถว ฟันสามแถวบนขาดตอน แถวล่างสุดยาวต่อเนื่อง แต่ฟันแถวบนสุดจะมีเพียงด้านเดียวของปาก เขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ $3+3/3+2:I$ (Bery และ Hendrickson, 1963) ในบางครั้งจำนวนแถวฟันอาจเกิดความผันแปรได้โดยที่แผ่นหนังรอบปากและจะงอยปากยังมีลักษณะคงเดิม (Bresler และ Bragg, 1954) เช่น โครงสร้างปากของ *Rana everetti* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I:3+3/1+1:III$ หรือ $I:3+3/1+1:IV$ หรือ $I:4+4/1+1:IV$ โครงสร้างปากของ *R. cancrivora* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I:1+1/III$ หรือ $I:1+1/1+1:II$ โครงสร้างปากของ *R. magna* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I:1+1/1+1:II$ หรือ $I:1+1/III$ หรือ $I:1+1/2+2:I$ หรือ $I:1+1/1+1:I$ หรือ $I:1+0/III$ โครงสร้างปากของ *R. microdisca* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I/1+1:II$ หรือ $I:1+1/1+1:II$ หรือ $I:1+0/2+2:I$ หรือ $2+1/2+2:I$ (Alcala, 1962) ในการศึกษาของ Lips (1999) พบว่าการเกิดความผิดปกติของโครงสร้างปากทั้งในส่วนของแถวฟัน แผ่นหนังรอบปากและจะงอยปาก สาเหตุหนึ่งนั้นเนื่องมาจากการติดเชื้อมากของลูกอ๊อด ส่วนพวกที่กินอาหารโดยการกรองอนุภาคที่แขวนลอยมากับน้ำส่วนใหญ่โครงสร้างปากจะไม่มีฟันและอาศัยอยู่บริเวณกลางน้ำถึงผิวน้ำ (Gradwell, 1972 ; Sanderson และ Wassersug, 1993 ; Pough และคณะ, 1998) นอกจากนั้นลักษณะภายนอกของลูกอ๊อดยังมีความสัมพันธ์กับการดำเนินชีวิตในช่วงระยะวัยอ่อน และลักษณะรูปร่างและโครงสร้างปากก็มีความสัมพันธ์กับแหล่งที่อยู่อาศัย (Alitg และ Johnston, 1989 ; Pough และคณะ, 1998)

จากพฤติกรรมการกินอาหารและชนิดของอาหารที่มีความแตกต่างกันระหว่างระยะลูกอ๊อดและตัวเต็มวัยทำให้นอกจากจะมีลักษณะโครงสร้างปากแตกต่างกันแล้วระบบท่อทางเดินอาหารก็มีลักษณะแตกต่างกันด้วย โดยเริ่มมีการเปลี่ยนแปลงลักษณะท่อทางเดินอาหารจากของระยะลูกอ๊อดไปเป็นของในตัวเต็มวัยเมื่อมีการเจริญของตุ่มขาหลัง (limb bud) (Yokoyama และคณะ, 1998) ส่วน Hourdry และคณะ (1996) ทำการศึกษาการเปลี่ยนแปลงของท่อทางเดิน

อาหารและพฤติกรรมการกินอาหารของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกระหว่างการเปลี่ยนรูปร่าง พบว่า ลำไส้มีการเปลี่ยนแปลงอย่างมาก โดยในช่วงแรกของการเปลี่ยนรูปร่างจะมีความยาวมากและมีลักษณะขดเป็นวง จากนั้นในช่วงขั้นตอนสุดท้ายของการเปลี่ยนรูปร่างจะหดสั้นลงอย่างมากและไม่ขดเป็นวงอีก รวมทั้งมีการเปลี่ยนแปลงเยื่อบุผิวลำไส้ ส่วนกระเพาะอาหารและกล้ามเนื้อผนังกระเพาะเจริญมากขึ้น มีการพัฒนาต่อมผลิตน้ำย่อย เนื่องจากเยื่อบุผิวของลำไส้เพื่อการดูดซึมสารอาหารยังพัฒนาไม่สมบูรณ์ ต้องมีการปรับตัวให้มีการสร้างเอนไซม์ ได้แก่ ทริปซิน (trypsin) จากตับอ่อน เปปซิน (pepsin) และไคตินเนส (chitinases) จากกระเพาะอาหารเพื่อใช้ในการย่อยอาหารประเภทเนื้อสัตว์หรือแมลง ทำให้ในช่วงขั้นตอนสุดท้ายของการเปลี่ยนรูปร่างจนกระทั่งเป็นกบวัยอ่อนจะหยุดกินอาหาร (Hourdry และ Beaumont, 1985 ; Hourdry และคณะ 1996) นอกจากนั้นในช่วงนี้ยังมีการพัฒนาส่วนของลิ้นขึ้นมา (Nishikawa และ Roth, 1991) อีกประการหนึ่งคือการปรับปรุงในเรื่องการรับภาพเพื่อการจับแมลง (Gaze และคณะ, 1974)

การแบ่งลำดับขั้นตอนการเปลี่ยนรูปร่างจากระยะวัยอ่อนไปเป็นระยะตัวเต็มวัยมีความแตกต่างกันไปในแต่ละชนิดของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก แต่ทั้งนี้ก็ขึ้นอยู่กับผู้ทำการศึกษาด้วย เช่น การศึกษาพัฒนาการและการเปลี่ยนรูปร่างของคางคกชายฝั่ง (*Bufo valliceps*) (Limbaugh และ Volpe, 1957 ; Porter, 1972) ได้แบ่งเป็น 46 ระยะ ตั้งแต่ไข่ได้รับการปฏิสนธิจนถึงเปลี่ยนเป็นรูปร่างตัวเต็มวัยอย่างสมบูรณ์ ระยะระหว่าง 1-25 เรียกว่า Embryonic stages เป็นการเติบโตจากไข่ที่ได้รับการปฏิสนธิไปจนถึงเหงือกทั้งสองข้างปิดสมบูรณ์ โดยระยะระหว่าง 1-17 เป็นการเติบโตที่เกิดขึ้นภายในไข่ ระยะระหว่าง 26-46 เรียกว่า Larval stages เริ่มตั้งแต่มีตุ่มขาหลังเติบโตขึ้น ซึ่งเป็นขั้นตอนจากระยะวัยอ่อนไปเป็นระยะตัวเต็มวัย สำหรับการพัฒนาของปากจะเริ่มตั้งแต่วัยที่ 23 คือ เริ่มมีการเจริญของโครงสร้างปากเกิดขึ้น โดยฟันที่ด้านบนของช่องปากเติบโตก่อน ต่อมาจึงมีการเติบโตของฟันที่ด้านล่างของช่องปาก และโครงสร้างส่วน papillae จนกระทั่งเต็มทีในวัยที่ 40 ซึ่งเป็นช่วงที่ขาหลังเติบโตเต็มที่และมีตุ่มขาหน้าเกิดขึ้น ต่อจากนั้นโครงสร้างของปากจะเปลี่ยนโดยการลดรูปของฟันลง และในวัยที่ 43 จะเปลี่ยนไปเป็นโครงสร้างปากของระยะตัวเต็มวัย และมีขาหน้าเจริญเต็มที่ ต่อมาหางจะเริ่มหดจนกระทั่งหมดและห่อหุ้มเหงือกปิด การศึกษาการเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างระยะวัยอ่อนของ *Rana cyanophlyctis* ได้แบ่งช่วงการเติบโตเป็น 4 ขั้นตอน ได้แก่ การเติบโตในช่วงที่ยังไม่มีการเจริญของขาหลัง (premetamorphic stage : stage I) การเติบโตในช่วงที่มีการเจริญของขาหลัง (prometamorphic stage : stage II) ซึ่งเป็นช่วงที่มีการเติบโตสูงสุด การเติบโตในช่วงที่มีการเจริญของขาหน้า (metamorphic climax stage : stage III) และการเติบโตของตัวอ่อนจนกระทั่งเป็นกบวัยอ่อน (stage IV) (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) *Tripurion petasatus* มีช่วงการเติบโตเป็น 46 ระยะ ระยะที่ 21 ตัวอ่อนออกจากไข่ บริเวณส่วนท้องยังมีไข่แดงอยู่และมีการเจริญของเหงือกภายนอก ระยะที่ 24 มีการเจริญของแผ่นปิดเหงือกและปรากฏช่องเปิดห่อ

เหวี่ยง ต่อมาเมื่อการเจริญเติบโตมากขึ้นมีการเจริญของขาหลัง ขาหน้า และในระยะที่ 46 มีการลดรูปของหางสมบูรณ์เป็นกบวัยอ่อน (Duellman และ Klass, 1964)

ชนิดสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกที่ทำการศึกษา

1. กบหัวชาปุม (Aquatic frog, *Rana kuhlii*)

นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ การศึกษากบหัวชาปุมในได้หวั่นพบว่าแหล่งผสมพันธุ์วางไข่เป็นลำห้วยขนาดเล็กที่กว้างประมาณ 30-50 เซนติเมตร ระดับความลึกของน้ำ 0.5-2.0 เซนติเมตร มีอุณหภูมิประมาณ 22-25 องศาเซลเซียส และวางไข่เป็นกลุ่มบนดินปนกรวดหรือโคลนที่มีใบไม้ทับถม จำนวนประมาณ 50 ฟอง (ระหว่าง 26-72 ฟอง) (Tsuji และ Lue, 1998) และมีการผสมพันธุ์วางไข่ตลอดทั้งปี แต่สูงสุดในช่วงฤดูร้อน (Pope, 1931 ; Emerson และ Berrigan, 1993)

ระยะลูกอ๊อด Smith (1917b) ซึ่งศึกษาลักษณะรูปร่างลูกอ๊อดของกบหัวชาปุมในประเทศไทยได้กล่าวว่า ด้านบนของลำตัวมีสีมะกอกส่วนด้านล่างสีจางกว่า ลำตัวยาวประมาณ $1\frac{1}{2}$ เท่าของความกว้าง ส่วนปลายของหัวมน รูมูกอยู่กึ่งกลางระหว่างส่วนปลายของหัวกับตา ช่องเปิดของทวารเป็นท่อเปิดออกบริเวณโคนครีบทอง (Inger, 1966) ปากมีขนาดเล็กอยู่ทางด้านล่างเกือบปลายสุดของหัว จะงอยปากมีลักษณะเป็นแผ่นกว้างสีดำ มี papillae สั้นๆ เฉพาะทางด้านข้างและด้านล่างของช่องปาก ด้านบนของช่องปากจะมีฟัน 2 แถว โดยแถวบนสุดยาวต่อเนื่องกัน แถวลัดลงมาเป็นแถวที่ขาดตอน ส่วนด้านล่างของช่องปากจะมีฟัน 3 แถวที่แต่ละแถวยาวต่อเนื่องหรือแถวฟันแถวบนสุดเป็นแถวขาดตอนเป็นช่องว่างแคบๆ ฟันแถวล่างสุดจะมีความยาวของแถวประมาณครึ่งหนึ่งของฟันแถวบนสุด โดยเขียนสูตรฟันได้คือ $I:1+1/III$ หรือ $I:1+1/1+1:II$ (Inger, 1966) ช่วงการพัฒนาของระยะลูกอ๊อดและช่วงหนึ่งของกบวัยอ่อนจะอยู่ในแหล่งน้ำตามลำห้วย โดยซ่อนตัวอยู่ใต้ก้อนหินหรือใต้ซากใบไม้ที่กองทับถมกันอยู่ในน้ำ มีแหล่งแพร่กระจายตามภูเขาที่มีความสูง 700-1000 เมตรเหนือจากระดับน้ำทะเล

ระยะตัวเต็มวัย Berry (1975) อธิบายว่า สีด้านบนลำตัวเป็นสีน้ำตาลและมีจุดลายใหญ่ๆ บนหลังมีเส้นหรือแถบสีดำขอบเหลืองพาดระหว่างตา ด้านท้องมีสีขาวไม่มีลวดลาย ผิวหนังด้านบนจะมีสันสั้นๆ หรือตุ่มกลมๆ กระจายทั่วไป ลำตัวบริเวณใกล้ต้นขาหลังมีผิวหนังค่อนข้างเรียบ แต่ด้านบนของขาหลังจะมีตุ่มนูน (spiny tubercle) เป็นจำนวนมาก ส่วนปลายสุดของหัวกลมกว้าง มีรอยพับของหนังเหนือแผ่นเยื่อแก้วหู (supratympanic fold) ไม่มีรอยพับของ

แผ่นหนังพาดยาวบนลำตัว (dorsolateral fold) จมูกกลมกว้าง โดยปกติจะมองไม่เห็นเยื่อแก้วหู มีฟันที่เพดานปาก (vomerine teeth) ปลายนิ้วมือมีลักษณะกลมทุ้มและนิ้วที่ 1 ยาวกว่านิ้วที่ 2 ส่วนปลายนิ้วตีนจะขยายกว้างออกเป็นตุ่มและมีแผ่นหนังซึ่งระหว่างนิ้วตีนเต็มความยาวของนิ้ว ส่วนใหญ่อาศัยอยู่ตามลำห้วยค่อนข้างเล็กที่มีกระแสน้ำไม่แรงมาก โดยใช้เป็นทั้งพื้นที่หากินและแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ (ธัญญา, 2539) จากการสำรวจของ Taylor (1962) พบแพร่กระจายทางภาคเหนือและภาคใต้ของประเทศไทย ได้แก่ จังหวัดเชียงใหม่ แพร่ เลย นราธิวาส นครศรีธรรมราช และยะลา และจากการสำรวจของ Matsui และคณะ (1996) พบแพร่กระจายทางภาคเหนือ ภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ภาคตะวันตกและภาคใต้ของประเทศไทย ได้แก่ จังหวัดแม่ฮ่องสอน เชียงใหม่ เลย กาญจนบุรี เพชรบุรี ประจวบคีรีขันธ์ และสุราษฎร์ธานี

2. เขียดอ่อง (Common brown frog, *Rana nigrovittata*)

ระยะลูกอ๊อด Smith (1916) ได้ศึกษาลักษณะรูปร่างลูกอ๊อดของเขียดอ่องในประเทศไทย โดยกล่าวว่าด้านบนของลำตัวเป็นสีมะกอกหรือสีน้ำตาลและมีจุดสีดำเล็กๆ กระจายทั่วไป ส่วนปลายของหัวมน รูกมูกอยู่ปลายสุดของส่วนหัว ตาอยู่ส่วนหน้าของด้านบนลำตัว มีแถบสีดำพาดตั้งแต่รูกมูก ตา ตลอดจนถึงด้านท้ายลำตัว ช่องเปิดของทวารเป็นท่อตรงเปิดไปทางด้านหลังแล้วโค้งลงด้านล่าง โดยอยู่ทางขวาของแผ่นครีบทอง ปากอยู่เกือบปลายสุดของหัว ด้านข้างของปากมี papillae 1 แถว แต่ด้านล่างจะมี 2 แถว จะงอยปากเป็นสันกว้างสีดำและมีรอยหยัก ด้านบนของช่องปากมีฟัน 2 แถว ฟันแถวบนยาวต่อเนื่อง ส่วนแถวล่างขาดตอนโดยมีจะงอยปากคั่นกลางเป็นช่องกว้าง ด้านล่างของช่องปากมีฟัน 3 แถว และโดยฟันแต่ละแถวยาวต่อเนื่องกัน แต่บางครั้งแถวฟันแถวบนสุดจะเป็นแถวขาดตอนเป็นช่องว่างแคบๆ โดยเขียนสูตรฟันได้ คือ $I:1+1/III$ หรือ $I:1+1/1+1:II$ หางมีจุดสีดำและยาวประมาณ 2 เท่าของส่วนหัวและลำตัวรวมกัน ปลายหางทุ้ม ช่วงการพัฒนาของระยะลูกอ๊อดและช่วงหนึ่งของกบวัยอ่อนจะอยู่ในแหล่งน้ำเดียวกับตัวเต็มวัย ซึ่งเป็นลำห้วยเล็กบนภูเขาที่มีแอ่งน้ำนิ่ง

ระยะตัวเต็มวัย Berry (1975) อธิบายว่า สีด้านบนลำตัวเป็นสีน้ำตาลหรือน้ำตาลแดงและมีตุ่มเล็กๆ กระจายทั่วไป ด้านข้างลำตัวเป็นสีน้ำตาลเข้ม มีรอยพับของแผ่นหนัง (dorsolateral fold) สีจางพาดตั้งแต่ส่วนปลายของหัวผ่านตา เยื่อแก้วหู จนถึงบริเวณขาหนีบ ไม่มีรอยพับของหนังทางด้านบนของแผ่นเยื่อแก้วหู ส่วนปลายของหัวมนกลม มีฟันที่เพดานปาก ผิวด้านล่างลำตัวเรียบ ขามีแถบสีดำพาดขวางบนพื้นสีน้ำตาลเข้ม ปลายนิ้วมือและนิ้วตีนขยายออกเล็กน้อย แต่นิ้วตีนจะขยายใหญ่กว่า ฝ่าตีนมีตุ่มทั้งด้านในและด้านนอก โดยตุ่มด้านนอกมีขนาดเล็กกว่า จากการสำรวจของ Taylor (1962) พบว่าแพร่กระจายทั่วไปในประเทศไทย ได้

แก่จังหวัดเชียงใหม่ เลย อุบลราชธานี สกลนคร นครนายก ชลบุรี ชุมพร และ นครศรีธรรมราช และจากการสำรวจของ Matsui และคณะ (1996) พบแพร่กระจายทุกภาค ของประเทศไทย ได้แก่จังหวัดเลย แม่ฮ่องสอน เชียงใหม่ จะเข้เกรา จันทบุรี ตราด กาญจนบุรี เพชรบุรี ประจวบคีรีขันธ์ และสุราษฎร์ธานี

3. เขียดเขาสูง (Brown hill frog, *Rana alticola*)

ระยะลูกอ๊อด Taylor (1962) อธิบายถึงลูกอ๊อดของเขียดเขาสูงเพียงเล็กน้อย โดย กล่าวถึงลักษณะเด่นว่ามีต่อม (paratoidlike glands) ขนาดใหญ่อยู่ทางด้านหน้าส่วนบนของหัว และต่อมนี้จะปรากฏไปจนถึงระยะกบวัยอ่อนต่อจากนั้นจึงลดรูปหมดไป หางมีส่วนโคนทางหนา ส่วนปลายของหางแหลม ส่วน Manthey และ Grossmann (1997) ได้อ้างถึง Smith (1924) แสดงภาพโครงสร้างปาก โดยด้านบนของช่องปากมีฟัน 9 แถว โดยฟันแถบบนสุดยาวต่อเนื่อง ส่วนแถวที่ถัดลงมาทั้งหมดเป็นแถวขาดตอน ด้านล่างของช่องปากมีฟัน 8 แถว ทุกแถวยาวต่อเนื่อง โดยเขียนสูตรฟันได้ว่า $I:8+8/VIII$

ระยะตัวเต็มวัย Taylor (1962) อธิบายว่า ขนาดตัวไม่ใหญ่มาก ด้านบนของลำตัว มีสีน้ำตาลผิวเรียบ ด้านข้างมีสีน้ำตาลเข้ม มีรอยพับของหนัง (dorsolateral fold) เป็นเส้นเล็กสี จางพาดยาวตั้งแต่ตาจนถึงขาหนีบ ด้านล่างลำตัวสีขาว ลำคอมีสีน้ำตาลเล็กน้อย บริเวณส่วน ปลายของหัวทุและลาดต่ำลงจากลำตัว รูมูกอยู่ปลายสุดของหัว มีฟันที่เพดานปาก เยื่อแก้วหู ใหญ่ ขาวเรียวยาวและผิวเรียบ ปลายนิ้วมีลักษณะเป็นตุ่มกลม (disc) ที่มีขอบเป็นร่องและนิ้วที่ 1 ยาวกว่านิ้วที่ 2 เล็กน้อย มีตุ่มใหญ่ยื่นบริเวณใต้ข้อต่อของนิ้วมือ พบแพร่กระจายทางภาคใต้ของ ประเทศไทย แต่จากการสำรวจของ Matsui และคณะ (1996) พบแพร่กระจายทางภาคตะวันออก ของประเทศไทย คือ จังหวัดกาญจนบุรี

4. อึ่งกรายลายเลอะ (Common ground toad, *Leptobrachium smithi* 1999)

Leptobrachium haseltii : Tschudi, 1838

Megalophrys haseltii : Smith, 1917a

Megophrys haselti haselti : Taylor and Elbel, 1958

Leptobrachium haseltii haseltii : Taylor, 1962

Leptobrachium pullum : Inger, 1983

ระยะลูกอ๊อด ลำตัวของลูกอ๊อดยิ่งกรายลายและมีความผันแปรมาก (Smith, 1917b) โดยมีจุดใหญ่หรือเล็กสีดำกระจายทางด้านบนของลำตัวและที่หาง ปากอยู่ทางด้านล่าง เกือบปลายสุดของหัว จะงอยปากใหญ่สีดำและมีรอยหยัก (Inger, 1966) โครงสร้างปากมีความผันแปรอย่างมาก โดยด้านบนของช่องปากมีฟัน 5-7 แถว โดยฟันแถวบนยาวต่อเนื่องส่วนแถวที่ถัดลงมาทั้งหมดเป็นแถวขาดตอน ด้านล่างของช่องปากมีฟัน 5-6 แถว โดยแถวฟัน 4 หรือ 5 แถวบนเป็นแถวขาดตอน ส่วนฟันแถวล่างสุดยาวต่อเนื่อง โดยเขียนสูตรฟันได้ว่า $I:4+4/4+4:I$ จนถึง $I:6+6/5+5:I$ แต่ลูกอ๊อดที่เติบโตเต็มที่จะมีสูตรฟัน $I:6+6/5+5:I$ แผ่นหนังรอบช่องปากกว้าง (papillae) ส่วนลำตัวหนามีสีน้ำตาลอ่อนและมีจุดสีดำเล็กๆ ขนาดไม่สม่ำเสมอกระจายทางด้านบนลำตัว แต่ทางด้านล่างจะไม่มี ตาอยู่ทางด้านบนของลำตัว มีช่องเปิดห้องเหงือก (spiracle) อยู่ทางด้านข้างลำตัว ช่องเปิดของทวารเป็นท่อเปิดตรงโคนครีบทางล่าง หางมีกล้ามเนื้อแข็งแรง ส่วนของแผ่นครีบทางเริ่มตั้งแต่บริเวณโคนหางและค่อยๆ หนาโค้งขึ้นไปทางส่วนกลางของหาง แผ่นครีบทางส่วนกลางหางจะมีความกว้างมากกว่าหาง และมีลักษณะเด่นคือการมีแถบหรือจุดสีดำบริเวณเหนือโคนหางและหาง แต่จะไม่มีตรงบริเวณส่วนครีบทางส่วนปลายของหางกลม (Matsui และคณะ, 1996) ลูกอ๊อดกินอาหารโดยการลากสาหร่ายที่อยู่บนหินอาศัยในลำห้วยในป่าที่มีกระแสไหลช้าๆ (Berry, 1975) ที่ค่อนข้างลึก และพบลูกอ๊อดในช่วงเดือนมกราคม เดือนเมษายน และเดือนกรกฎาคม (Smith, 1917b)

ระยะตัวเต็มวัย ส่วนหัวกว้างประมาณครึ่งหนึ่งของลำตัว ส่วนปลายของหัวหุ้ม เยื่อแก้วหูเห็นชัดเจนมีขนาดประมาณครึ่งหนึ่งของขนาดตา ไม่มีฟันที่เพดานปาก ด้านบนของลำตัวมีสีน้ำตาลหรือสีเทาหม่นและมีลวดลายคล้ายร่างแหที่ไม่มีแบบแผนแน่นอน ด้านท้องมีสีขาวและมีจุดสีดำกระจาย มีรอยพับของหนังเหนือแผ่นเยื่อแก้วหูลากผ่านตั้งแต่ลูกตาจนถึงต้นขาหน้าบริเวณขามีแถบสีดำพาดและด้านข้างของขามีจุดสีดำ ปลายนิ้วมีกลมแต่ไม่ขยายออกเป็นตุ่ม นิ้วมือนิ้วที่ 1 และ 2 ยาวเท่าๆ กัน นิ้วที่ 3 ยาวที่สุดและนิ้วที่ 4 จะสั้นที่สุด มีตุ่มที่ฝ่ามือทั้งด้านในและด้านนอก แต่ด้านในจะมีขนาดใหญ่กว่าเล็กน้อย ส่วนปลายนิ้วดินคล้ายกับปลายนิ้วมือ แต่มีตุ่มที่ฝ่าดินเฉพาะด้านในเท่านั้น (Berry, 1975) นิ้วที่สามยาวกว่านิ้วที่ห้า และนิ้วที่ 3 ไม่มีแผ่นหนังซึ่งระหว่างนิ้วประมาณ $3\frac{2}{3}$ ของความยาว นิ้วที่ 5 ประมาณ $1\frac{1}{2}$ ของความยาวนิ้ว ส่วนนิ้วที่เหลือมีแผ่นหนังซึ่งประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวนิ้ว ม่านตา (iris) ครึ่งหนึ่งทางด้านบนจะมีสีแดงหรือสีเหลือง (Matsui และคณะ, 1996) อาศัยตามตลิ่งข้างลำห้วยหรือพื้นล่างของป่า จากการสำรวจของ Taylor (1962) พบแพร่กระจายทางภาคเหนือและภาคใต้ของประเทศไทย ได้แก่ จังหวัดเชียงใหม่ เลย ตรัง และชุมพร และจากการสำรวจของ Matsui และคณะ (1996) พบแพร่กระจายทางภาคเหนือ ภาคตะวันออกเฉียงเหนือ ภาคตะวันตกและภาคใต้ของประเทศไทย ได้แก่ จังหวัดแม่ฮ่องสอน เชียงใหม่ เลย กาญจนบุรี เพชรบุรี ประจวบคีรีขันธ์ นครศรีธรรมราช ภูเก็ตและสุราษฎร์ธานี

อุปกรณ์และวิธีการ

อุปกรณ์

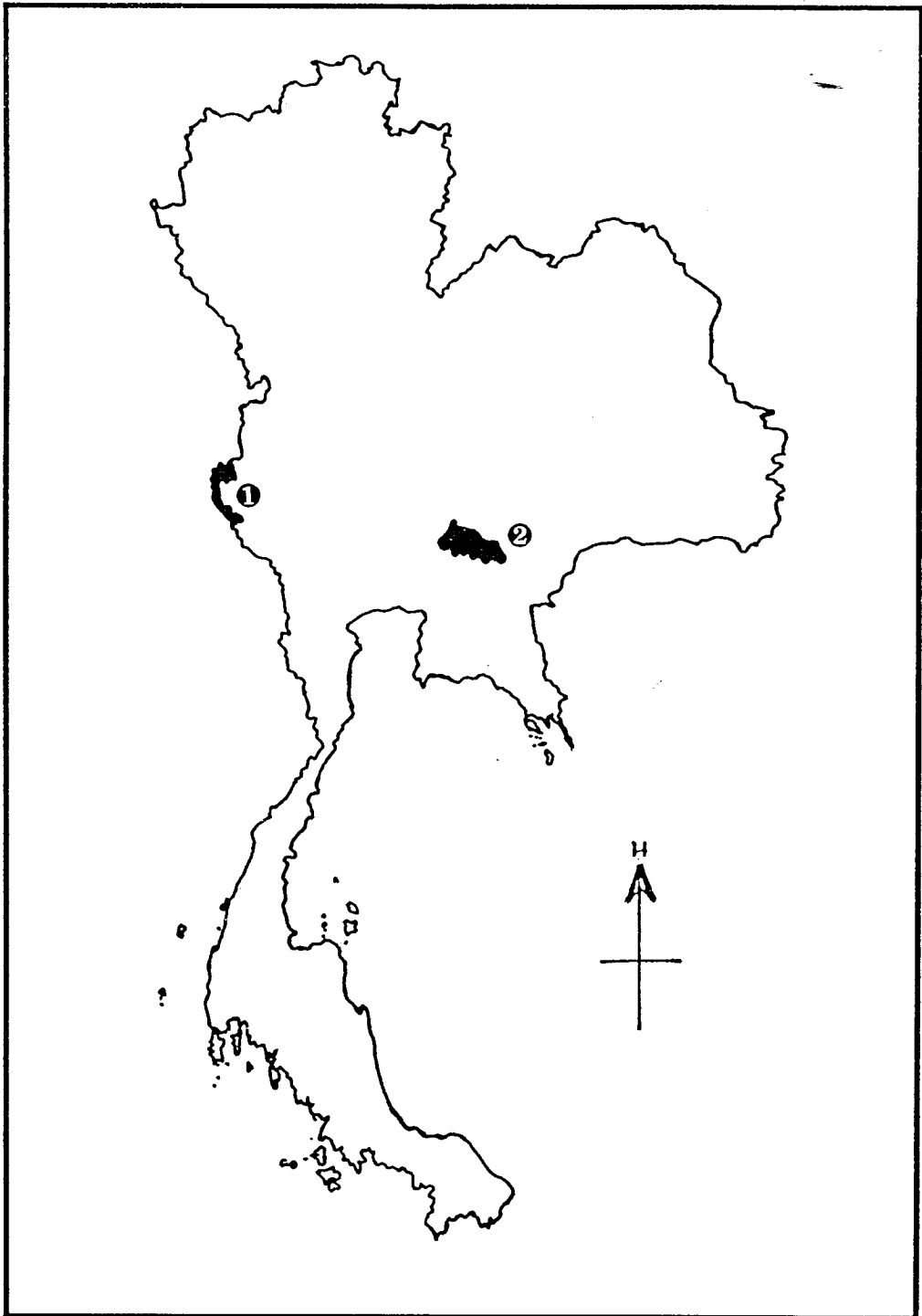
1. อ่างดิน และตุ้กระจกสำหรับเลี้ยงลูกอ๊อด
2. เครื่องปั๊มออกซิเจนระบบที่ใช้ไฟฟ้า และระบบที่ใช้ถ่านไฟฉาย
3. ออกซิเจนผง สายยาง ลูกทราย และอุปกรณ์การเลี้ยงอื่นๆ
4. ตาข่าย สำหรับปิดที่เลี้ยงลูกอ๊อด
5. สวิง สำหรับช้อนลูกอ๊อด
6. ถังน้ำและภาชนะ เพื่อการย้ายไข่และลูกอ๊อดกลับมาศึกษาในห้องปฏิบัติการ
7. ถุงผ้าสำหรับใส่ตัวอย่างสัตว์ตัวเต็มวัย
8. ไฟฉาย พร้อมถ่านไฟฉาย
9. แวนชยาย
10. กล้องถ่ายภาพ ฟิล์มสี ฟิล์มสไลด์ และอุปกรณ์ถ่ายภาพอื่นๆ
11. กล้องจุลทรรศน์สเตอริโอที่มีอุปกรณ์ถ่ายภาพ
12. น้ำยาดองสัตว์ ใช้ formalin 5-10%
13. ขวดบรรจุตัวอย่างสัตว์ดอง
14. petridish forceps ปีกเกอร์ หลอดหยด และเข็มเขี่ย
15. เทอร์โมมิเตอร์

วิธีการ

1. รวบรวมไข่และลูกอ๊อดของกบ เขียด อึ่งกรายทั้ง 4 ชนิดข้างต้น จากแหล่งน้ำในธรรมชาติ
2. ในแหล่งน้ำที่พบไข่หรือลูกอ๊อด ทำการบันทึกข้อมูลด้านสภาพนิเวศของพื้นที่ที่ใช้เพื่อการผสมพันธุ์วางไข่ แหล่งที่อยู่อาศัยและลักษณะต่างๆ ของไข่ รวมทั้งลักษณะนิเวศที่เกี่ยวข้องกับสภาพต่างๆ ของแหล่งน้ำ อุณหภูมิของน้ำ ช่วงเวลาที่พบ และพฤติกรรมต่างๆ ของลูกอ๊อด
3. นำไข่และลูกอ๊อดกลับมาเลี้ยงยังห้องทดลอง โดยเลี้ยงในอ่างดินหรือตุ้กระຈักที่จัดสภาพต่างๆ ให้ใกล้เคียงกับในธรรมชาติ ขณะที่เลี้ยงจะให้ออกซิเจนตลอดเวลาอาหารที่เลี้ยงเป็นไข่แดงที่ต้มสุก รวมทั้งไรน้ำ ใบบัวที่เริ่มเน่า และก้อนหินที่มีตะไคร่น้ำเกาะ
4. ระหว่างการเลี้ยงในห้องทดลอง ศึกษาและบันทึกข้อมูลลักษณะรูปร่างและการเปลี่ยนแปลงๆ ของการพัฒนาในระยะวัยอ่อน ได้แก่ เหยือก ช่องเปิดห้องเหยือก โครงสร้างปาก ลิ้น วงลำไส้ การเจริญของเยื่อแก้วหู เปลือกตา การเติบโตของขา การหดของหาง การหดของท่อทวาร การเปลี่ยนแปลงของผิวหนัง
5. บันทึกภาพต่างๆ เพื่อเป็นข้อมูลประกอบการศึกษา เช่น พื้นที่ไข่ผสมพันธุ์วางไข่ สภาพแหล่งที่อยู่อาศัยของลูกอ๊อด ลักษณะรูปร่างในระยะต่างๆ ของการเปลี่ยน โครงสร้างต่างๆ ในระยะวัยอ่อน

สถานที่และระยะเวลาทำการศึกษา

ในการศึกษาเกี่ยวกับนิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของกบทั้ง 4 ชนิด ดำเนินการศึกษาในพื้นที่เตรียมประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ จ.กาญจนบุรี และอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ จ.นครนายก และ จ.ปราจีนบุรี (ภาพที่ 1) ส่วนการศึกษาการเติบโตในระยะวัยอ่อนของกบทั้ง 4 ชนิด ดำเนินการภายในห้องทดลองของภาควิชาสัตววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ โดยใช้เวลาในการศึกษาประมาณ 1 ปี 3 เดือน ระหว่างเดือนมกราคม 2542 ถึงเดือนมีนาคม 2543



ภาพที่ 1 แผนที่ประเทศไทย แสดงพื้นที่ทำการศึกษา

1. พื้นที่เตรียมประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ
2. อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่

ผลการศึกษา

กบห้วยขาป๋ม (Aquatic frog, *Rana kuhlii*)

1. นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์

การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของกบห้วยขาป๋ม (Aquatic frog, *Rana kuhlii*) ในพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ จ.กาญจนบุรี และอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ จ.นครนายก และ จ.ปราจีนบุรี ในช่วงเดือนมกราคมจนถึงเดือนธันวาคม 2542 พบว่าแหล่งที่อยู่อาศัยของทั้งระยะตัวเต็มวัยและระยะวัยอ่อน (ลูกอ๊อด) เป็นสถานที่เดียวกับที่ใช้เป็นแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ ซึ่งเป็นระบบน้ำไหล คือ ห้วยในป่าบนภูเขาที่มีระดับความสูงเหนือจากระดับน้ำทะเลตั้งแต่ 700 เมตรจากระดับน้ำทะเลปานกลางขึ้นไป เป็นลำห้วยค่อนข้างเล็ก นอกจากบางช่วงที่ขยายกว้างขึ้นและมีความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำไม่มาก แต่ช่วงที่ลำห้วยขยายตัวกว้างเป็นแอ่งน้ำจะมีความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำมากขึ้น กระแสน้ำบางช่วงไหลเอื่อยๆ บางช่วงไหลเร็ว และบางช่วงกระแสน้ำเกือบหยุดนิ่งหรือหยุดนิ่ง ระดับความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำหรือระดับน้ำและความแรงของกระแสน้ำขึ้นอยู่กับปริมาณของฝนที่ตกลงมาในแต่ละช่วงของฤดูกาลที่มีความแตกต่างกัน พื้นที่ตื้นน้ำมีลักษณะเป็นหินหรือกรวดหรือตะกอนโคลนที่มีใบไม้ร่วงหล่นทับถม สองข้างของลำห้วยมีต้นไม้ใหญ่และเล็กขึ้นปกคลุมค่อนข้างหนาแน่น (ภาพที่ 2) นอกจากนั้นยังมีพืชชายน้ำทำให้แสงจากดวงอาทิตย์ส่องลงมาสู่ลำห้วยไม่มากนัก อีกทั้งอุณหภูมิจะลดลงตามลำดับความสูงจากระดับน้ำทะเล ซึ่งมีผลให้อุณหภูมิของน้ำช่วงกลางวันไม่สูงมาก โดยอยู่ระหว่าง 21.1-23.5 องศาเซลเซียสในช่วงฤดูร้อน และอยู่ระหว่าง 13.5-15.5 องศาเซลเซียสในช่วงฤดูหนาว

พื้นที่ที่กบห้วยขาป๋มใช้ในการผสมพันธุ์วางไข่ (spawning microhabitat) มีลักษณะแตกต่างไปจากแหล่งที่ใช้อาศัย คือ เป็นบริเวณที่มีกระแสน้ำค่อนข้างนิ่งหรือนิ่ง โดยเป็นส่วนของลำห้วยที่แยกจากลำห้วยหลัก หรือเป็นแอ่งน้ำขนาดเล็กที่อยู่ข้างลำห้วย หรือแอ่งน้ำขังที่เกิดจากการแอ้งของตอของต้นไม้ในลำห้วย (ภาพที่ 3) หรืออาจเป็นส่วนของลำห้วยที่มีลักษณะหลบกระแสน้ำที่แรง เช่น หลังโขดหิน ริมฝั่งลำห้วยที่มีรากไม้ยื่นลงมาในน้ำ ทั้งนี้การเลือกพื้นที่วางไข่ของกบห้วยขาป๋มขึ้นอยู่กับระดับความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำและความแรงของกระแสน้ำที่แตกต่างกันไปตามแต่ละฤดูกาล ส่วนพื้นที่ตื้นน้ำอาจเป็นหินหรือโคลนละเอียดที่มีใบไม้ทับถมอยู่และมีระดับความลึกของน้ำไม่มาก ช่วงเวลาการสืบพันธุ์หรือฤดูกาลการสืบพันธุ์ของกบห้วยขาป๋ม จากการศึกษาในเดือนมกราคมถึงเดือนธันวาคม 2542 พบลูกอ๊อดกบห้วยขาป๋มที่มีขนาดตัวแตกต่างกันในเกือบทุกเดือนที่ทำการศึกษาและพบไข่ในเกือบทุกเดือนตั้งแต่เดือนมกราคมจนถึงเดือน

ธันวาคม โดยเฉพาะในช่วงฝนแรกที่ตกลงมาและช่วงปลายฝนที่พบการวางไข่ค่อนข้างมาก นอกจากในบางช่วงเวลาที่ฝนตกอย่างต่อเนื่องทำให้ระดับความลึกของพื้นที่ท้องน้ำและความแรงของกระแสน้ำมีมากขึ้นทำให้ไม่มีพื้นที่ที่เหมาะสมตามความต้องการในการวางไข่ กับห้วยชาปุมก็จะไม่วางไข่ ซึ่งกล่าวได้ว่ากับห้วยชาปุมมีการผสมพันธุ์วางไข่เกือบตลอดปี โดยพบไข่ถูกวางเกาะติดอยู่บนโคลนหรือบนหินหรือบนกรวดหรือบนกองใบไม้ในน้ำหรือบนรากไม้ยื่นลงมาในน้ำ (ภาพที่ 4) พื้นด้านบนของกลุ่มไข่อยู่ต่ำจากระดับผิวน้ำเพียงเล็กน้อย ไข่เป็นกลุ่มก้อนติดกันและเรียงตัวเพียงชั้นเดียวอาจมีเพียงกลุ่มเดียว หรือหลายกลุ่มกระจายอยู่ใกล้เคียงกัน โดยทั่วไปจำนวนไข่แต่ละกลุ่มประมาณ 30-50 ฟอง แต่อาจพบไข่กลุ่มเล็กๆ ประมาณ 5-10 ฟองได้ด้วย บางแหล่งนอกจากมีการวางไข่กระจายหลายกลุ่มแล้วยังมีการวางไข่เป็นกลุ่มซ้อนทับกันทำให้บางกลุ่มอาจมีจำนวนถึง 75-95 ฟองหรือบางครั้งอาจวางไข่ซ้อนทับกลุ่มไข่ที่ตัวอ่อนใกล้ออกจากไข่หรือออกจากไข่แล้ว (hatching) ไข่ที่เพิ่งถูกวางออกมามีวันใสและกลมขนาดประมาณ เซนติเมตรหุ้มไว้ แต่เมื่อเวลาผ่านไประยะหนึ่งวันจะดูดซับน้ำจนกระทั่งมีขนาดใหญ่ประมาณ 1.5 เซนติเมตร ส่วนลูกอ๊อดพบบริเวณพื้นที่ท้องน้ำ โดยอยู่บนโคลนหรือหลบซ่อนตามใบไม้ที่ทับถม

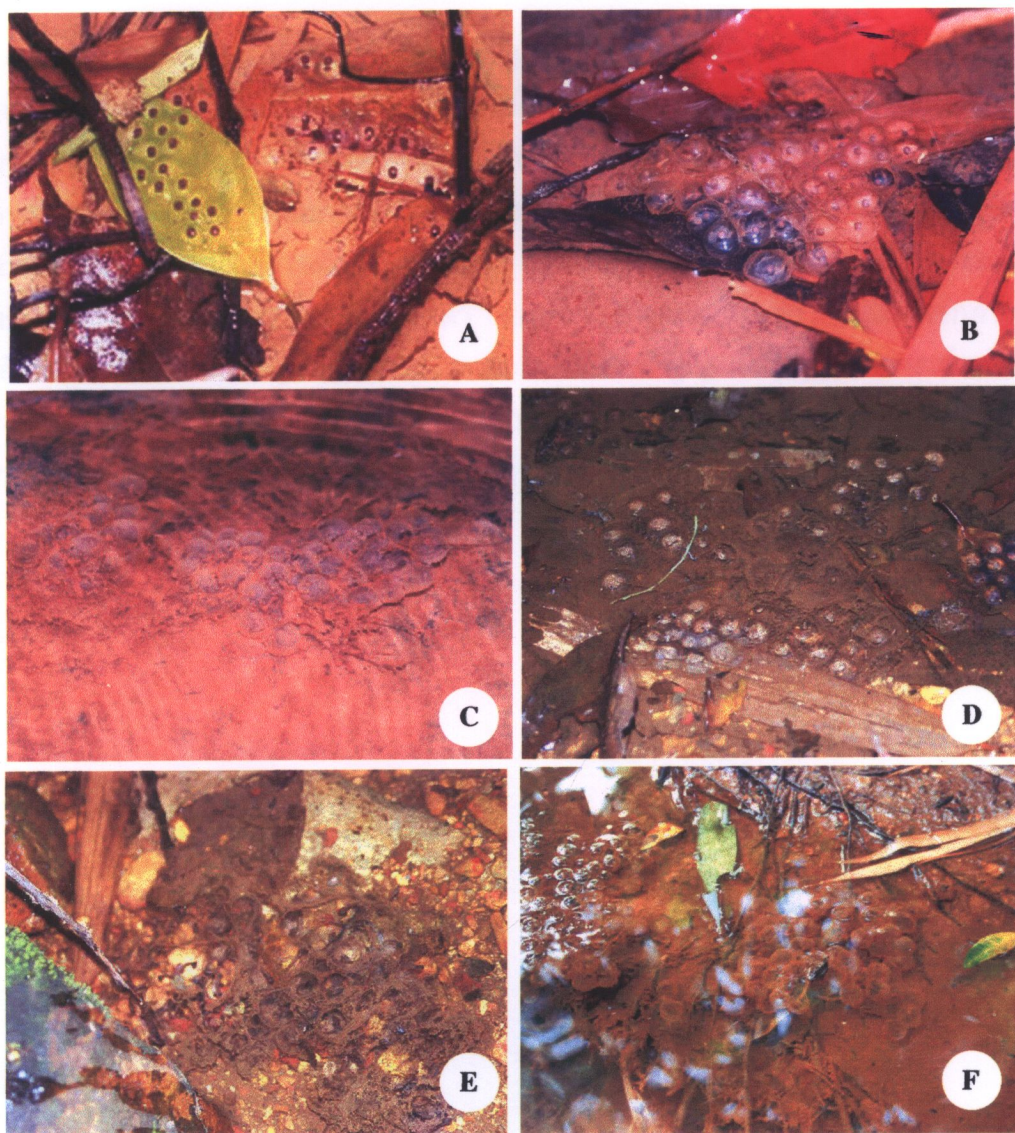
นอกจากพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิและอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่แล้ว การสำรวจเพิ่มเติมได้พบการแพร่กระจายของลูกอ๊อดในพื้นที่ดังนี้ น้ำตกแม่สา น้ำตกงิ้วบัวตอง น้ำพุเจ็ดสี จังหวัดเชียงใหม่, เขตรักษาพันธุ์สัตว์ป่าห้วยศาลา อำเภอภูสิงห์ จังหวัดศรีสะเกษ และห้วยแม่ใจ อำเภอเวียงป่าเป้า จังหวัดเชียงราย



ภาพที่ 2 สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ของทั้งระยะตัวเต็มวัยและลูกอีตดกบห้วยชาปูน
A-C : ห้วยน้ำดิบ



ภาพที่ 3 ลักษณะแหล่งวางไข่ของกบหัวขำป๋ม
A-B : แอ่งน้ำขังข้างลำห้วย



ภาพที่ 4 ลักษณะการวางไข่ของกบหัวชาปุม

A-B : บนกองใบไม้

C-D : บนโคลน

E : บนกรวด

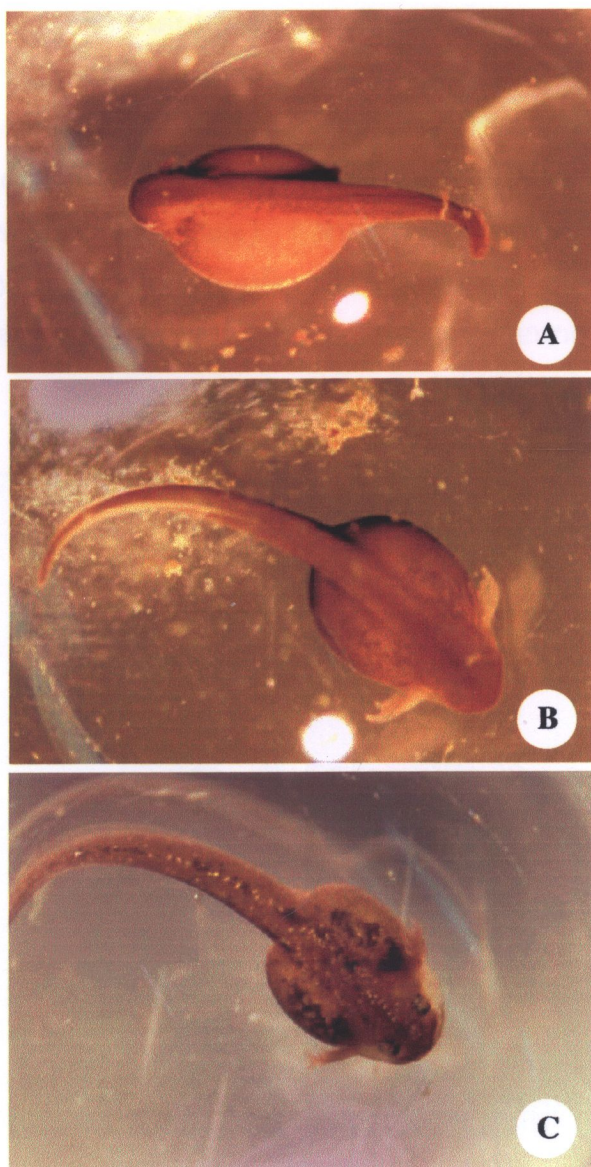
F : บนรากไม้ที่ยื่นลงมาในน้ำ

2. การเติบโตของระยะวัยอ่อนกบหัวชาปุม

2.1 การเติบโตของตัวอ่อนภายในไข่ การพัฒนาและการเจริญของตัวอ่อนช่วงที่อยู่ภายในไข่ตั้งแต่เมื่อไข่ได้รับการปฏิสนธิหรือไซโกตมีลักษณะเป็นทรงกลมขนาดเล็ก ด้านหนึ่งมีสีคล้ำหรือสีน้ำตาลเข้ม ส่วนอีกด้านหนึ่งมีสีขาว ซึ่งถูกห่อหุ้มด้วยวุ้นใสทรงกลมขนาดใหญ่ (ภาพที่ 5) ต่อมามีการพัฒนาจากลักษณะทรงกลมด้วยการยืดยาวขึ้นเป็นตัวอ่อนที่มีส่วนลำตัวและหางชัดเจน จากนั้นมีการเติบโตของเหงือก (external gill) ขึ้นมาบริเวณด้านข้างของหัวทั้งสองข้าง ตัวอ่อนระยะนี้มีสีน้ำตาลอ่อนทั้งตัว ต่อจากนั้นส่วนของหัว หาง และเหงือกภายนอกจะเติบโตมากขึ้น มีการเจริญของโครงสร้างตาขึ้นมา มีเม็ดสี (pigment) จุดสีน้ำตาลเข้มหรือสีดำกระจายเป็นกลุ่มๆ ทั่วไปทางด้านบนลำตัวและหางอย่างไม่เป็นระเบียบ ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนเติบโตอยู่ภายในไข่มีระยะเวลาประมาณ 7-9 วัน (ภาพที่ 6)



ภาพที่ 5 ลักษณะไข่ของกบหัวชาปุม



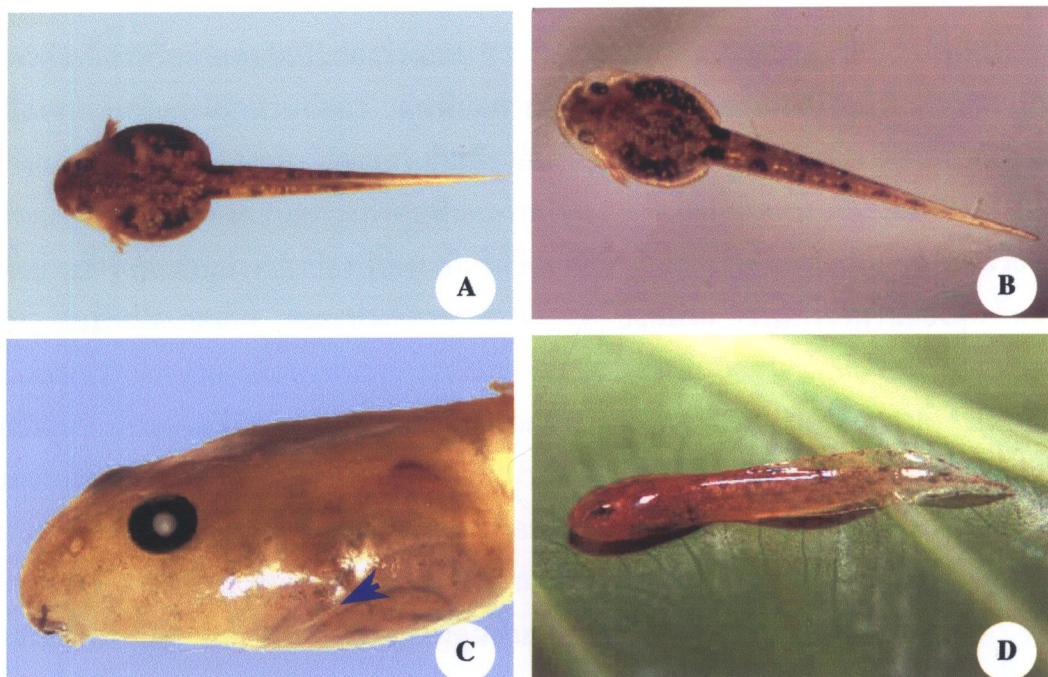
ภาพที่ 6 การเติบโตภายในไข่ของลูกอ๊อดกบหัวขำป๋ม

A : ขณะเริ่มมีการพัฒนาส่วนลำตัวและหาง

B : การเจริญของเหงือกภายนอกบริเวณด้านข้างของหัว

C : การเติบโตภายในไข่ช่วงสุดท้าย

2.2 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนออกจากไข่นี้ส่วนของรูโนสที่ห่อหุ้มตัวอ่อนจะอ่อนตัว เมื่อตัวอ่อนออกจากไข่แล้ว เหงือกภายนอกทางด้านข้างของส่วนหัวจะเติบโตมากขึ้นและมีการเติบโตสูงมากในวันแรกภายหลังที่ออกจากไข่ มีขนาดยาวมากอยู่สองข้างของลำตัว จากนั้นเหงือกภายนอกเริ่มลดขนาดลง การลดขนาดของเหงือกเริ่มจากทางด้านขวาของตัวก่อน ใช้ระยะเวลาประมาณ 2-3 วันหลังจากออกจากไข่ (ภาพที่ 7:A-B) ต่อมาเหงือกทางด้านซ้ายของตัวจึงลดขนาดลักษณะเดียวกัน พร้อมกับการเติบโตของแผ่นปิดเหงือก (operculum) จนเหงือกทั้งหมดเข้าไปอยู่ภายในห้องเหงือก (peribranchial cavity) และปรากฏช่องเปิดห้องเหงือก (spiracle or gill cleft) มีลักษณะเป็นท่อนสั้น ๆ อยู่ทางข้างซ้ายของส่วนหัว ใช้ระยะเวลา 4-5 วันหลังจากออกจากไข่ (ภาพที่ 7 : C-D)



ภาพที่ 7 การเติบโตหลังออกจากไข่ของลูกอ๊อดกบหัวขาป้อม

A : เหงือกภายนอกเติบโตสูงที่สุด

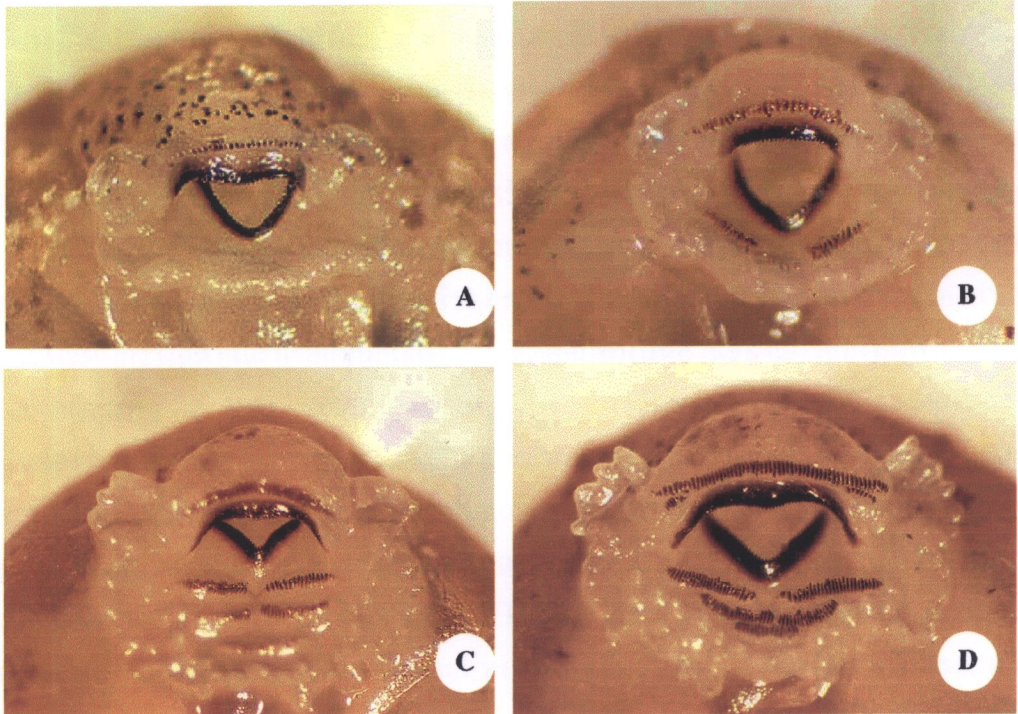
B : เหงือกภายนอกลดรูปเหลือด้านซ้ายข้างเดียว

C : ช่องเปิดห้องเหงือก (spiracle)

D : ลูกอ๊อดที่ตุ่มขาหลังยังไม่เจริญ

ช่วงแรกที่ตัวอ่อนออกจากไข่มีเพียงช่องเปิดของปากขนาดเล็ก ๆ ไม่มีโครงสร้างใดๆ ภายในปาก เมื่อตัวอ่อนมีเหงือกเหลือข้างเดียวทางด้านซ้ายของตัวโครงสร้างปากเริ่มมีแผ่นหนังรอบช่องปาก (papillae) ยื่นออกมา ต่อมาจึงมีการเจริญของจะงอยปาก (beak) เป็นเส้นสีดำบาง ๆ ทางด้านล่างของช่องปากก่อน แล้วจึงมีการเจริญทางด้านบนของช่องปาก เมื่อตัวอ่อนเติบโตถึงระยะที่เหงือกทั้งสองข้างอยู่ในท้องเหงือกและมีแผ่นปิดเหงือกโดยสมบูรณ์แล้ว ภายในช่องปากจึงเริ่มมีการเจริญของตุ่มฟัน (denticle) เรียงตัวเป็นแถว โดยตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากจะเติบโตเป็นแถวแรก มีลักษณะเป็นแถวยาวต่อเนื่อง แต่มีจำนวนตุ่มฟันน้อยระยะนี้ทางด้านล่างของช่องปากยังไม่มีมีการเจริญของตุ่มฟัน แต่มีลักษณะเป็นสันนูนและยาวเติบโตขึ้นมา 2 หรือ 3 แถว จะงอยปากมีความกว้างมากขึ้น แผ่นหนังรอบเริ่มปรากฏรอยหยักและการเติบโตของตุ่มบนแผ่นหนัง จากนั้นตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากมีจำนวนตุ่มฟันในแถวมากขึ้นและตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากเติบโตขึ้นมา โดยตุ่มฟันแถวบนสุดอาจเป็นแถวยาวต่อเนื่องหรือขาดตอนเป็นช่องว่างแคบ ๆ บริเวณตรงกลางแถวของตุ่มฟัน (ยังเห็นไม่ชัดเจนเนื่องจากตุ่มฟันยังมีจำนวนน้อย) ตุ่มฟันแถวถัดลงมาเป็นแถวยาวต่อเนื่องหรือขาดตอนเป็นช่องว่างแคบ ๆ บริเวณตรงกลางของแถวเช่นเดียวกัน แต่ตุ่มฟันแถวล่างสุดยาวต่อเนื่องกันและยาวประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวของตุ่มฟันแถวบนสุด ระยะนี้ตุ่มหนึ่งบนแผ่นหนังรอบช่องปากทั้งด้านข้างและด้านล่างของช่องปากจะเห็นได้ชัดเจนขึ้น ระหว่างที่มีการเติบโตของแถวของตุ่มฟัน ตุ่มฟันมีขนาดเล็ก ระยะห่างของตุ่มฟันแต่ละตุ่มยังมีมาก รวมทั้งจำนวนของตุ่มฟันยังขึ้นไม่เต็มแถว จากการศึกษาพบว่า การเจริญของแถวของตุ่มฟันมีความผันแปร เพราะพบว่าบางครั้งตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากเจริญขึ้นมาก่อนตุ่มฟันทางด้านบนของช่องปาก โดยตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านล่างของช่องปากเจริญขึ้นมาก่อนจึงมีการเจริญของตุ่มฟันที่อยู่ด้านบนช่องปาก ต่อจากนั้นจึงมีการเจริญของตุ่มฟันแถวที่อยู่ถัดลงมาของตุ่มฟันที่อยู่ทางด้านล่างของช่องปาก และบางครั้งพบว่าตุ่มฟันแถวบนสุดและแถวถัดลงมาหรือทั้งสามแถวที่อยู่ทางด้านล่างช่องปากเจริญขึ้นมาก่อน แล้วจึงมีการเจริญของตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ทางด้านบนของช่องปาก ตุ่มฟันแถวที่อยู่ถัดลงมาจากแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากซึ่งเป็นแถวขาดตอนจะเจริญขึ้นมาเป็นแถวสุดท้าย (ภาพที่ 8) ขณะที่ตุ่มฟันแถวอื่นๆ มีการเติบโตมากขึ้น แผ่นหนังรอบปากยืดยาวและตุ่มบนแผ่นหนังยาวมากขึ้น จะงอยปากเติบโตเป็นแผ่นกว้างและมีสีดำมากขึ้นและมีรอยหยักที่จะงอยปาก การเติบโตของตุ่มฟันจนครบทุกแถวใช้ระยะเวลา 9-11 วันหลังจากที่ตัวอ่อนออกจากไข่ แต่ส่วนประกอบอื่นๆ ของโครงสร้างปาก ได้แก่ จะงอยปาก ลักษณะแถวฟัน และลักษณะแผ่นหนังรอบปากยังเติบโตไม่เต็มที่ ต่อมาเมื่อตัวอ่อนเติบโตมากขึ้น มีขนาดตัวใหญ่และยาวขึ้น โครงสร้างต่างๆ ของปากได้มีการพัฒนาด้วยการมีขนาดใหญ่ขึ้นและเพิ่มความสมบูรณ์มากขึ้น โดยจะงอยปากเป็นแผ่นกว้างขึ้น ตุ่มฟันทุกแถวมีจำนวนตุ่มฟันและความยาวของตุ่มฟันมากขึ้น และแผ่นหนังรอบปากทั้งด้านข้างและด้านล่างของปากมีรอยหยักและมีตุ่มยืดยาวขึ้น โครงสร้างของปากมีความสมบูรณ์สูงสุดหรือมีการเติบโตสูงสุดเมื่อตัวอ่อนเริ่มมีตุ่มขา

หลัง (limb bud) เจริญขึ้นมาเล็กน้อย ตุ่มขาหลังมีลักษณะเป็นตุ่มเนื้อยื่นออกมาทางด้านข้างของ
โคนหางด้านล่างลำตัว



ภาพที่ 8 โครงสร้างปากของลูกอ๊อดกบห้วยขาป๋มที่ตุ่มขาหลังยังไม่เจริญ

A : ฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากเติบโตเป็นแถวแรก

B : ฟันแถวบนสุดทางด้านล่างของช่องปากเติบโตเป็นแถวที่สอง

C : ตุ่มฟันแถวถัดลงมาจากแถวบนสุดทางด้านล่างของช่องปากเติบโตขึ้นมาเป็นลำดับ

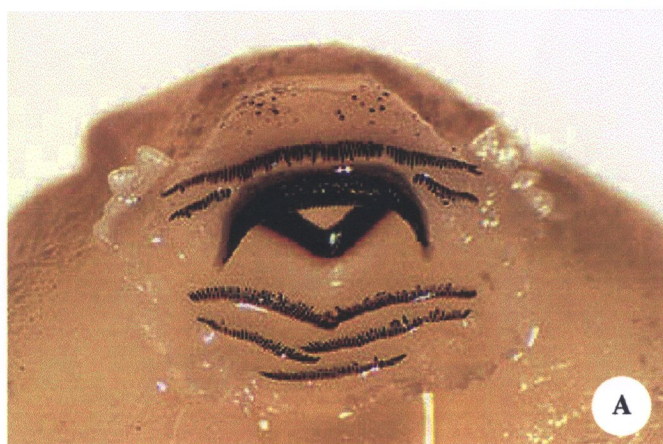
D : ตุ่มฟันแถวถัดจากแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากเติบโตเป็นแถวสุดท้าย

ลักษณะรูปร่างตัวอ่อน (ลูกอ๊อด) กบห้วยขาปุมในช่วงที่มีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา (ภาพที่ 9) คือ ด้านบนลำตัวสีน้ำตาลอ่อนแต่บางครั้งมีจุดหรือขีดเล็กๆ สีดำกระจายทั่วไป ด้านล่างลำตัวสีจางกว่าและไม่มีจุดใดๆ กระจาย ลำตัวยาวประมาณ $1\frac{1}{2}$ เท่าของความกว้างลำตัว ส่วนปลายของหัวมนและมีลักษณะลาดต่ำลงทางด้านล่าง รูมูกอยู่กึ่งกลางระหว่างส่วนปลายของหัวกับตา ตาอยู่ด้านบนของหัวถัดจากรูมูก ช่องเปิดท้องเหงือก (spiracle) มีลักษณะเป็นท่อสั้นทอดไปทางด้านหลังของลำตัวมีตำแหน่งอยู่ทางด้านซ้ายบริเวณกึ่งกลางลำตัว หางยาวประมาณ 2 เท่าของความยาวลำตัวและหัวรวมกัน ส่วนครีบหางเริ่มตั้งแต่โคนหางและมีความกว้างน้อยกว่าหาง ส่วนปลายของหางค่อนข้างแหลม หางและครีบหางมีจุดสีดำกระจายไม่เป็นระเบียบ แต่ส่วนบนของหางมีจุดสีดำรวมกลุ่มเป็นแถบกระจายเป็นระยะห่างเท่าๆ กันตั้งแต่โคนหางถึงปลายหาง ทวาร (anus) เป็นท่อและมีช่องเปิดออกทางขวาของโคนครีบหาง ปากมีขนาดเล็กอยู่ทางด้านล่างเกือบปลายสุดของหัว ช่องปากค่อนข้างเล็ก จะงอยปากอยู่ตรงส่วนต้นสุดของช่องปากมีลักษณะเป็นแผ่นกว้างสีดำและมีรอยหยักเล็กๆ ถัดออกมาเป็นส่วนของแถวของตุ่มพินด้านบนของช่องปากมีตุ่มพิน 2 แถว แถวบนสุดยาวต่อเนื่อง แถวถัดลงมาขาดตอนที่มีจะงอยปากคั่นกลางเป็นช่องว่าง ด้านล่างของช่องปากมีตุ่มพิน 3 แถวและทุกแถวยาวต่อเนื่อง หรือตุ่มพินแถวบนสุดขาดตอนเป็นช่องว่างแคบมาก หรือตุ่มพินแถวบนสุดและแถวถัดลงมาขาดตอนเป็นช่องว่างแคบๆ ตุ่มพินแถวล่างสุดยาวประมาณครึ่งหนึ่งของพินแถวบนสุด จากลักษณะและจำนวนแถวของตุ่มพินเขียนสูตรโครงสร้างพินได้ คือ $I:1+1/III$ หรือ $I:1+1/1+1:II$ หรือ $I:1+1/2+2:I$ แผ่นหนังรอบปากสั้นและมีเฉพาะด้านข้างและด้านล่างของช่องปาก ขอบแผ่นหนังมีรอยหยักโดยเฉพาะบริเวณตรงกลางทางด้านข้างเป็นรอยหยักลึก และมีตุ่มหนังค่อนข้างใหญ่และสันริ้วเป็นแถวไม่ขาดตอนรอบแผ่นหนังรอบปากทางด้านข้าง 1 แถวและทางด้านล่างของช่องปาก 1-2 แถว ด้านบนของช่องปากมีลักษณะโค้งและไม่มีแผ่นหนังรอบปาก (ภาพที่ 10)

ตัวอ่อนที่ออกจากไข่ยังไม่มีลำไส้เจริญขึ้นมา ภายในช่องท้องมีไข่แดง (yolk) เมื่อตัวอ่อนเติบโตถึงช่วงที่มีเหงือกเหลือข้างเดียวทางด้านซ้ายของตัวจึงมีลำไส้เจริญเป็นวง ขณะเดียวกันเริ่มมีการเจริญของท่อและช่องเปิดทวาร เมื่อเหงือกทั้งสองข้างของตัวอ่อนอยู่ในท้องเหงือกและมีแผ่นปิดเหงือกอย่างสมบูรณ์ และเริ่มมีการเจริญของพินแถวแรกจะมีการเติบโตของลำไส้ขดเรียงเป็นวงในระนาบเดียวกัน จำนวน 1-2 วง เมื่อพินทางด้านล่างของช่องปากเติบโตครบทั้ง 3 แถว ลำไส้มีจำนวนเพิ่มขึ้นเป็น 3-4 วง และเมื่อมีพินครบทุกแถวลำไส้เพิ่มจำนวนเป็น 4-5 วง การเติบโตของลำไส้นอกจากขดเรียงเป็นวงในระนาบเดียวในระยะแรกของการเติบโตแล้วต่อมายังมีการเติบโตเพิ่มขึ้นซ้อนกันด้วย จนกระทั่งตัวอ่อนมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา ลำไส้มีจำนวนวงมากที่สุด คือ 6-7 วง การนับจำนวนวงลำไส้เริ่มจากวงที่อยู่จุดศูนย์กลางออกมาถึงวงที่อยู่ติดกับโคนหาง (ภาพที่ 11)



ภาพที่ 9 ลักษณะลูกออดกบหัวชาปุ่นที่มีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา



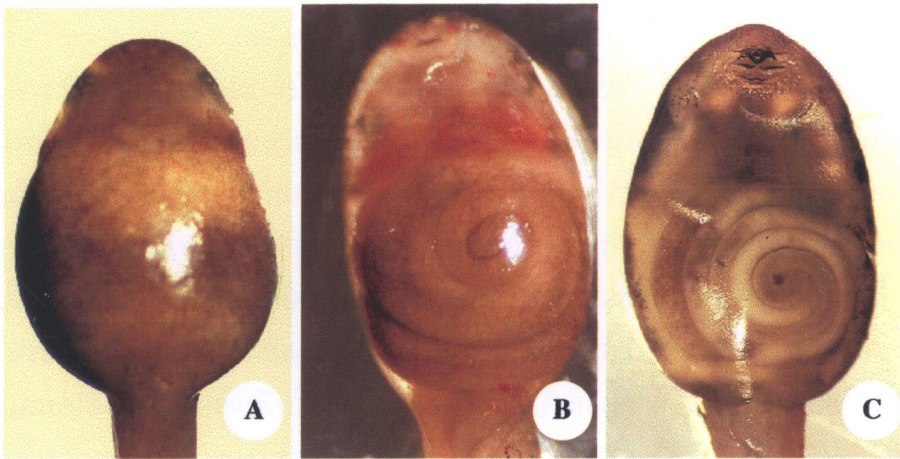
ภาพที่ 10 โครงสร้างปากของลูกออดกบหัวชาปุ่นที่เติบโตสูงสุด

A : สูตรโครงสร้างฟัน คือ $I:1+1/2+2:I$

B : สูตรโครงสร้างฟัน คือ $I:1+1/1+1:II$

อย่างไรก็ตามจากการศึกษาพบว่ามีความผันแปรเกิดขึ้นในความสัมพันธ์ของการเติบโตระหว่างการเจริญของโครงสร้างปากและการเจริญของวงลำไส้คือ บางครั้งมีเพียงการเจริญของแผ่นหนังรอบปากหรือแผ่นหนังรอบปากกับจะงอยปาก แต่มีการเจริญของวงลำไส้เกิดขึ้นแล้ว

ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนเติบโตตั้งแต่เหงือกทั้งสองข้างอยู่ภายในท้องเหงือกและมีแผ่นปิดเหงือกอย่างสมบูรณ์จนกระทั่งมีการเจริญของตุ่มขาหลังใช้ระยะเวลา 20-30 วัน

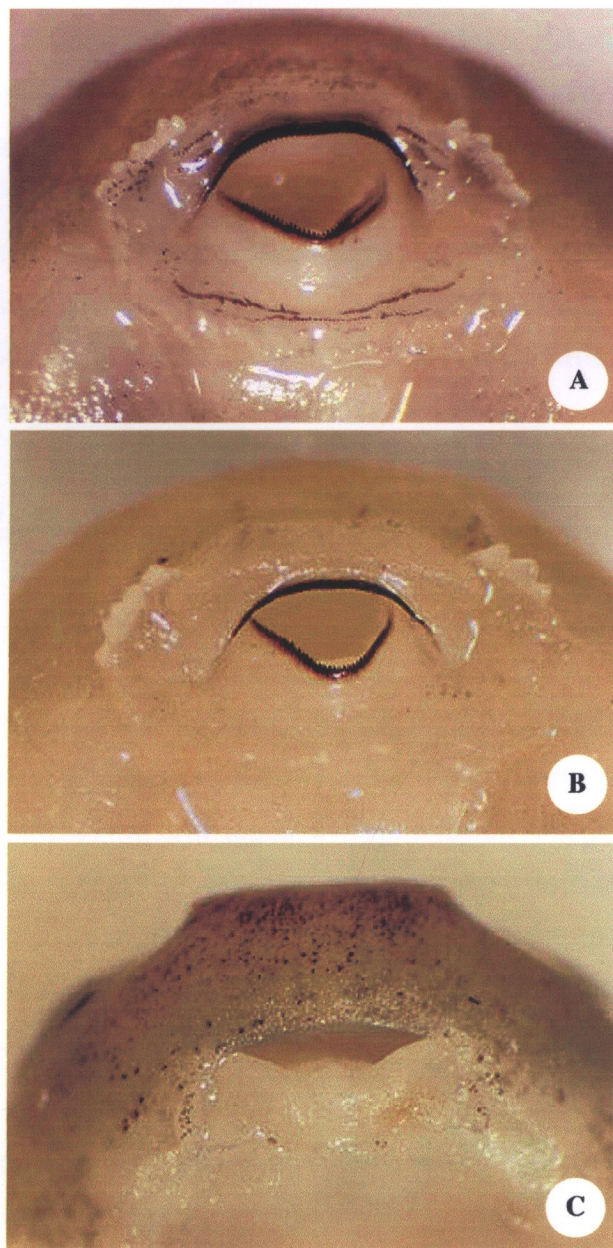


ภาพที่ 11 การเจริญของวงลำไส้ของลูกออดคบกห้วยชาปุมตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง
 A : วงลำไส้ยังไม่มีการเจริญเมื่อเพิ่งออกจากไข่
 B : วงลำไส้เริ่มเจริญ
 C : วงลำไส้เจริญสูงสุดเมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา

2.3 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่
 ตุ่มขาหลังของลูกออดคบกห้วยชาปุมเป็นตุ่มเนื้อยื่นออกมาจะค่อยๆ เติบโตเจริญไปเป็นส่วนของนิ้วตีนเล็กๆ และมีการสะสมของเม็ดสี (pigment) จากนั้นจะขยายขนาดและความยาวของขาหลังมากขึ้นจนกระทั่งเติบโตเต็มที่ คือ มีนิ้วตีน ปลายนิ้วขยายกว้างเป็นตุ่ม มีแผ่นหนังซึ่งระหว่างนิ้วอย่างสมบูรณ์ และมีแถบสีน้ำตาลเข้มพาดขวางด้านนอกของขา ในช่วงที่ขาหลังเติบโตได้ระยะหนึ่งประมาณ $\frac{2}{3}$ ของการเติบโตจะมีการเจริญของตุ่มขาหน้าขึ้นมา โดยมีลักษณะเป็นรูปร่างขนาดเล็กเจริญอยู่ภายในท้องเหงือกและมีส่วนของข้อศอกด้านส่วนผิวหนังข้างลำตัวเห็นเป็นตุ่มนูนออกมาเล็กน้อย ระยะนี้โครงสร้างภายในปากยังไม่มีเปลี่ยนแปลง แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหงือกเริ่มมีการเติบโตมากขึ้นจะเริ่มมีการเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างต่างๆ ภายในช่อง

ปากเกิดขึ้น โดยเริ่มจากแผ่นหนังรอบปาก คือ ตุ่มด้านข้างและด้านล่างมีขนาดสั้นลง ด้านบนของช่องปากที่มีลักษณะโค้ง (บริเวณตรงกลางของปาก) เริ่มยุบตัวลง ตุ่มฟันในช่วงกลางแถวของตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากลดรูปหายไป ส่วนตุ่มฟันแถวอื่นๆ มีการลดรูปของตุ่มฟันและจำนวนของตุ่มฟันน้อยลง (ภาพที่ 12-A) เมื่อตุ่มขาหน้ามีขนาดใหญ่และเติบโตเป็นนิ้วมืออยู่ในห้องเหงือก ตรงกลางของแผ่นหนังรอบปากทางด้านล่างจะสั้นลงและเว้ามากขึ้น ตุ่มบนแผ่นหนังทางด้านล่างและด้านข้างช่องปากหดสั้นลงอีก ตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากลดรูปหมด ส่วนตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากลดรูปจากตุ่มฟันแถวล่างสุดขึ้นมาตามลำดับ และตุ่มฟันแถวถัดลงมาจากตุ่มฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากเป็นตุ่มฟันแถวสุดท้ายที่ลดรูปหมดไป ช่วงที่ขาหน้าที่อยู่ในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่ จะงอยปากทั้งด้านบนและด้านล่างมีขนาดบางลง แต่ยังคงมีรอยหยัก แผ่นหนังรอบปากทั้งด้านล่างและด้านข้างหดสั้นมากขึ้น (ภาพที่ 12-B) เมื่อขาหน้าเติบโตออกมาภายนอกลำตัว จะงอยปากได้ลดรูปหมดไป คงเหลือแผ่นหนังรอบปากทางด้านล่างและด้านข้างของช่องปากขนาดสั้นๆ เท่านั้น ในระยะนี้มีโครงสร้างสำคัญที่เกี่ยวข้องกับการกินอาหารในระยะตัวเต็มวัยเจริญขึ้นมา คือ ลิ้น โดยโคนลิ้นติดอยู่กับด้านหน้าของช่องเปิดปาก แต่ยังคงมีความยาวไม่มาก (ภาพที่ 12-C) จากนั้นแผ่นหนังรอบปากได้ลดรูปหมด ความกว้างของช่องปากลดขนาดลง แต่ความยาวของช่องปากมีมากขึ้น โดยมีมุมปากอยู่ประมาณขอบด้านหน้าของลูกตา อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งโครงสร้างภายในช่องปากเริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่และตุ่มขาหน้าที่อยู่ในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่หรือมีการเติบโตของขาหน้าออกมาภายนอกลำตัวแล้ว

วงลำไส้ตั้งแต่มีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมาจนกระทั่งเริ่มมีการเจริญของตุ่มขาหน้า ซึ่งเป็นระยะที่ไม่มีการเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างภายในช่องปาก จำนวนวงลำไส้ก็ไม่เปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกัน แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ในห้องเหงือกเริ่มมีการเติบโตมากขึ้น ลำไส้เริ่มมีการลดขนาดและจำนวนวงเหลือ 5-6 วง (ภาพที่ 13-A) การลดรูปลำไส้เกิดขึ้นอย่างไม่เป็นระเบียบและไม่เป็นลำดับที่แน่นอน เริ่มมีการลดรูปของท่อและช่องเปิดทวาร เมื่อขาหน้าที่อยู่ในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่ลำไส้จะมีจำนวน 4 วงและเหลือเพียง 3 วง เมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่และออกมาภายนอกลำตัว (ภาพที่ 13-B) ช่องเปิดทวารลดรูปจากท่อยาวเป็นรูเปิดที่ด้านล่างของโคนหาง อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งจำนวนวงลำไส้เริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่และตุ่มขาหน้าที่อยู่ในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่หรือมีการเติบโตออกมาภายนอกลำตัวแล้วเช่นเดียวกับการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างภายในช่องปาก



ภาพที่ 12 โครงสร้างปากของลูกอีอดกบหัวขำปุ่นที่มีการเจริญของขาหน้า

A : โครงสร้างปากเมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น

B : โครงสร้างปากเมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่

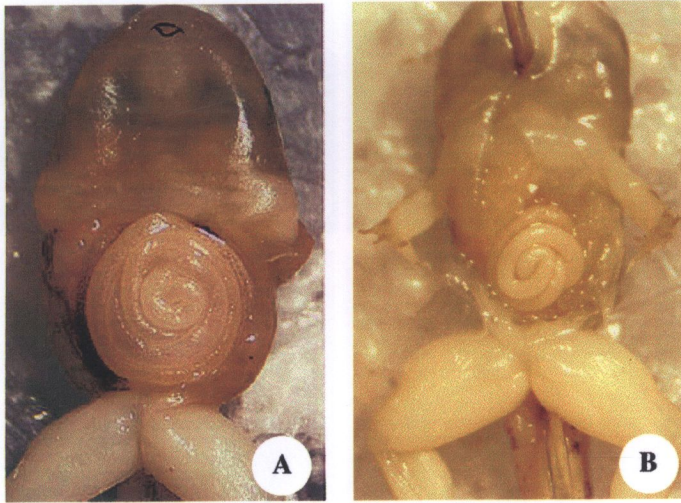
C : โครงสร้างปากเมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัว

เมื่อขาหน้าเติบโตออกมาภายนอกลำตัว ผิวหนังของท้องเหี่ยวบริเวณขาหน้าข้างขวามีลักษณะบางลงและขาตอตรงตำแหน่งที่ขาหน้าข้างขวาออกมา ส่วนขาหน้าข้างซ้ายจะหลุดออกมามองลำตัวโดยตำแหน่งช่องเปิดท้องเหี่ยว (ภาพที่ 14) โดยพบว่าขาหน้าข้างขวาออกมาก่อนทำให้ตำแหน่งช่องเปิดท้องเหี่ยวเปลี่ยนจากท่อเปิดทางด้านซ้ายของลำตัวมาเป็นช่องเปิดที่อยู่รอบโคนขาหน้าทั้งสองข้าง และเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่จะเริ่มปรากฏสันขึ้นบริเวณrugose ขอบบนของลูกตากลูสูงขึ้น เริ่มมีการเจริญของเปลือกตา (eyelid) แต่ยังไม่สามารถขยับเปลือกตาได้ ผิวหนังลำตัวเริ่มมีลักษณะเปลี่ยนแปลง โดยผิวหนังด้านหลังหนาขึ้นและมีการเจริญของมดกลำเนื้อที่ด้านหลังทำให้ไม่เห็นวงลำไส้จากภายนอกลำตัว นอกจากนั้นมีลักษณะเฉพาะของกบห้วยขาปุมอีกประการเจริญขึ้นมาคือ เส้นหรือแถบสีดำพาดระหว่างตา

ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมาจนกระทั่งขาหน้าเติบโตเต็มที่ใช้ระยะเวลาประมาณ 15- 22 วัน (ภาพที่ 15)

2.4 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่มีการลดรูปของหางสมบูรณ์ เมื่อมีการลดรูปของหาง ห่องเหี่ยวที่อยู่โดยรอบโคนขาหน้าทั้งสองข้างเริ่มลดความยาวของช่องเปิด โดยเริ่มจากด้านหลังของลำตัวก่อนและปิดอย่างสมบูรณ์เมื่อการลดรูปของหางเกือบที่จะสมบูรณ์ คือ เหลือเป็นดิ่งสีดำสั้นๆ หรือเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์ ซึ่งสัมพันธ์กับการลดรูปของเหงือกภายในห่องเหี่ยวที่ลดรูปหมดไปเช่นเดียวกันเมื่อห่องเหี่ยวปิด ขณะเดียวกันrugoseเริ่มเปิดเมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวของหางหรือเมื่อเหลือเป็นดิ่งสีดำสั้นๆ ซึ่งเป็นการเปลี่ยนอวัยวะที่ใช้แลกเปลี่ยนก๊าซจากเหงือกมาเป็นปอดและผิวหนังแทน

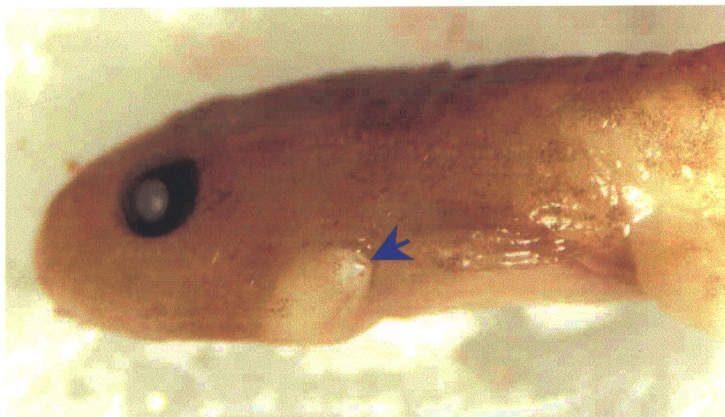
การเจริญของปากเป็นการพัฒนาปากให้มีความสมบูรณ์มากขึ้นเพื่อใช้กินอาหารในระยะตัวเต็มวัย เมื่อลูกอ๊อดมีการลดรูปของหางเล็กน้อยและส่วนปลายของหางเริ่มมีสีดำชั้นมุมปากจะยืดยาวมาถึงกึ่งกลางของลูกตา เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางมุมปากจะยืดยาวมาถึงขอบล่างของลูกตา และเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์มุมปากจะยืดยาวมาถึงประมาณกึ่งกลางระหว่างขอบลูกตาด้านหลังกับต้นขาหน้า ส่วนการพัฒนาของลิ้นภายในช่องปากเป็นการเพิ่มขนาดความยาวให้มากขึ้น (ภาพที่ 16)



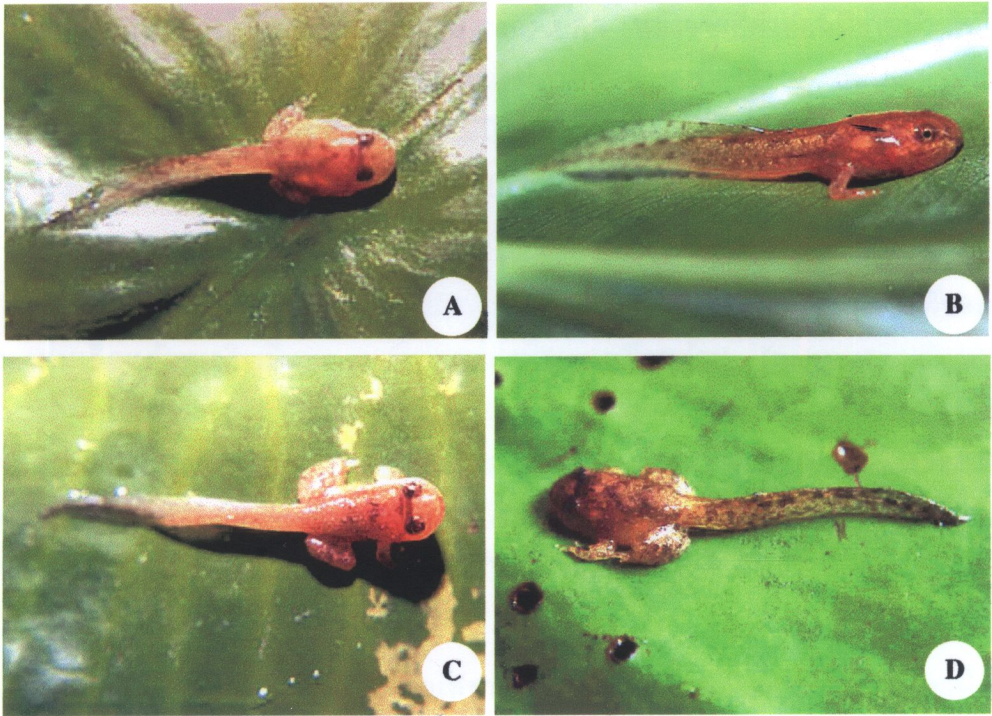
ภาพที่ 13 การเจริญของวงลำไส้ของลูกออดกบหัวขาป้อมตั้งแต่ตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น จนถึงขาหน้าออกมานอกลำตัว

A : วงลำไส้เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น

B : วงลำไส้เมื่อขาหน้าออกมานอกลำตัว



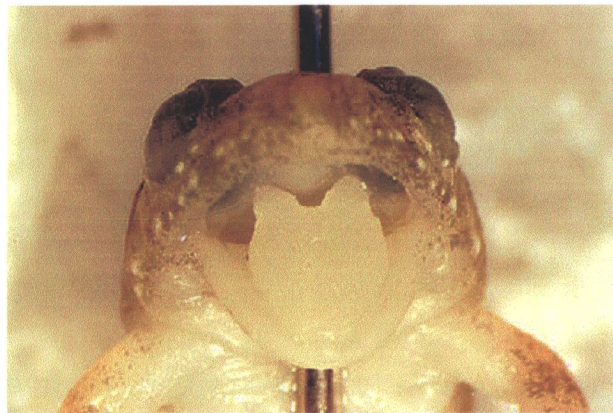
ภาพที่ 14 ขาหน้าข้างซ้ายของลูกออดกบหัวขาป้อมหลุดออกมานอกลำตัวที่ช่องเปิดท้องเหงือก



ภาพที่ 15 การเติบโตของลูกอ๊อดกบหัวชาปุมตั้งแต่ชาหลังเติบโตเต็มที่จนถึง
ชาหน้าเติบโตเต็มที่

A-B : การเติบโตในช่วงที่ชาหลังเติบโตเต็มที่

C-D : การเติบโตในช่วงที่ชาหน้าเติบโตเต็มที่

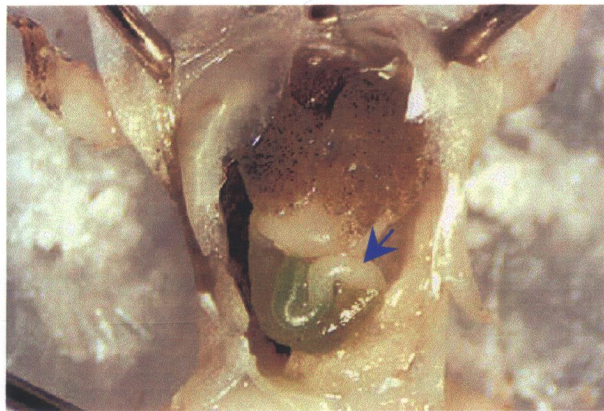


ภาพที่ 16 โครงสร้างปากของลูกอ๊อดกบหัวชาปุมเมื่อทางลดรูปอย่างสมบูรณ์

ส่วนของลำไส้มีการลดจำนวนของวงลงไปอีก หลังจากที่ว่าอ่อนมีขาหน้าเติบโตเต็มที่ โดยเมื่อมีการลดรูปของหางเพียงเล็กน้อยจะมีวงลำไส้จำนวน $1-\frac{1}{2}$ วง แต่เมื่อหางมีการลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางลำไส้ไม่มีการหดเป็นวงแต่มีลักษณะโค้งและยังคงหดสั้นลงอีกและจะสิ้นสุดเมื่อหางลดรูปหมดไป (ภาพที่ 17)

เมื่อมีการลดรูปของหางประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางจะเริ่มมีรอยพับของหนังเหนือแผ่นเยื่อแก้วหูเจริญขึ้นมา แต่ไม่มีการเจริญของเยื่อแก้วหู (tympanic membrane) บริเวณรูจมูกมีลักษณะเป็นสันและส่วนขอบบนของลูกตาสูงมากขึ้น เส้นหรือแถบสีดำที่พาดระหว่างตามีขอบสีเหลืองชัดเจน เปลือกตาเริ่มขยับได้ เมื่อหางลดรูปเหลือเพียงดั่งสีดำสั้นๆ รอยพับของหนังเหนือแผ่นเยื่อแก้วหูจะชัดเจน ผิวหนังลำตัวหนามากขึ้นและมีตุ่มหรือสันเล็กๆ สีน้ำตาลเข้มกระจายทั่วไปทางด้านบนลำตัวและด้านนอกของขา

ช่วงเวลาที่ลูกออดเติบโตตั้งแต่ขาหน้าเจริญเต็มที่จนถึงลดรูปของหางหมดไปอย่างสมบูรณ์ ใช้ระยะเวลา 7-12 วัน เพราะฉะนั้นการเติบโตของวัยอ่อนกบห้วยขาป๋มในห้องปฏิบัติการตั้งแต่ไข่รับการปฏิสนธิจนเมื่อเปลี่ยนรูปร่างเป็นกบวัยอ่อนอย่างสมบูรณ์ใช้ระยะเวลา 53-78 วัน (ภาพที่ 18)



ภาพที่ 17 การเจริญของลำไส้ของลูกออดกบห้วยขาป๋มเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์



ภาพที่ 18 การเติบโตของลูกอ๊อดในช่วงทางลดรูปจนถึงระยะตัวเต็มวัยของกบหัวขำป๋ม

A : ลูกอ๊อดในช่วงทางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหาง

B : ลูกอ๊อดในช่วงทางลดรูปเหลือเป็นตั่งสีดำสั้น ๆ

C : ระยะตัวเต็มวัย

เขียดอ่อง (Common brown frog, *Rana nigrovittata*)

1. นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์

การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของเขียดอ่อง (Common brown frog, *Rana nigrovittata*) คาดว่าแหล่งที่อยู่อาศัยของทั้งระยะตัวเต็มวัยและระยะวัยอ่อน (ลูกอ๊อด) เป็นสถานที่เดียวกับที่ใช้เป็นแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ซึ่งเป็นระบบน้ำไหล ซึ่งในพื้นที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ จ.นครนายก และ จ.ปราจีนบุรี พบระยะลูกอ๊อดและการวางไข่ โดยสภาพนิเวศวิทยาของพื้นที่มีลักษณะที่หลากหลาย เป็นลำห้วยหรือลำธารที่มีกระแสน้ำค่อนข้างแรง บางส่วนเป็นลานหินเปิดโล่งและมีแอ่งหินที่มีน้ำขัง บางส่วนเป็นลำธารค่อนข้างกว้างและมีระดับน้ำค่อนข้างลึก บางส่วนเป็นน้ำตกทั้งต่ำและสูง บางส่วนเป็นลำห้วยค่อยข้างเล็กที่มีพื้นที่น้ำเป็นกรวดหินหรือโคลนที่มีใบไม้ทับถม ส่วนในพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ จ.กาญจนบุรี พบเฉพาะระยะตัวเต็มวัย โดยสภาพนิเวศวิทยาของพื้นที่มีลักษณะลำห้วยในป่าบนภูเขาที่มีระดับความสูงเหนือจากระดับน้ำทะเลตั้งแต่ 700 เมตรจากระดับน้ำทะเลปานกลางขึ้นไป เป็นลำห้วยค่อนข้างเล็ก นอกจากบางช่วงที่ขยายกว้างขึ้นและมีความลึกของพื้นที่น้ำไม่มาก แต่ช่วงที่ลำห้วยขยายตัวกว้างเป็นแอ่งน้ำจะมีความลึกของพื้นที่น้ำมากขึ้น บางช่วงมีแอ่งหินที่มีน้ำขัง กระแสน้ำในลำห้วยบางช่วงไหลเอื่อยๆ บางช่วงไหลเร็ว และบางช่วงกระแสน้ำเกือบหยุด สองข้างของลำห้วยมีต้นไม้ใหญ่และเล็กขึ้นปกคลุมค่อนข้างหนาแน่น

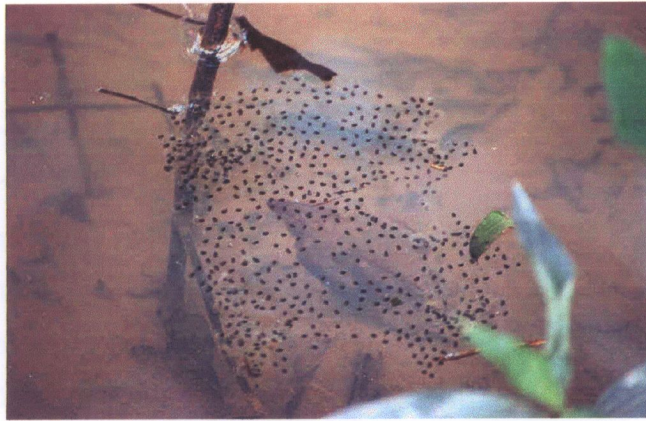
พื้นที่ที่เขียดอ่องใช้ในการผสมพันธุ์วางไข่ (spawning microhabitat) มีลักษณะแตกต่างไปจากแหล่งที่ใช้อาศัยโดยทั่วไปอย่างมาก คือ เป็นบริเวณที่มีกระแสน้ำนิ่งมาก โดยในพื้นที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่พบการวางไข่ในบริเวณน้ำตกกองแก้ว น้ำตกเหวนรกและน้ำตกเหวสุวัต ซึ่งเป็นบริเวณที่มีลักษณะเป็นแอ่งหินที่มีน้ำขังบริเวณใกล้น้ำตกหรือเป็นแอ่งหินจำนวนมากกระจายอยู่บริเวณลานหิน มีโคลน ตะกอน หรือใบไม้ทับถมอยู่ที่พื้นที่น้ำและมีระดับความลึกของน้ำค่อนข้างมาก สภาพของน้ำค่อนข้างดี (ใสและไม่มียุงลื่นเน่าเหม็น) จนถึงมีลักษณะขุ่นและเน่าเหม็น (ภาพที่ 19) รวมทั้งในแอ่งหินนั้นมีลูกน้ำยุงจำนวนมาก และที่ห้วยแม่ใจ อ. เวียงป่าเป้า จ. เชียงราย พบการวางไข่ในลำห้วยโดยเป็นส่วนของคูลำห้วยที่แยกจากลำห้วยหลัก ส่วนพื้นที่น้ำเป็นโคลนละเอียดและมีระดับความลึกของน้ำค่อนข้างมาก จากการศึกษพบการวางไข่และระยะลูกอ๊อดในช่วงเดือนเมษายน 2542 ซึ่งในช่วงก่อนหน้าและช่วงนี้มีฝนตกอย่างต่อเนื่อง แต่เมื่อฝนขาดช่วงจะไม่พบทั้งการวางไข่และระยะลูกอ๊อด ในขณะที่ห้วยแม่ใจพบการวางไข่ในช่วงเดือนพฤศจิกายน 2542 อาจกล่าวได้ว่าเขียดอ่องมีการผสมพันธุ์วางไข่ในช่วงที่มีฝนตกทำให้น้ำขังในแอ่งหินและรวมทั้งความชื้นในอากาศสูงขึ้นซึ่งอาจเป็นปัจจัยเหมาะสมที่

กระตุ้นให้มีการผสมพันธุ์วางไข่ของเขียดอ่อง โดยพบไข่ถูกวางเป็นแพเรียงตัวชั้นเดียวรูปร่างไม่แน่นอนลอยอยู่บริเวณผิวน้ำ วางไข่จำนวนมากแต่ทั้งนี้ก็ขึ้นอยู่กับขนาดของแหล่งวางไข่ด้วย มี วุ้นใสและกลมหุ้มไว้ขนาดประมาณ 1 เท่าของไข่โกต (ภาพที่ 20) ส่วนลูกอ๊อดพบบริเวณพื้นที่ตื้นน้ำหรือตามโขดหิน นอกจากนั้นยังพบระยะลูกอ๊อดในโอ่งน้ำข้างร้านอาหารที่ตั้งอยู่ใกล้ลำห้วย บริเวณใกล้กับอุทยานทับลาน แสดงว่าเขียดอ่องสามารถปรับตัวเพื่อการวางไข่นอกแหล่งอาศัย แต่แหล่งน้ำต้องมีสภาพเหมาะสมตรงความต้องการต่อการวางไข่

นอกจากที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่แล้ว การสำรวจเพิ่มเติมได้พบการแพร่กระจายของระยะลูกอ๊อดในพื้นที่ดังนี้ น้ำตกช้างเซ กิ่งอำเภอดิษณภู จังหวัดจันทบุรี, ห้วยสะตอ อำเภอบ่อไร่ จังหวัดตราด, อำเภอชาติ จังหวัดปราจีนบุรี, สะแกราษ อำเภอวังน้ำเขียว จังหวัดนครราชสีมา และห้วยแม่ใจ อำเภอเวียงป่าเป้า จังหวัดเชียงราย



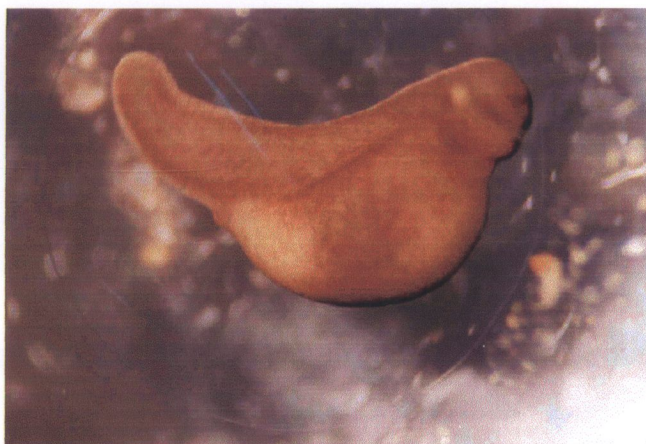
ภาพที่ 19 ลักษณะแหล่งวางไข่ของเขียดอ่อง
 A-B : แอ่งหินที่มีน้ำช่วงบริเวณน้ำตก
 C : แอ่งน้ำช่วงบนลานหิน



ภาพที่ 20 ลักษณะการวางไข่ของเขียดอ่อง

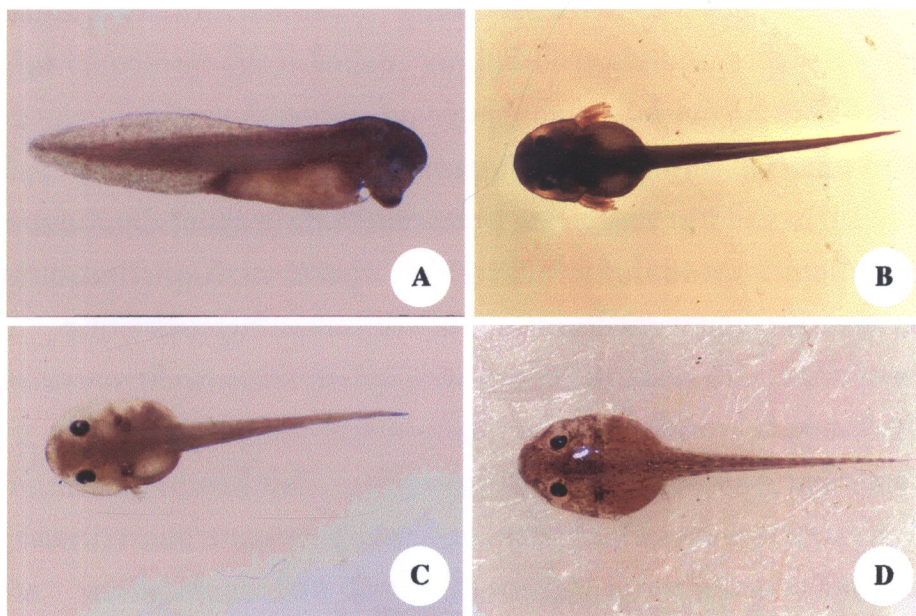
2. การเติบโตของระยะวัยอ่อนเขียดอ่อง

2.1 การเติบโตของตัวอ่อนภายในไข่ การพัฒนาและการเจริญของตัวอ่อนช่วงที่อยู่ภายในไข่ตั้งแต่เมื่อไข่ได้รับการปฏิสนธิหรือไซโกตมีลักษณะเป็นทรงกลมขนาดเล็ก ด้านหนึ่งมีสีดำ ส่วนอีกด้านหนึ่งมีสีขาว ถูกห่อหุ้มด้วยวุ้นใสทรงกลมขนาดเล็ก ต่อมามีการพัฒนาจากลักษณะทรงกลมด้วยการยืดยาวขึ้นเป็นตัวอ่อนที่มีส่วนลำตัวและหางชัดเจน (ภาพที่ 21) จากนั้นมีการเติบโตของเหงือก (external gill) ขึ้นมาบริเวณด้านข้างของหัวทั้งสองข้าง ตัวอ่อนระยะนี้มีสีน้ำตาลอ่อนทั้งตัว ต่อจากนั้นส่วนของหัว หาง และเหงือกภายนอกจะเติบโตมากขึ้น มีเม็ดสี (pigment) จุดสีน้ำตาลเข้มหรือสีดำขนาดเล็กกระจายทั่วไปทั้งลำตัวและหางค่อนข้างมาก ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนเติบโตอยู่ภายในไข่มีระยะเวลาประมาณ 3-4 วัน



ภาพที่ 21 การเติบโตภายในไข่ของลูกออดเขียดอ่อง

2.2 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตัวขาหลัง ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนออกจากไข่นี้ส่วนของรูโนสที่ห่อหุ้มตัวอ่อนจะอ่อนตัวและจมลงสู่พื้นล่างของน้ำ เมื่อตัวอ่อนออกจากไข่ในวันแรกส่วนหัวค่อนข้างเล็ก ทางยาวมากและยาวกว่าส่วนหัวประมาณ 3 เท่าและมีไข่แดง (yolk) ขนาดค่อนข้างเล็กภายในช่องท้อง (ภาพที่ 22-A) เหนืออกภายนอกทางด้านข้างของส่วนหัวจะเติบโตมากขึ้น แต่ทางด้านขวาจะมีการเจริญมากกว่าทางด้านซ้าย ในวันที่สองของการเติบโตหลังจากออกจากไข่จะมีการเจริญของโครงสร้างตาขึ้นมา ส่วนหัวมีการเติบโตเพิ่มขนาดมากขึ้น เหนืออกภายนอกมีการเติบโตโดยยาวมากขึ้นกว่าเดิมเล็กน้อย มีเม็ดสีเป็นจุดสีดำกระจายบนพื้นสีอ่อนหรือสีทึวลำตัวมากขึ้นและมากเป็นพิเศษเห็นได้ชัดเจนในแนวกลางลำตัว (บริเวณกล่องสมอง) (ภาพที่ 22-B) จากนั้นเหนืออกภายนอกเริ่มลดขนาดลง การลดขนาดของเหนืออกเริ่มจากทางด้านขวาของตัวก่อน (ภาพที่ 22-C) ใช้ระยะเวลาประมาณ 3 วันหลังจากออกจากไข่ ต่อมาเหนืออกทางด้านซ้ายของตัวจึงลดขนาดลักษณะเดียวกัน พร้อมกับการเติบโตของแผ่นปิดเหนืออก (operculum) จนเหนืออกทั้งหมดเข้าไปอยู่ภายในห้องเหนืออก (peribranchial cavity) และปรากฏช่องเปิดห้องเหนืออก (spiracle or gill cleft) มีลักษณะเป็นท่อนสั้นๆ อยู่ทางข้างซ้ายของส่วนหัว (ภาพที่ 22-D) ใช้ระยะเวลา 4-7 วันหลังจากออกจากไข่

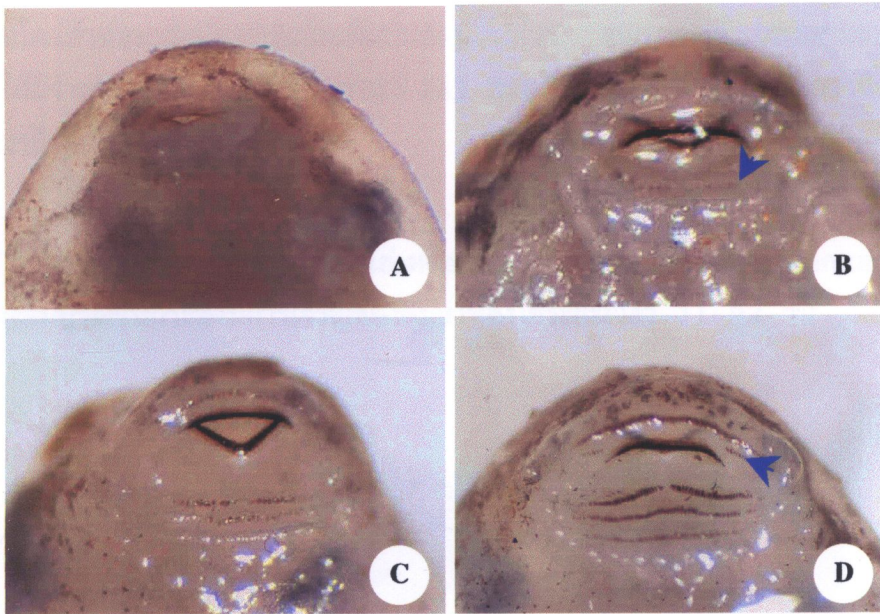


ภาพที่ 22 การเติบโตหลังจากออกจากไข่ของลูกออดเขียดอ่อง

- A : เหนืออกภายนอกเติบโตมากขึ้น
- B : เหนืออกภายนอกเติบโตสูงสุด
- C : เหนืออกภายนอกลดรูปเหลือด้านซ้ายข้างเดียว
- D : เมื่อแผ่นปิดเหนืออกเติบโตและปรากฏช่องเปิดห้องเหนืออก

ช่วงแรกที่ตัวอ่อนออกจากไข่มีเพียงช่องเปิดของปากเป็นรูขนาดเล็ก ๆ ไม่มีโครงสร้างใด ๆ ภายในปาก เมื่อตัวอ่อนมีเหงือกเหลือข้างเดียวทางด้านซ้ายของตัวโครงสร้างปากเริ่มมีแผ่นหนังรอบช่องปาก (papillae) ยื่นออกมาและมีตุ่มสั้น ๆ จำนวนน้อยรอบแผ่นหนังรอบปาก ต่อมาจึงมีการเจริญของจะงอยปาก (beak) เป็นเส้นสีดำบางมากเกิดขึ้นพร้อม ๆ กันทั้งทางด้านบนและด้านล่างของช่องปาก เมื่อตัวอ่อนเติบโตถึงระยะที่เหงือกทั้งสองข้างอยู่ภายในท้องเหงือก และมีแผ่นปิดเหงือกโดยสมบูรณ์ซึ่งใช้ระยะเวลาประมาณ 6-7 วัน แผ่นหนังรอบปากเริ่มมีการเจริญเป็นสันเกิดขึ้นตรงบริเวณที่ต่อไปจะมีการเจริญของแถวฟัน โดยจะเกิดขึ้นก่อนที่มีการเจริญของตุ่มฟันในแถวนั้น ๆ ภายในช่องปากจึงเริ่มมีการเจริญของตุ่มฟัน (denticle) เรียงตัวเป็นแถว โดยตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านล่างของช่องปากจะเติบโตเป็นแถวแรก มีลักษณะเป็นแถวขาดตอนเป็นช่องว่างแคบมากบริเวณตรงกลางของแถวของตุ่มฟันซึ่งเกิดขึ้นเป็นส่วนใหญ่หรือเป็นแถวยาวต่อเนื่อง แต่ในช่วงที่มีการเจริญขึ้นมาแรก ๆ จะเป็นช่องว่างขนาดใหญ่เห็นได้ชัดเจนเนื่องจากตุ่มฟันยังมีจำนวนน้อยและขนาดเล็ก จะงอยปากมีความกว้างขึ้นและปรากฏรอยหยักเล็กมาก แผ่นหนังรอบช่องปากเริ่มปรากฏรอยหยักเว้าบริเวณตรงกลางทางด้านข้างและตุ่มรอบแผ่นหนังยาวมากขึ้น จากนั้นตุ่มฟันแถวแรกที่เติบโตขึ้นมาจะมีจำนวนตุ่มฟันและขนาดยาวมากขึ้น ต่อมาเกิดการเติบโตของแถวของตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากในแถวถัดลงมาอีก 2 แถว โดยตุ่มฟันทั้งสองแถวมีลักษณะเป็นแถวยาวต่อเนื่อง ตุ่มฟันทั้งสามแถวทางด้านล่างของช่องปากมีความยาวใกล้เคียงกันหรือแถวล่างสุดสั้นกว่าเล็กน้อย จากนั้นจึงมีการเจริญแถวของตุ่มฟันทางด้านบนของช่องปาก 2 แถว โดยมีการเจริญของตุ่มฟันแถวบนสุดก่อน ตุ่มฟันแถวบนสุดมีลักษณะเป็นแถวยาวต่อเนื่อง ส่วนแถวถัดลงมาเป็นแถวขาดตอนที่มีจะงอยปากบนคั่นกลางเป็นช่องกว้างมาก ระยะนี้ตุ่มบนแผ่นหนังรอบช่องปากทั้งด้านข้างและด้านล่างของช่องปากยืดยาวมากขึ้นอีกและเริ่มมีเม็ดสีดำสะสมปรากฏบริเวณปลายตุ่ม ระหว่างที่มีการเติบโตของตุ่มฟันทุกแถวนี้ตุ่มฟันมีขนาดเล็ก ระยะห่างของตุ่มฟันแต่ละตุ่มยังมีมาก รวมทั้งจำนวนของตุ่มฟันยังขึ้นไม่เต็มแถว อย่างไรก็ตามจากการศึกษาพบว่าการเจริญแถวของตุ่มฟันมีความผันแปร พบว่าบางครั้งตุ่มฟันแถวบน 2 แถวทางด้านล่างของช่องปากเจริญขึ้นมา ต่อจากนั้นจึงมีการเจริญของตุ่มฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากแล้วจึงมีการเจริญของตุ่มฟันแถวล่างสุดของช่องปากด้านล่าง ตุ่มฟันแถวที่อยู่ถัดลงมาจากแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากซึ่งเป็นแถวขาดตอนจะเจริญขึ้นมาเป็นแถวสุดท้าย ขณะที่ตุ่มฟันแถวอื่นๆ มีการเติบโตมากขึ้น แผ่นหนังรอบปากยืดยาวและตุ่มบนแผ่นหนังยาวมากขึ้น การเติบโตของตุ่มฟันจนครบทุกแถวใช้ระยะเวลา 9-11 วันหลังจากที่ตัวอ่อนออกจากไข่ (ภาพที่ 23) ส่วนประกอบอื่นๆ ของโครงสร้างปาก ได้แก่ จะงอยปาก และลักษณะแผ่นหนังรอบปากยังเติบโตไม่เต็มที่ ต่อมาเมื่อตัวอ่อนเติบโตมากขึ้น มีขนาดตัวใหญ่และยาวขึ้น โครงสร้างต่างๆ ของปากได้มีการพัฒนาด้วยการมีขนาดใหญ่ขึ้นและเพิ่มความสมบูรณ์มากขึ้นตามการเติบโต โดยตุ่มฟันทุกแถวมีจำนวนตุ่มฟันและความยาวของตุ่มฟันมากขึ้น และแผ่นหนังรอบปากทั้งด้านข้างและด้านล่างของปากมีรอยหยักและมีตุ่มยืดยาวขึ้น ปลาย

ตุ่มมีสีดำเพิ่มขึ้น ส่วนตุ่มขาหลังในระยะแรกที่มีการเจริญขึ้นมามีลักษณะเป็นตุ่มเนื้อยื่นออกมาทางด้านข้างของโคนทางด้านล่างลำตัว

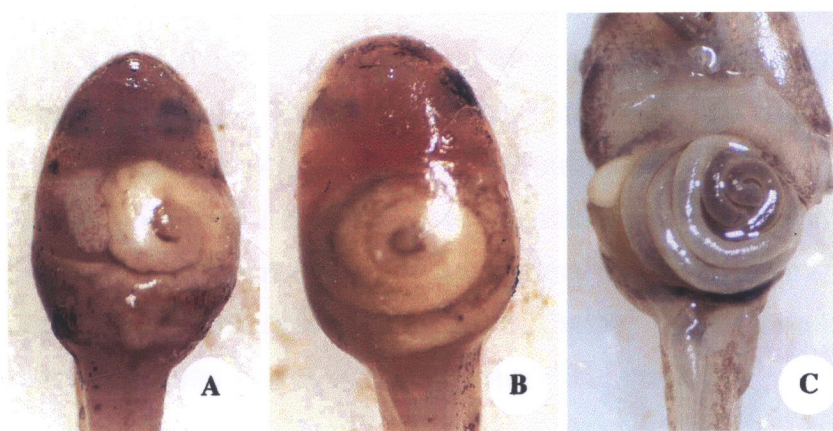


ภาพที่ 23 โครงสร้างปากของลูกอ๊อดเขียดอ่อนที่ตุ่มขาหลังยังไม่เจริญ

- A : แผ่นหนังรอบช่องปากเริ่มเจริญ
- B : ฟันแถวบนสุดทางด้านล่างของช่องปากเติบโตเป็นแถวแรก
- C : ตุ่มฟันทางด้านบนของช่องปากเริ่มเจริญ
- D : ตุ่มฟันแถวถัดจากแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากเติบโตเป็นแถวสุดท้าย

ตัวอ่อนที่ออกจากไข่ยังไม่มีลำไส้เจริญขึ้นมา ภายในช่องท้องมีไข่แดง เมื่อตัวอ่อนเติบโตถึงช่วงที่มีเหงือกเหลือข้างเดียวทางด้านซ้ายของตัวจึงมีลำไส้เจริญเป็นวงจำนวน 1-1 ½ วง ขณะเดียวกันเริ่มมีการเจริญของท่อและช่องเปิดทวาร เมื่อเหงือกทั้งสองข้างของตัวอ่อนอยู่ในท้องเหงือกและมีแผ่นปิดเหงือกอย่างสมบูรณ์ และเริ่มมีการเจริญของฟินแถวแรกจะมีการเติบโตของลำไส้ขดเรียงเป็นวงในระนาบเดียวกัน จำนวน 2-3 วง เมื่อฟินแถวสุดท้ายทางด้านล่างของช่องปากเติบโต ลำไส้มีจำนวนเพิ่มขึ้นเป็น 3 ½ - 4 ½ วง และเมื่อมีฟินครบทุกแถว ลำไส้เพิ่มจำนวนเป็น 5-7 วง การเติบโตของลำไส้ นอกจากขดเรียงเป็นวงในระนาบเดียวในระยะแรกของการเติบโตแล้วต่อมายังมีการเติบโตเพิ่มขึ้นซ้อนกันด้วย จนกระทั่งตัวอ่อนมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา ลำไส้มีจำนวนวง 7-8 ½ วง (ภาพที่ 24) การนับจำนวนวงลำไส้เริ่มจากวงที่อยู่จุดศูนย์กลางออกมาถึงวงที่อยู่ติดกับโคนหาง

ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนเติบโตตั้งแต่เหงือกทั้งสองข้างอยู่ในท้องเหงือกและมีแผ่นปิดเหงือกอย่างสมบูรณ์จนกระทั่งมีการเจริญของตุ่มขาหลังใช้ระยะเวลา 11-23 วัน



ภาพที่ 24 การเจริญของวงลำไส้ของลูกอี๊ดเขียดอ่อนตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง

A : วงลำไส้เริ่มเจริญ

B : วงลำไส้เมื่อเริ่มมีการเจริญของตุ่มฟิน

C : วงลำไส้เจริญสูงสุด

2.3 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่
 ตุ่มขาหลังของลูกอ๊อดจากลักษณะเป็นตุ่มเนื้อมีขนาดจะค่อยๆ เติบโตเจริญไปเป็นส่วนของนิ้ว
 ดินเล็กๆ และมีการสะสมของเมือกสี โครงสร้างปากที่มีการพัฒนาอย่างต่อเนื่องจะมีความสมบูรณ์
 สูงสุดหรือมีการเติบโตสูงสุดในช่วงนี้

ลักษณะรูปร่างตัวอ่อน (ลูกอ๊อด) ของเขียดอ่องในช่วงที่ตุ่มขาหลังเจริญจากมี
 ลักษณะเป็นตุ่มเนื้อมีขนาดจะค่อยๆ เติบโตเป็นนิ้วเล็กๆ ขึ้นมา คือ ด้านบนลำตัวสีน้ำตาล
 ค่อนข้างเข้ม ส่วนด้านล่างลำตัวสีน้ำตาลอ่อน ทั้งด้านบนและด้านล่างมีจุดหรือแต้มสีดำกระจาย
 ค่อนข้างมาก ส่วนหัวและลำตัวเป็นรูปไข่ ส่วนปลายของหัวมนและมีลักษณะลาดต่ำลงทางด้าน
 ล่าง รูมูกอยู่กึ่งกลางระหว่างส่วนปลายของหัวกับตา ตาอยู่ด้านบนของหัวถัดจากรูมูก ช่อง
 เปิดห้องเหงือกมีลักษณะเป็นท่อสั้นทอดไปทางด้านหลังของลำตัวมีตำแหน่งอยู่ทางด้านซ้าย
 บริเวณกึ่งกลางลำตัว ทางเรียวและยาวประมาณ $2\frac{1}{2}$ เท่าของความยาวลำตัวและหัวรวมกัน
 ส่วนครีบทงเริ่มถัดจากโคนหางเล็กน้อยและแผ่นครีบทงเล็กมีความกว้างน้อยกว่าหาง ครีบทง
 มีลักษณะยื่นเป็นลอนคลื่นโดยเฉพาะส่วนกลางและปลายแผ่นครีบทง ส่วนปลายของหางค่อนข้าง
 แหลม หางและครีบทงมีจุดสีดำกระจายไม่เป็นระเบียบโดยเฉพาะเป็นจุดใหญ่และมากขึ้นตรง
 ส่วนปลายหาง ทวาร (anus) เป็นท่อและมีช่องเปิดออกทางขวาของโคนครีบทง (ภาพที่ 25)
 ปากมีขนาดใหญ่ขนาดเกือบเต็มส่วนปลายของหัวและอยู่ทางด้านล่างปลายสุดของหัว โดยด้านล่าง
 ของโครงสร้างปากยาวประมาณ 2 เท่าของด้านข้าง ช่องปากค่อนข้างใหญ่ จะงอยปากอยู่ตรง
 ส่วนต้นสุดของช่องปากมีลักษณะเป็นแผ่นแคบสีดำและมีรอยหยักเล็กๆ ส่วนปลายจะงอยปาก
 เรียวแหลม ถัดออกมาเป็นส่วนแฉกของตุ่มฟันด้านบนของช่องปากมีตุ่มฟัน 2 แถว แถวบนสุด
 ยาวต่อเนื่อง แถวถัดลงมาขนาดตอนที่มีจะงอยปากคั่นกลางเป็นช่องว่าง ด้านล่างของช่องปากมี
 ตุ่มฟัน 3 แถวและฟันแถวบนสุดขนาดตอนเป็นช่องว่างแคบมากหรือทุกแถวยาวต่อเนื่อง ตุ่มฟันทั้ง
 สามแถวทางด้านล่างของช่องปากมีความยาวใกล้เคียงกันตามความยาวของโครงสร้างปากหรือ
 แถวล่างสุดสั้นกว่าเล็กน้อย จากลักษณะและจำนวนแถวของตุ่มฟันเขียนสูตรโครงสร้างฟันได้ คือ
 $I:1+1/1+1:II$ หรือ $I:1+1/III$ แผ่นหนังรอบปากยาวและมีเฉพาะด้านข้างและด้านล่าง
 ของช่องปาก ขอบแผ่นหนังมีรอยหยัก โดยเฉพาะบริเวณตรงกลางทางด้านข้างเป็นรอยหยักลึก
 และมีตุ่มค่อนข้างเล็กและยาวโดยเฉพาะตุ่มบริเวณตรงกลางของแถวล่างสุดทางด้านล่างของช่อง
 ปากเรียงเป็นแถวไม่ขาดตอนรอบแผ่นหนังรอบปากทางด้านข้าง 1 แถวและทางด้านล่างและมุม
 ปากของช่องปากมี 2-3 แถว ส่วนปลายตุ่มมีสีดำ ด้านบนของช่องปากมีลักษณะโค้งและไม่มี
 แผ่นหนังรอบปาก (ภาพที่ 26)



ภาพที่ 25 การเติบโตของลูกอืดเขียดอ่อนในช่วงตุ่มขาหลังเจริญ

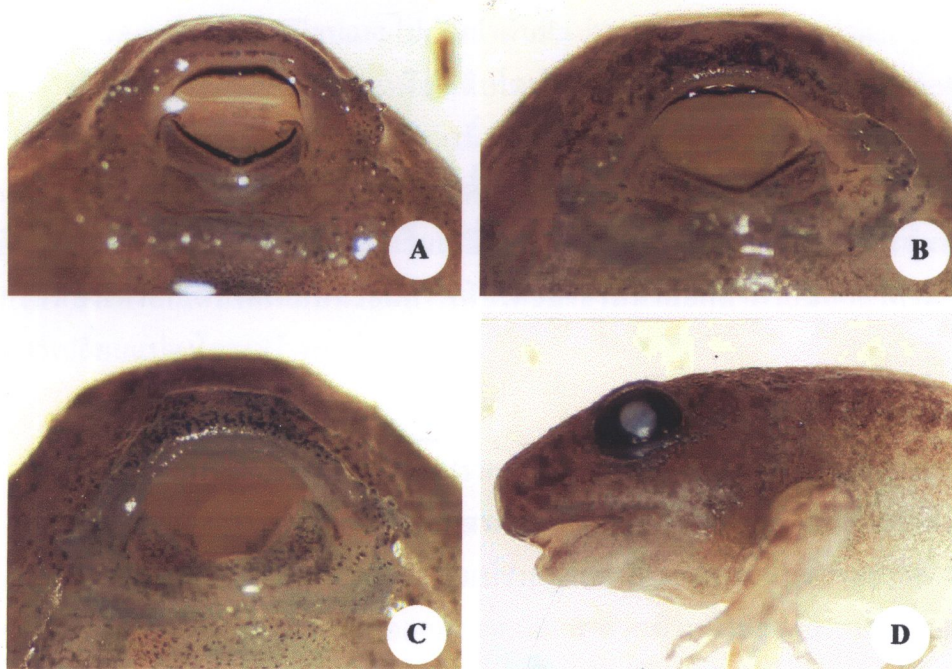
A : ลักษณะลูกอืดเขียดอ่อนเมื่อตุ่มขาหลังเจริญ

B : ลักษณะตุ่มขาหลังและท่อทวารของลูกอืดเขียดอ่อน



ภาพที่ 26 โครงสร้างปากของลูกอืดเขียดอ่อนที่เติบโตสูงสุด
สูตรโครงสร้างฟัน คือ I:1+1/1+1:II

จากนั้นส่วนของขาหลังจะขยายขนาดและความยาวมากขึ้นจนกระทั่งเดิโตเต็มที่ คือ มีนิ้วตีน ปลายนิ้วขยายกว้างเป็นตุ่มเล็กน้อย และมีแถบสีน้ำตาลเข้มหรือสีดำพาดขวางด้านนอกของขา ในช่วงที่ขาหลังเดิโตได้ระยะหนึ่งหรือประมาณ $\frac{2}{3}$ ของการเดิโตจะมีการเจริญของตุ่มขาหน้าขึ้นมา โดยมีลักษณะเป็นรูปร่างขนาดเล็กเจริญอยู่ภายในห้องเหงือกแนบติดกับลำตัวและมีส่วนของข้อศอกดันส่วนผิวหนังข้างลำตัวเป็นตุ่มนูนออกมาเล็กน้อย ระยะนี้โครงสร้างภายในปากยังไม่มีการเปลี่ยนแปลง แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเริ่มมีการเดิโตมากขึ้นจึงเริ่มมีการเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างต่างๆ ภายในช่องปาก โดยเริ่มจากแผ่นหนังรอบปาก คือ ตุ่มด้านข้างและด้านล่างมีขนาดสั้นลง ตุ่มฟันในแต่ละแถวเริ่มลดรูปและลดจำนวนลง (ภาพที่ 27-A) เมื่อตุ่มขาหน้ามีขนาดใหญ่และเดิโตมากขึ้น ตุ่มบนแผ่นหนังรอบปากสั้นมากขึ้นโดยเฉพาะทางด้านล่างจะลดรูปหมดไป แผ่นหนังรอบปากสั้นลงและเกิดรอยเว้าในส่วนตรงกลางทางด้านล่างของช่องปาก มีการลดรูปแถวของตุ่มฟันโดยเริ่มจากตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากพร้อมๆ กับตุ่มฟันแถวล่างสุดที่อยู่ด้านล่างของช่องปาก ต่อมาเป็นการลดรูปของตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากอีก 2 แถวคือ ตุ่มฟันแถวถัดขึ้นไปจากตุ่มฟันแถวล่างสุดและตุ่มฟันแถวบนสุดตามลำดับ และตุ่มฟันแถวถัดลงมาจากตุ่มฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากเป็นตุ่มฟันแถวสุดท้ายที่ลดรูปหมดไป อย่างไรก็ตามพบว่าการลดรูปแถวของตุ่มฟันมีความผันแปรได้ บางครั้งตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากมีการลดรูปก่อนของตุ่มฟันทางด้านบนของช่องปาก โดยตุ่มฟันแถวล่างสุดหรือแถวล่างสุดและแถวถัดขึ้นมาหรือทั้งสามแถวที่อยู่ทางด้านล่างของช่องปากลดรูปไปก่อน แล้วจึงมีการลดรูปของตุ่มฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปาก จากนั้นตุ่มฟันแถวถัดลงมาจากตุ่มฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากเป็นตุ่มฟันแถวสุดท้ายที่ลดรูปหมดไป ช่วงที่ขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเดิโตเต็มที่ จะอวบปากทั้งด้านบนและด้านล่างมีขนาดบางลง แผ่นหนังรอบปากทั้งด้านล่างและด้านข้างหดสั้นมากขึ้น (ภาพที่ 27-B) เมื่อขาหน้าเดิโตออกมาภายนอกลำตัว จะอวบปากได้ลดรูปหมดไป ด้านบนของช่องปากที่มีลักษณะโค้ง (บริเวณตรงกลางของปาก) เริ่มยุบตัวลง แผ่นหนังรอบปากทางด้านล่างและด้านข้างของช่องปากมีขนาดสั้นๆ เท่านั้น แต่บริเวณมุมปากยังคงยาวกว่าส่วนอื่นๆ และยังมีตุ่มบนแผ่นหนัง ในระยะนี้มีโครงสร้างสำคัญที่เกี่ยวข้องกับการกินอาหารในระยะตัวเต็มวัยเจริญขึ้นมา คือ ลิ้น โดยโคนลิ้นติดอยู่กับด้านหน้าของช่องเปิดปาก แต่ยังคงมีความยาวไม่มาก (ภาพที่ 27-C) จากนั้นแผ่นหนังรอบปากได้ลดรูปหมด ความกว้างของช่องปากลดขนาดลง แต่ความยาวของช่องปากมีมากขึ้น โดยมีมุมปากอยู่ประมาณขอบด้านหน้าของลูกตา (ภาพที่ 27-D) อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งโครงสร้างภายในช่องปากเริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อขาหลังเดิโตเต็มที่และตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเดิโตเต็มที่ หรือมีการเดิโตออกมาภายนอกลำตัวแล้ว



ภาพที่ 27 โครงสร้างปากของลูกอ๊อดเขียดอ่องที่มีการเจริญของขาหน้า

A : โครงสร้างปากเมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น

B : โครงสร้างปากเมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่

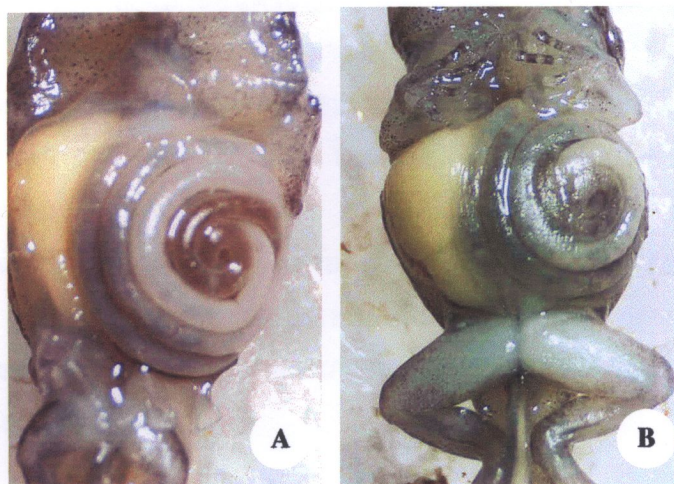
C : โครงสร้างปากเมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัว

D : มุมปากขยายถึงประมาณขอบหน้าของลูกตา

วงลำไส้ตั้งแต่มีตุ่มขาหลังเจริญเป็นส่วนนิ้วเล็ก ๆ ขึ้นมาจนกระทั่งเริ่มมีการเจริญของตุ่มขาหน้าซึ่งเป็นระยะที่ไม่มีการเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างภายในช่องปาก จำนวนวงลำไส้มีการเปลี่ยนแปลงเล็กน้อย โดยอาจมีการเพิ่มวงอีกเล็กน้อยประมาณวงเดียวแต่ส่วนใหญ่จะไม่มีการเปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกับโครงสร้างปาก แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหงือกเริ่มมีการเติบโตมากขึ้น ลำไส้เริ่มมีการลดขนาดและจำนวนวงอย่างช้า ๆ เหลือ 6-6 ½ วง (ภาพที่ 28-A) การลดรูปลำไส้เกิดขึ้นอย่างไม่เป็นระเบียบและไม่เป็นลำดับที่แน่นอน เริ่มมีการลดรูปของท่อและช่องเปิดทวาร เมื่อขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหงือกเติบโตเต็มที่ลำไส้จะมีจำนวนประมาณ 5-6 วง (ภาพที่ 28-B) และเหลือเพียง 3-4 วง เมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่และออกมาภายนอกลำตัวช่องเปิดทวารมีการลดรูปมากจากท่อยาวเป็นท่อนสั้น ๆ ขาดออกจากจากการติดกับส่วนครีบท่าง อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งจำนวนวงลำไส้เริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่และตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหงือกเติบโตเต็มที่หรือมีการเติบโตของขาหน้าออกมาภายนอกลำตัวแล้วเช่นเดียวกับการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างภายในช่องปาก

เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่จะเริ่มปรากฏสันขึ้นบริเวณรูจมูก ขอบบนของลูกตาดยกสูงขึ้น เริ่มมีการเจริญของเปลือกตาแต่ยังไม่สามารถขยับเปลือกตาได้ ผิวหนังลำตัวเริ่มมีลักษณะเปลี่ยนแปลงและมีสีน้ำตาลอ่อน เริ่มปรากฏรอยพับของแผ่นหนังพาดยาวข้างลำตัว (dorsolateral fold) เมื่อขาหน้าเติบโตออกมาภายนอกลำตัว ผิวหนังของท้องเหงือกบริเวณขาหน้าข้างขวามีลักษณะบางลงและขาดออกตรงตำแหน่งที่ขาหน้าข้างขวาออกมา ส่วนขาหน้าข้างซ้ายจะหลุดออกมานอกลำตัวโดยตำแหน่งช่องเปิดท้องเหงือก โดยพบว่าขาหน้าข้างใดออกมาก่อนก็ได้ ทำให้ตำแหน่งช่องเปิดท้องเหงือกเปลี่ยนจากท่อเปิดทางด้านซ้ายของลำตัวมาเป็นช่องเปิดที่อยู่รอบโคนขาหน้าทั้งสองข้าง และเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่ ผิวหนังด้านหลังหนาขึ้น มองเห็นรอยพับของแผ่นหนังพาดยาวข้างลำตัว (dorsolateral fold) ชัดเจนขึ้น ด้านข้างของลำตัวเริ่มมีสีเข้มกว่าส่วนบนของลำตัว และมีการเจริญของมดกล้ำมเนื้อที่ด้านหลังทำให้ไม่เห็นวงลำไส้จากภายนอกลำตัว

ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมาจนกระทั่งขาหน้าเติบโตเต็มที่ใช้ระยะเวลาประมาณ 13-18 วัน (ภาพที่ 29)



ภาพที่ 28 การเจริญของวงลำไส้ของลูกอ๊อดเขียดต้องตั้งแต่ตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น จนถึงตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่

A : วงลำไส้เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น

B : วงลำไส้เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่



ภาพที่ 29 การเติบโตของลูกอ๊อดเขียดต้องในช่วงขาหลังและขาหน้าเติบโตเต็มที่

A : ลักษณะลูกอ๊อดเขียดต้องช่วงที่ขาหลังเติบโตเต็มที่

B : ลักษณะลูกอ๊อดเขียดต้องช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่

2.4 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่มีการลดรูปของหางสมบูรณ์ เมื่อเริ่มมีการลดรูปของหางรูมูกจะเริ่มเปิด สีส้มเริ่มมีการเปลี่ยนแปลง ต่อมาเมื่อมีการลดรูปของหางประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวของหาง ห่องเหงือกที่อยู่โดยรอบโคนขาหน้าทั้งสองข้างเริ่มลดความยาวของช่องเปิด โดยเริ่มจากด้านหลังของลำตัวก่อนและปิดอย่างสมบูรณ์เมื่อการลดรูปของหางเกือบที่จะสมบูรณ์ คือ เหลือเป็นดิ่งสีดำสั้นๆ หรือเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์ ซึ่งสัมพันธ์กับการลดรูปของเหงือกภายในห่องเหงือกที่ลดรูปหมดไปเช่นเดียวกันเมื่อห่องเหงือกปิด และเมื่อหางลดรูปหรือเมื่อเหลือเป็นดิ่งสีดำสั้นๆ รูมูกจะเปิดอย่างสมบูรณ์โดยเป็นทางผ่านของอากาศจากภายนอกเข้าสู่ร่างกายซึ่งการเปลี่ยนอวัยวะที่ใช้แลกเปลี่ยนก๊าซจากเหงือกมาเป็นปอดและผิวหนังแทน

การเจริญของปากเป็นการพัฒนาปากให้มีความสมบูรณ์มากขึ้นเพื่อใช้กินอาหารในระยะตัวเต็มวัย เมื่อลูกอี๊ดมีการลดรูปของหางเล็กน้อยและส่วนปลายของหางเริ่มมีสีดำชั้นมุมปากจะยืดยาวมาถึงส่วนต้นของลูกตา เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางมุมปากจะยืดยาวมาถึงกึ่งกลางของลูกตา และเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์มุมปากจะยืดยาวมาถึงประมาณกึ่งกลางระหว่างขอบลูกตาด้านหลังกับต้นขาหน้า ส่วนการพัฒนาของลิ้นภายในช่องปากเป็นการเพิ่มขนาดความยาวให้มากขึ้น (ภาพที่ 30)

ส่วนของลำไส้มีการลดจำนวนของวงลงไปอีก หลังจากในตัวอ่อนมีขาหน้าเติบโตเต็มที่ โดยเมื่อมีการลดรูปของหางเพียงเล็กน้อยจะมีวงลำไส้จำนวน $1\frac{1}{2}$ วง แต่เมื่อหางมีการลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหาง ลำไส้ไม่มีการหดเป็นวงแต่มีลักษณะโค้งครึ่งวงกลมและยังคงหดสั้นลงอีกเล็กน้อยและจะสิ้นสุดเมื่อหางลดรูปหมดไป (ภาพที่ 31)

เมื่อมีการลดรูปของหางประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางจะเริ่มมีการเจริญของเยื่อแก้วหูขึ้นมาตรงตำแหน่งหลังตา บริเวณรูมูกมีลักษณะเป็นสันและส่วนขอบบนของลูกตาสูงมากขึ้น เปลือกตาเริ่มขยับได้ เมื่อหางลดรูปเหลือเพียงดิ่งสีดำสั้นๆ รอยพับของแผ่นหนังพาดยาวข้างลำตัว (dorsolateral fold) เห็นชัดเจนมาก ผิวหนังลำตัวหนามากขึ้น ทางด้านบนลำตัวมีสีน้ำตาลอมแดงและมีตุ่มเล็กมากกระจายทั่วไป ด้านข้างลำตัวมีสีน้ำตาลหรือน้ำตาลเข้มและมีจุดสีดำขนาดไม่สม่ำเสมอกระจายเล็กน้อย ขอบปากด้านบนมีสีขาวหรือสีเหลือง ส่วนขามีสีพื้นเหมือนกับด้านข้างลำตัว แต่มีแถบสีดำพาดขวาง ม่านตาที่อยู่ในแนวเดียวกับรอยพับของแผ่นหนังที่พาดยาวข้างลำตัวส่วนครึ่งบนจะมีสีเหมือนกับด้านหลัง และส่วนครึ่งล่างมีสีดำ



ภาพที่ 30 โครงสร้างปากของลูกอ๊อดเขียดอ่องเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์



ภาพที่ 31 การเจริญของลำไส้ของลูกอ๊อดเขียดอ่องเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์

ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนเติบโตตั้งแต่ขาหน้าเจริญเต็มที่จนถึงลดรูปของหางหมดไปอย่างสมบูรณ์ ใช้ระยะเวลา 7-10 วัน เพราะฉะนั้นการเติบโตของวัยอ่อนเขียดอ่องในห้องปฏิบัติการ ตั้งแต่ใช้รับการปฏิสนธิจนเมื่อเปลี่ยนรูปร่างเป็นเขียดวัยอ่อนอย่างสมบูรณ์ใช้ระยะเวลา 38-62 วัน (ภาพที่ 32)



ภาพที่ 32 การเติบโตของลูกอ๊อดในช่วงหางลดรูปจนถึงระยะตัวเต็มวัยของเขียดอ่อง

A : ลูกอ๊อดในช่วงหางลดรูปเหลือเป็นติ่งสีดำสั้น ๆ

B : ระยะตัวเต็มวัย

เขียดเขาสูง (Brown hill frog, *Rana alticola*)

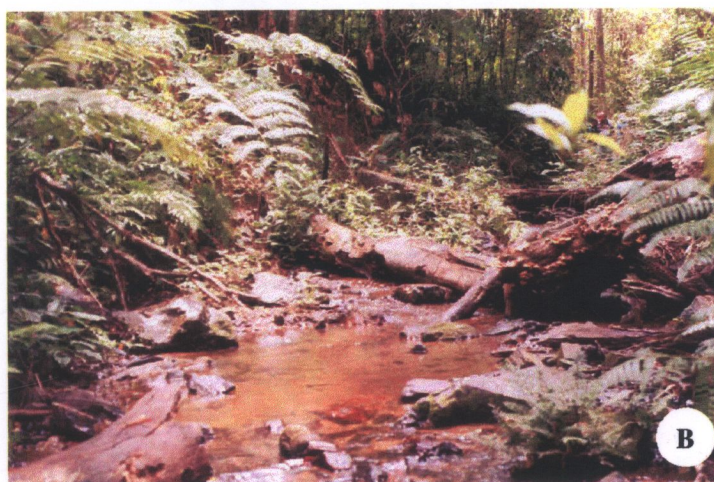
1. นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์

การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของเขียดเขาสูง (Brown hill frog, *Rana alticola*) ในพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ จังหวัดกาญจนบุรี คาดว่าแหล่งที่อยู่อาศัยของทั้งระยะตัวเต็มวัยและระยะวัยอ่อน (ลูกอ๊อด) เป็นสถานที่เดียวกับที่ใช้เป็นแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ซึ่งเป็นระบบน้ำไหล จากการเก็บข้อมูลพบแต่เขียดเขาสูงในระยะลูกอ๊อดและระยะที่เริ่มจะขึ้นบกไปเป็นเขียดวัยอ่อน โดยพบบริเวณลำห้วยและน้ำตกในหลายพื้นที่ ได้แก่ ห้วยตะนาวศรี ห้วยอีปู และน้ำตกจ๊อกกะดิน

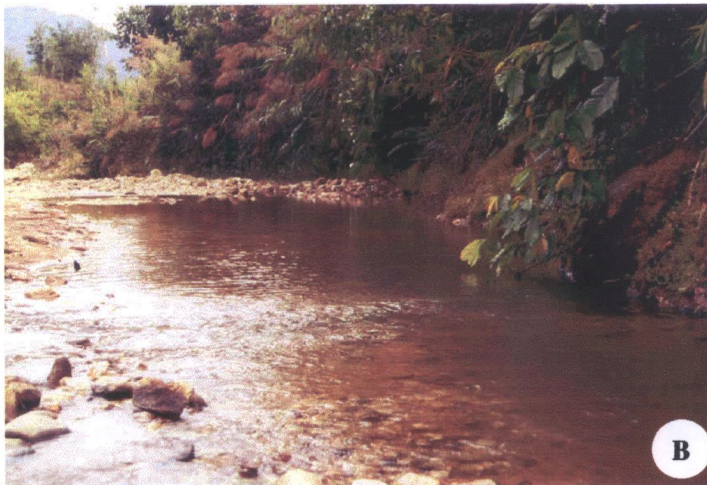
ห้วยตะนาวศรีเป็นลำห้วยในป่าบนภูเขาที่มีระดับความสูงเหนือระดับน้ำทะเลปานกลางประมาณ 760 เมตร สภาพนิเวศวิทยาของพื้นที่เป็นลำห้วยไม้ใหญ่มากและมีความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำโดยเฉลี่ยไม่มาก นอกจากบางช่วงจึงขยายกว้างขึ้นเป็นแอ่งน้ำและมีความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำมากขึ้น และบางช่วงเป็นโขดหิน กระแสน้ำบางช่วงไหลเอื่อยๆ บางช่วงกระแสน้ำเกือบหยุดนิ่ง ระดับความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำหรือระดับน้ำ และความแรงของกระแสน้ำขึ้นอยู่กับปริมาณของน้ำฝนที่มีความแตกต่างกันในแต่ละช่วงของฤดูกาล พื้นที่ตื้นน้ำมีลักษณะเป็นหินหรือกรวดหรือโคลนที่มีใบไม้ร่วงหล่นทับถม สองข้างของลำห้วยมีต้นไม้ใหญ่และเล็กขึ้นปกคลุมค่อนข้างหนาแน่น นอกจากนั้นยังมีพืชขย้าน้ำทำให้แสงจากดวงอาทิตย์ส่องลงมาสู่ลำห้วยไม่มากนัก (ภาพที่ 33)

ห้วยอีปูเป็นลำห้วยที่น้ำไหลลงสู่ น้ำตกจ๊อกกะดิน ทั้งสองพื้นที่มีลักษณะสภาพนิเวศเป็นน้ำตก ลำห้วยค่อนข้างกว้างและมีลักษณะคล้ายลานหิน บริเวณน้ำตกมีความลาดชันมาก มีน้ำไหลตลอดปี พื้นที่ตื้นน้ำค่อนข้างตื้น ยกเว้นบางช่วงที่เป็นแอ่งน้ำข้างน้ำตกหรือบริเวณลำห้วยที่ขยายกว้างขึ้นเป็นแอ่งน้ำจึงมีความลึกค่อนข้างมาก พื้นที่ตื้นน้ำเป็นกรวดหินทั้งขนาดเล็กและใหญ่ ส่วนบริเวณที่เป็นแอ่งน้ำมีพื้นที่ตื้นน้ำเป็นโคลนละเอียด ปริมาณน้ำ ระดับความลึกของพื้นที่ตื้นน้ำ และความแรงของกระแสน้ำขึ้นอยู่กับปริมาณของน้ำฝนที่มีความแตกต่างกันในแต่ละช่วงของฤดูกาล รวมทั้งลักษณะของลำห้วยและทิศทางของกระแสน้ำจะเปลี่ยนแปลงค่อนข้างมากในช่วงที่มีฝนเป็นปริมาณมากจนเกิดน้ำป่าหลาก ซึ่งจะเป็นช่วงที่น้ำป่าพัดพาดินตะกอนมาทำให้น้ำในลำห้วยมีความขุ่นมาก สองข้างของลำห้วยมีต้นไม้ใหญ่และเล็กขึ้นปกคลุมไม่หนาแน่นมากนัก มีลักษณะเป็นป่าละเมาะของป่าดิบเขา ซึ่งมีผลให้อุณหภูมิของน้ำช่วงกลางวันและช่วงกลางคืนมี

ความแตกต่างกัน โดยช่วงกลางวันมีอุณหภูมิระหว่าง 23.3–28.5 องศาเซลเซียส และช่วงกลางคืนระหว่าง 15.5–17.5 องศาเซลเซียส (ภาพที่ 34)



ภาพที่ 33 A-B : สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ (ห้วยตะนาวศรี) ของระยะตัวเต็มวัย และลูกอีดเซียดเขาสูงและอิงกรายลายเลอะ



ภาพที่ 34 สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ของระยะตัวเต็มวัยและลูกอ๊อดเขียดเขาสูง
และอิงกรายลายเลอะ

A : ห้วยอีปู่

B : บริเวณน้ำตกจ๊อกกะดื่น

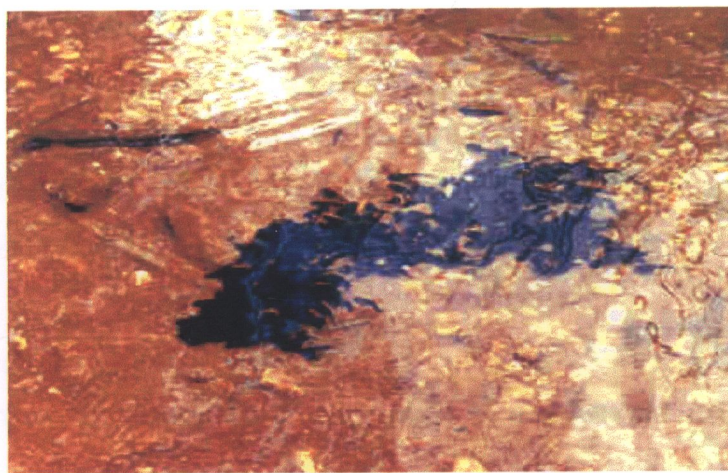
นอกจากนั้นยังพบลูกอ๊อดบริเวณห้วยปากคอกซึ่งเป็นพื้นที่รอบนอกพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผา และเป็นแหล่งน้ำที่ชาวบ้านใช้ในการอุปโภค บริโภค เป็นลำห้วยขนาดเล็กและมีลักษณะสภาพนิเวศคล้ายคลึงกับห้วยตะนาวศรี

เนื่องจากไม่พบการวางไข่ของเขียดเขาสูงจึงไม่ทราบลักษณะสภาพพื้นที่ที่ใช้ในการผสมพันธุ์วางไข่ รูปแบบการวางไข่ และลักษณะของไข่ แต่การพบลูกอ๊อดในลำห้วยช่วงที่มีกระแสน้ำไหลอย่างต่อเนื่องทำให้คาดว่า เขียดเขาสูงวางไข่ในแหล่งน้ำไหลที่เป็นแหล่งน้ำถาวรในห้วยตะนาวศรีและในห้วยปากคอกพบลูกอ๊อดบริเวณที่มีน้ำไหลต่อเนื่องแต่ในส่วนที่เป็นคูกและกระแสน้ำค่อนข้างนิ่งจะพบหลบซ่อนตามซอกหินหรือตามพื้นท้องน้ำ ที่ห้วยอีปูและที่น้ำตกจ๊อกกะดิ่นพบลูกอ๊อดขนาดเล็กบริเวณแอ่งน้ำที่เป็นคูกน้ำค่อนข้างลึก น้ำค่อนข้างนิ่งและมีร่มเงาจากต้นไม้ข้างลำห้วย แต่พบลูกอ๊อดขนาดใหญ่ในที่ห่างจากน้ำตกค่อนข้างมากและเป็นบริเวณมีกระแสน้ำไหลช้าลง (ไหลเอื่อยๆ) ระดับน้ำค่อนข้างตื้น โดยเฉลี่ยประมาณ 15-45 เซนติเมตร พื้นล่างเป็นกรวดหินผสมกับโคลนและตะกอนดินลูกรัง ลูกอ๊อดอาจอยู่รวมกันเป็นกลุ่มใหญ่หรืออยู่ตามลำพังตามพื้นท้องน้ำ หรือในซอกหินและซอกรากต้นไม้ที่ยื่นลงมาในน้ำ ลูกอ๊อดที่พบมีสีลำตัวแตกต่างกันเป็นหลายรูปแบบ อย่างไรก็ตามไม่ว่าจะเป็นลูกอ๊อดในระยะใดหรือมีสีลำตัวเป็นรูปแบบใดก็ตามจะมีลักษณะเฉพาะคือ มีต่อมขนาดใหญ่ (paratoidlike gland) อยู่สองข้างบริเวณส่วนหัวด้านบน นอกจากนี้ยังพบว่าลูกอ๊อดมีพฤติกรรมประการหนึ่ง คือ ลูกอ๊อดที่มีสีลำตัวเป็นสีดำนักร้องรวมกันเป็นกลุ่มใหญ่และว่ายน้ำไปมาพร้อมๆ กันหลายสิบตัวในช่วงเวลากลางวัน (ภาพที่ 35) ทั้งนี้อาจเพื่อประโยชน์ในการรักษาอุณหภูมิของร่างกายและอาจช่วยกระจายตะกอนที่พื้นท้องน้ำให้ขึ้นมาเพื่อเป็นอาหาร และจากการศึกษาเพิ่มเติมบริเวณน้ำตกลำปืออุทยานแห่งชาติเขาลำปี-หาดท้ายเหมือง จังหวัดพังงา พบว่าลูกอ๊อดมีลักษณะรูปร่างแตกต่างจากจังหวัดกาญจนบุรีเล็กน้อยเพราะมีรูปร่างเพรียวยาวกว่าโดยเฉพาะส่วนหาง ทั้งนี้อาจเป็นเพราะว่าลูกอ๊อดได้ปรับตัวเพื่ออาศัยในแหล่งน้ำที่มีกระแสน้ำค่อนข้างแรง

จากการศึกษาในเดือนมกราคมถึงเดือนธันวาคม 2542 เริ่มพบลูกอ๊อดขนาดเล็กที่เพิ่งออกจากไข่และลูกอ๊อดขนาดใหญ่แต่ยังไม่มีการเจริญของตุ่มขาหลังในช่วงเดือนมกราคมและเดือนกุมภาพันธ์ จากนั้นจึงพบลูกอ๊อดขนาดแตกต่างกันซึ่งส่วนมากเป็นกลุ่มที่มีขนาดใหญ่ขึ้นที่เริ่มมีการเจริญของตุ่มขาหลังในช่วงเดือนต่อมา และพบระยะที่เปลี่ยนรูปร่างในช่วงลดรูปของหางไปเป็นกบวัยอ่อนเพื่อขึ้นบกในช่วงเดือนมีนาคมจนถึงเดือนพฤษภาคมและพบในเวลากลางคืน กล่าวได้ว่าเขียดเขาสูงน่าจะผสมพันธุ์และวางไข่ช่วงปลายฤดูฝนหรือต้นฤดูหนาว (winter breeding) เพราะช่วงเวลาดังกล่าวน้ำในลำห้วยมีระดับไม่สูงและกระแสน้ำไม่แรง และลูกอ๊อดเปลี่ยนรูปร่างเสร็จสมบูรณ์ในช่วงปลายฤดูแล้งที่น้ำในลำห้วยลดระดับลงมากหรือต้นฤดูฝนก่อนที่น้ำในลำห้วยจะมีระดับสูงขึ้นและมีกระแสน้ำไหลแรง การเก็บข้อมูลระหว่างการศึกษานี้ปรากฏว่า

ฝนเริ่มตกในเดือนเมษายน และมีฝนตกหนักอย่างต่อเนื่องในเดือนพฤษภาคมและเดือนมิถุนายน ทำให้มีกระแสน้ำไหลแรงจนเกิดน้ำป่าไหลหลากและทำให้ไม่พบลูกอ๊อด นอกจากลูกอ๊อดเขียดเขาสอง ในลำห้วยต่างๆ ยกเว้นห้วยปากคอกยังพบลูกอ๊อดอีกรายละอะ (*Leptobrachium smithi*) อาศัยอยู่ด้วย อย่างไรก็ตามแม้ว่าอาศัยอยู่ลำห้วยเดียวกัน แต่จะแพร่กระจายอยู่บริเวณต่างกัน

นอกจากพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ การสำรวจเพิ่มเติม ได้พบการแพร่กระจายของลูกอ๊อดในพื้นที่ของ อุทยานแห่งชาติแก่งกระจาน จังหวัดเพชรบุรี, น้ำตกป่าละอู อำเภอหัวหิน จังหวัดประจวบคีรีขันธ์, อุทยานแห่งชาติเขาลำลึก-ลำนารู จังหวัดพังงา, น้ำตกลำปี อุทยานแห่งชาติเขาลำปี-หาดท้ายเหมือง จังหวัดพังงา และคลองตึก อำเภอยะหา จังหวัดยะลา



ภาพที่ 35 ลักษณะการรวมกลุ่มของลูกอ๊อดเขียดเขาสอง

2. การเติบโตของระยะวัยอ่อนเขียดเขาสูง

2.1 การเติบโตของตัวอ่อนภายในไข่ เนื่องจากไม่พบการวางไข่ของเขียดเขาสูงจึงไม่ทราบการพัฒนาและการเจริญของตัวอ่อนช่วงที่อยู่ภายในไข่ รวมทั้งลักษณะการวางไข่และรูปแบบของไข่

2.2 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง จากตัวอย่างลูกอ๊อดที่เติบโตน้อยที่สุดที่รวบรวมได้คือ เริ่มมีการเจริญของโครงสร้างปาก ได้แก่ จงอยปากตรงส่วนต้นสุดของช่องปากเติบโตเป็นแผ่นแคบๆ มีการเติบโตของตุ่มฟัน (denticle) เรียงตัวเป็นแถวอยู่ด้านบนของช่องปากจำนวน 5 แถว แถวบนสุด 2 แถวยาวต่อเนื่อง ถัดลงมาอีก 3 แถวเป็นแถวขาดตอนโดยมีจงอยปากคั่นกลางเป็นช่องว่างกว้าง ด้านล่างของช่องปากมีตุ่มฟัน 4 แถว ตุ่มฟันแถวบนสุดขาดตอนบริเวณตรงกลางของแถวฟันเป็นช่องแคบมาก ส่วนตุ่มฟันแถวถัดลงมาทุกแถวยาวต่อเนื่อง และมีการเจริญของแผ่นหนังรอบปากแต่ยังเติบโตไม่เต็มที่ ระยะต่อมาตุ่มฟันจะมีจำนวนของแถวฟันเพิ่มขึ้นโดยต่อจากตุ่มฟันแถวล่างสุดทางด้านล่างของช่องปากซึ่งเป็นแถวยาวต่อเนื่อง จากนั้นจะมีการเติบโตของแถวฟันทางด้านบนของช่องปากถัดจากแถวที่ขาดตอนลงมาและมีลักษณะเป็นแถวขาดตอนเช่นเดียวกัน (ภาพที่ 36) การเพิ่มจำนวนแถวของตุ่มฟันจะสลับกันระหว่างช่องปากทางด้านบนกับด้านล่างในลักษณะเช่นนี้จนกระทั่งทางด้านบนของช่องปากมีจำนวนแถวของตุ่มฟัน 7 แถว โดยสองแถวบนสุดยาวต่อเนื่อง แต่แถวถัดลงมาทุกแถวขาดตอน และทางด้านล่างของช่องปากมีจำนวนแถวของตุ่มฟัน 7 แถว โดยแถวบนสุดขาดตอนแต่แถวถัดลงมาทุกแถวยาวต่อเนื่อง

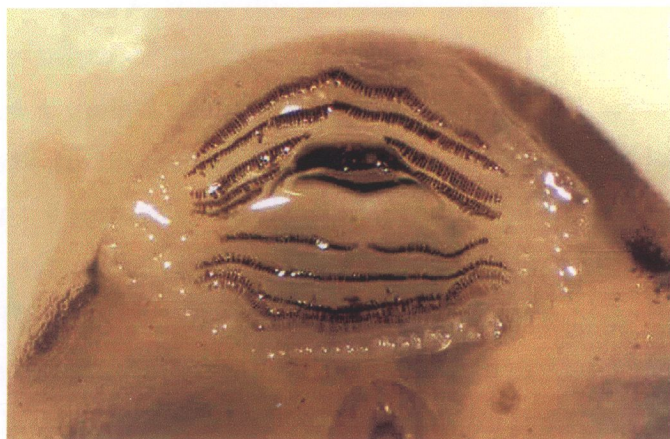
การเติบโตของฟันจนครบทุกแถวใช้ระยะเวลา 42-68 วันหลังจากได้ตัวอย่างลูกอ๊อด แต่จากการศึกษาพบว่า การเติบโตของแถวฟันมีความผันแปรเกิดขึ้นเพราะบางครั้งมีการเพิ่มแถวของตุ่มฟันเฉพาะทางด้านใดด้านหนึ่งของช่องปากเท่านั้น หรือเพิ่มจำนวนแถวของตุ่มฟันขึ้นมา 2 แถวทางด้านใดด้านหนึ่งของช่องปากก่อน แล้วจึงเพิ่มจำนวนแถวของตุ่มฟันอีกด้านหนึ่งของช่องปาก

ระหว่างที่มีการเพิ่มจำนวนแถว ตุ่มฟันมีขนาดเล็กและมีระยะห่างของตุ่มฟันแต่ละตุ่มมาก รวมทั้งจำนวนของตุ่มฟันยังเติบโตไม่เต็มแถว เมื่อมีการเจริญของตุ่มฟันมากขึ้น แผ่นหนังรอบปากจะยืดยาวและตุ่มบนแผ่นหนังยาวมากขึ้น บริเวณปลายตุ่มหนังเริ่มมีการสะสมเม็ดสีดำ จงอยปากเติบโตเป็นแผ่นกว้างขึ้นและมีสีดำมากขึ้น แต่ส่วนประกอบทั้งสองของโครงสร้างปากยังเติบโตไม่เต็มที่ เมื่อลูกอ๊อดเติบโตมากขึ้น มีขนาดตัวใหญ่และยาวขึ้น โครงสร้างต่างๆ ของ

ปากได้พัฒนาด้วยการมีขนาดใหญ่ขึ้นและเพิ่มความสามารถมากขึ้น โดยตุ่มฟันทุกแถวมีจำนวนตุ่มฟันและความยาวของตุ่มฟันมากขึ้น แผ่นหนังรอบปากทั้งด้านข้างและด้านล่างของปากมีรอยหยักและตุ่มหนังยืดยาวขึ้น รวมทั้งบริเวณปลายตุ่มหนังมีสีดำเพิ่มขึ้น จากนั้นอาจมีการเติบโตของแถวตุ่มฟันเพิ่มในลักษณะเดิมทางด้านบนของช่องปาก 1 แถว หรือทางด้านล่างของช่องปาก 1-2 แถว นอกจากนั้นยังมีการเจริญของตุ่มฟันแถวอื่นๆ ที่มุมปากของช่องปากด้านล่าง โดยเรียงตัวเป็นระเบียบจากด้านในออกมาทางด้านนอกของปากและมีลักษณะเป็นแถวตั้งฉากกับแถวฟันปกติ มีจำนวนโดยเฉลี่ยข้างละ 3-5 แถว แต่อาจพบมากถึง 7 แถว (ตัวอย่างจากอุทยานแห่งชาติเขาหลัก-ลำรู่ จังหวัดพังงา) ส่วนประกอบต่างๆ ของโครงสร้างปากในลักษณะดังที่กล่าวมามีความสมบูรณ์สูงสุดหรือมีการเติบโตสูงสุดเมื่อลูกอ๊อดเริ่มมีการเจริญของตุ่มขาหลัง (limb bud)

ลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงแรกของการเติบโตหลังจากที่ออกจากไข่ช่วงที่โครงสร้างปากยังเติบโตไม่เต็มที่ที่มีลักษณะแตกต่างจากลูกอ๊อดช่วงที่มีโครงสร้างปากเติบโตเต็มที่ คือ ลำตัวโปร่งใสจนสามารถมองเห็นอวัยวะภายใน ลูกอ๊อดมีลักษณะเฉพาะคือ มีต่อม (paratoidlike gland) ขนาดใหญ่กว่าตาเล็กน้อยอยู่บริเวณกึ่งกลางทางด้านข้างลำตัวและทางด้านท้ายของตาทั้งสองข้าง ด้านบนของลำตัวสีเหลืองหรือสีน้ำตาลอ่อนและมีจุดสีดำกระจายบริเวณช่องเปิดจุมูกด้านข้างลำตัวระหว่างช่องเปิดจุมูกกับตา และรอบตา ส่วนบริเวณ paratoidlike gland อาจมีหรือไม่มีจุดสีดำ โคนทางทางด้านบนลำตัวและด้านหน้าครึ่งทางมีจุดสีดำ 2 จุด บริเวณกล่องสมองมีแถบรูปสี่เหลี่ยมผืนผ้ายาวตามแนวกล่องสมอง 2 แถบ คือ ระหว่างตา และกึ่งกลางระหว่างตากับ paratoidlike gland ด้านล่างของลำตัวสีจางกว่าด้านบนและไม่มีจุดสีดำกระจาย แต่มีลักษณะเป็นแถบสีดำรูปวงกลมล้อมรอบวงลำไส้ ยกเว้นส่วนโคนทาง ส่วนหัวและลำตัวยาวและมีรูปร่างเป็นรูปไข่ ส่วนปลายของหัวมนและมีลักษณะลาดต่ำลงทางด้านล่าง รูจมูกอยู่กึ่งกลางระหว่างส่วนปลายของหัวกับตา ตาอยู่ด้านบนของหัวถัดจากรูจมูก ม่านตามีสีส้มจางทั้งวงรอบตา ช่องเปิดห้องเหงือก (spiracle) มีลักษณะเป็นท่อสั้นทอดไปทางด้านหลังของลำตัวมีตำแหน่งอยู่ทางด้านซ้ายบริเวณกึ่งกลางลำตัว ปากมีขนาดค่อนข้างใหญ่อยู่ทางด้านล่างที่ปลายสุดของหัว หางยาวประมาณ $1\frac{1}{2}$ เท่าของความยาวลำตัวและหัวรวมกัน แผ่นครึ่งทางมีความกว้างน้อยกว่าตัวหางและบริเวณตอนกลางของแผ่นครึ่งทางมีความกว้างมากที่สุด ครีบทางด้านบนเริ่มจากทางด้านท้ายของจุดสีดำที่โคนทาง ครีบทางด้านล่างเริ่มจากส่วนต้นของท่อทวาร ส่วนปลายของหางค่อนข้างแหลม หางมีจุดทรงกลมสีดำจากโคนทางจนถึงปลายหาง 2-7 จุด โดยเรียงตัวค่อนข้างเป็นแนวเส้นตรงตามความยาวของหาง จุดที่อยู่ทั้งสองข้างของหางอาจมีตำแหน่งไม่สมมาตรกัน ยกเว้นจุดแรกที่โคนทาง รวมทั้งอาจมีจำนวนจุดและขนาดของจุดไม่เท่ากัน โดยจุดแรกที่โคนทางมีขนาดใหญ่ที่สุด และจุดที่สองจะอยู่ประมาณกึ่งกลางของหาง แต่บางครั้งอาจมีจุดสีดำกระจายอย่างไม่เป็นระเบียบบนนอกเหนือจากจุดในแนวปกติ โดยจุดสีดำยังไม่มีสีส้มแดงล้อมรอบ

จุด ขอบของแผ่นครีบทงมีจุดสีดำขนาดเล็กกระจายค่อนข้างมาก ทวารมีลักษณะเป็นท่อนสั้น ๆ ขนาดค่อนข้างใหญ่และมีช่องเปิดออกทางด้านล่างของแผ่นครีบทง (ภาพที่ 37)



ภาพที่ 36 โครงสร้างปากที่ยังเติบโตไม่เต็มที่ของลูกอ๊อดเขียดเขาสูง



ภาพที่ 37 ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงโครงสร้างปากเติบโตไม่เต็มที่

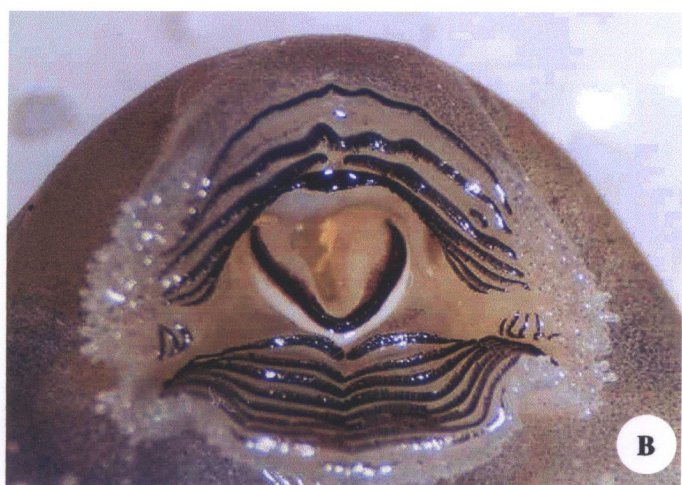
รูปร่างลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงที่โครงสร้างปากเติบโตเต็มที่ คือ ปากมีขนาดค่อนข้างใหญ่อยู่ทางด้านล่างที่ปลายสุดของหัว ช่องปากค่อนข้างใหญ่ จะงอยปากอยู่ตรงส่วนต้นสุดของช่องปากมีลักษณะเป็นแผ่นแคบสีดำ ด้านบนและด้านล่างของจะงอยปากมีขนาดเท่ากัน ถัดออกมาเป็นแถวของตุ่มฟันซึ่งมีจำนวนมาก ด้านบนของช่องปากมีตุ่มฟัน 7-8 แถว แถวบนสุด 2 แถวยาวต่อเนื่อง แถวถัดลงมาทุกแถวขาดตอนที่มีจะงอยปากคั่นกลางเป็นช่องว่าง ด้านล่างของช่องปากมีตุ่มฟัน 7-9 แถว ฟันแถวบนสุดขาดตอนเป็นช่องว่างแคบมาก แต่แถวถัดลงมาทุกแถวยาวต่อเนื่อง ตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากทุกแถวมีความยาวใกล้เคียงกัน ยกเว้นแถวล่างสุดที่สั้นกว่าแถวอื่นๆ นอกจากนั้นยังมีตุ่มฟันแถวสั้นๆ จำนวน 3-5 แถว ที่มุมของช่องปากด้านล่าง โดยเรียงตัวเป็นแถวขนานกันและตั้งฉากกับแถวของตุ่มฟันปกติและทั้งสองข้างอาจมีจำนวนแถวไม่เท่ากัน จากจำนวนแถวของตุ่มฟันเขียนเป็นสูตร คือ II:5+5/1+1:VI หรือ II:5+5/1+1:VII หรือ II:5+5/1+1:VIII หรือ II:6+6/1+1:VI หรือ II:6+6/1+1:VII หรือ II:6+6/1+1:VIII แผ่นหนังรอบปากค่อนข้างสั้นและมีเฉพาะด้านข้างและด้านล่างของช่องปาก ขอบแผ่นหนังมีรอยหยักเป็นลอน แต่บริเวณตรงกลางของทางด้านข้างเป็นรอยหยักลึก และมีตุ่มหนังขนาดเล็กและค่อนข้างยาวเรียงเป็นแถวไม่ขาดตอนอยู่โดยรอบแผ่นหนังรอบปากทางด้านข้าง 3-4 แถวและทางด้านล่างของช่องปาก 1 แถว ส่วนปลายตุ่มหนังมีสีดำ ด้านบนของช่องปากมีลักษณะโค้งนูน ไม่มีแผ่นหนังรอบปากและมีจุดสีดำเล็กๆ กระจายอยู่เต็มบนพื้นสีขาว (ภาพที่ 38) ลูกอ๊อดในช่วงนี้มีสีลำตัวแตกต่างกันเป็น 2 รูปแบบ (ภาพที่ 39) คือ

1. มีสีลำตัวคล้ายคลึงกับลูกอ๊อดช่วงที่โครงสร้างปากยังเติบโตไม่เต็มที่ แต่มีลักษณะบางประการที่แตกต่างออกไป เพราะบางครั้งจุดสีดำระหว่างช่องเปิดจมูกกับตาและบริเวณแนวกล่องสมองอาจไม่มีหรือเปลี่ยนรูปร่างไป นอกจากนั้นบริเวณกล่องสมองอาจมีจุดเพิ่มขึ้นมาหรือมีจุดดำขนาดเล็กกระจายเพิ่มมากขึ้น ม่านตาทั้งวงรอบตามีสีส้มสดเห็นได้ชัดเจน paratoidlike gland มีขนาดใหญ่มากคือประมาณ 3-4 เท่าของตาและมีลักษณะเป็นเนื้อนูนออกมา ทางด้านล่างลำตัวมีสีขาวขุ่นและลำตัวโปร่งใสมองเห็นวงลำไส้ แต่ไม่มีแถบสีดำเป็นวงล้อมรอบวงลำไส้ หางยาวมากโดยยาวเกือบ 2 เท่าของส่วนหัวและลำตัวรวมกัน แต่ในบางกลุ่มประชากรอาจมีความยาวของหางมากกว่า 2 เท่าของส่วนหัวและลำตัวรวมกัน จุดสีดำที่เรียงตัวในแนวเส้นตรงตามความยาวของหางจะมีสีส้มแดงล้อมรอบจุด โดยสีส้มแดงที่ล้อมรอบจุดแรกมีเส้นผ่านศูนย์กลางประมาณ 2 เท่าของจุดสีดำ ซึ่งสีส้มแดงนี้เกิดขึ้นเมื่อตุ่มขาหลังของลูกอ๊อดเจริญขึ้นมาแล้ว ส่วนจุดสีดำอื่นๆ ที่ไม่ได้เรียงตัวในแนวเส้นตรงจะไม่มีสีส้มแดงล้อมรอบ

2. ลำตัวมีสีดำนวล้ำทั้งตัวมองไม่เห็นจุดสีดำใด ๆ ยกเว้นส่วนด้านล่างลำตัวจะมีสีจางกว่า โดยมีพื้นเป็นสีขาวขุ่นและมีจุดสีดำขนาดเล็กมากกระจายอย่างหนาแน่น ส่วนหางมีสีดำนวล้ำเช่นเดียวกับลำตัว แต่ถ้าสังเกตให้ดีจะมองเห็นจุดดำที่มีวงสีส้มแดงล้อมรอบโดยเฉพาะจุดแรกที่โคนหาง และบางครั้งสีลำตัวของลูกอ๊อดเช่นนี้มีการเปลี่ยนแปลงโดยขีดจางลงจนกระทั่งมีสีลำตัวเป็นรูปแบบแรก

จากตัวอย่างลูกอ๊อดที่เติบโตน้อยที่สุดและมีการเจริญของตุ่มพื่นเรียงเป็นแถวด้านบนของช่องปาก 5 แถว และด้านล่างของช่องปาก 4 แถว จะมีการเจริญของลำไส้ซึ่งขดเรียงเป็นวงในระนาบเดียวกันและมีจำนวนวงลำไส้หลายชั้น จำนวน 8-11 วง จากนั้นเมื่อตุ่มพื่นด้านบนของช่องปากมีจำนวน 7 แถว และทางด้านล่างของช่องปากมีจำนวน 7 แถวเช่นกัน ลำไส้มีจำนวนวงเพิ่มขึ้นเป็น 12-15 วง จนกระทั่งลูกอ๊อดมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา ลำไส้จะมีจำนวนวงมากที่สุด คือ 14-18 วง ซึ่งนอกจากจะเพิ่มจำนวนวงลำไส้แล้วยังเพิ่มขนาดและเส้นผ่านศูนย์กลางของวงลำไส้ด้วย การนับจำนวนวงลำไส้เริ่มจากวงที่อยู่จุดศูนย์กลางออกมาถึงวงที่อยู่ติดกับโคนหาง (ภาพที่ 40)

ช่วงเวลาที่ตัวอ่อนเติบโตตั้งแต่ได้ตัวอย่างมา (ที่มีการเติบโตน้อยที่สุด) จนกระทั่งมีการเจริญของตุ่มขาหลัง ใช้ระยะเวลา 40-60 วัน (ภาพที่ 41)



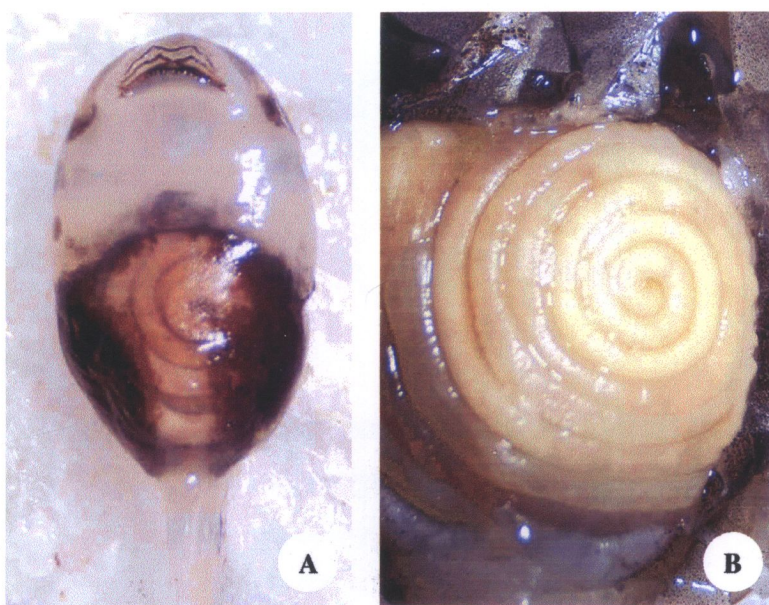
ภาพที่ 38 โครงสร้างปากที่เติบโตสูงสุดของลูกอ๊อดเขียดเขาสูง

A : สูตรโครงสร้างฟัน คือ II:5+5/1+1:VI

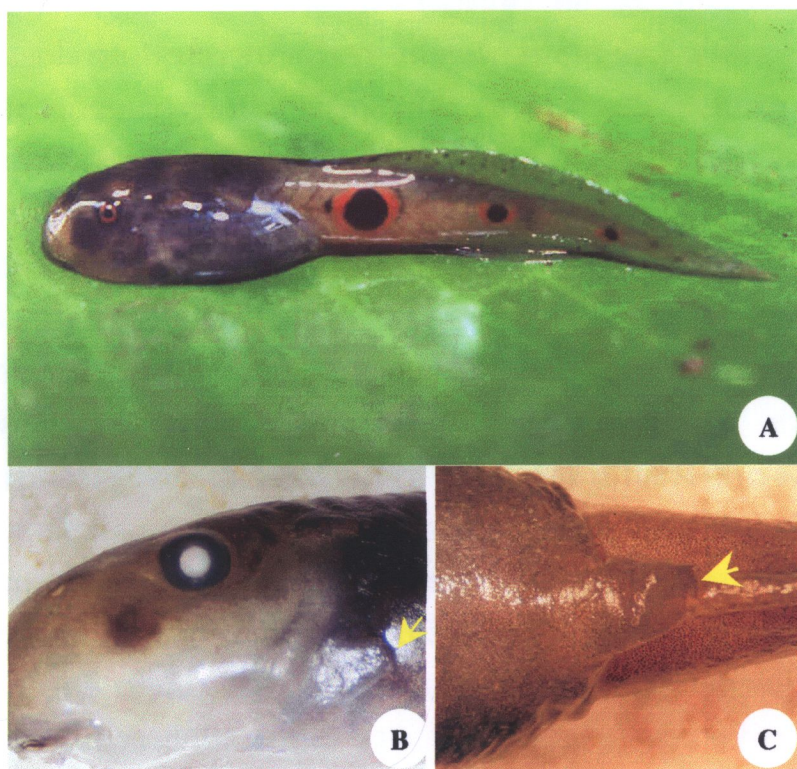
B : สูตรโครงสร้างฟัน คือ II:5+5/1+1:VIII



ภาพที่ 39 ลักษณะลูกอืดเขียดเขาสองที่แตกต่าง 2 รูปแบบ



ภาพที่ 40 การเจริญวงลำไส้ของลูกอืดเขียดเขาสอง
 A : วงลำไส้เมื่อโครงสร้างปากยังไม่เติบโตเต็มที่
 B : วงลำไส้เมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา



ภาพที่ 41 ลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา

A : ลักษณะรูปร่าง

B : ช่องเปิดห้องเหงือก

C : ท่อทวาร

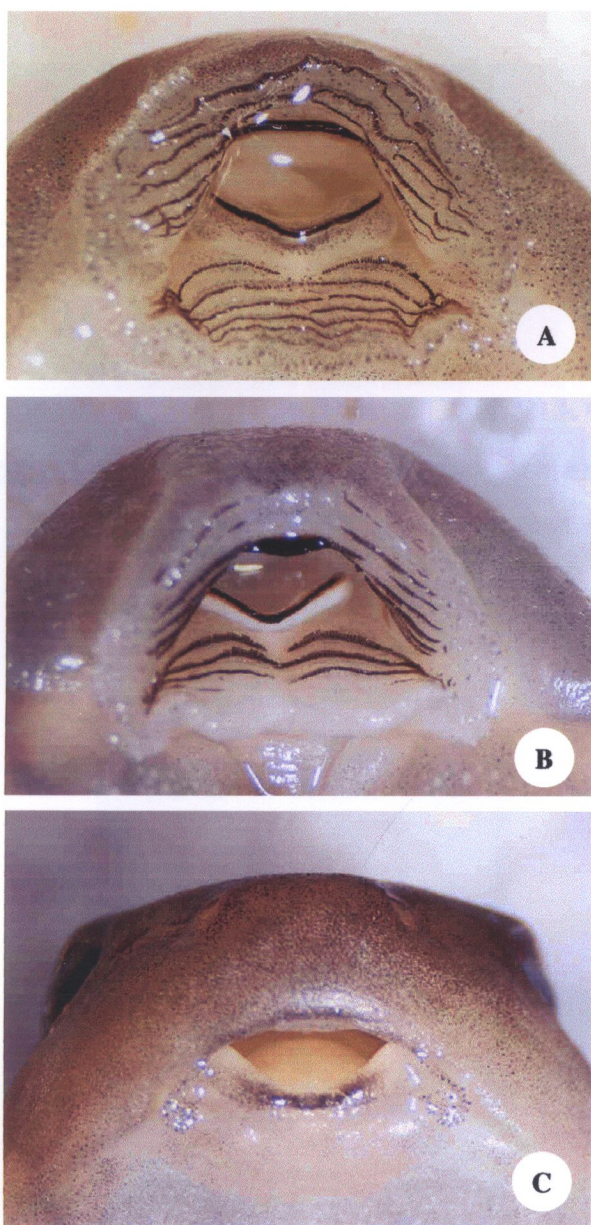
2.3 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่
 ระยะที่ตุ่มขาหลังเจริญจนกระทั่งเริ่มมีการเจริญของตุ่มขาหน้าโครงสร้างภายในปากยังไม่มีการเปลี่ยนแปลง แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหงือกเติบโตมากขึ้นโครงสร้างต่างๆ ภายในช่องปากจะเริ่มมีการเปลี่ยนแปลงเกิดขึ้น เมื่อเริ่มมีการลดรูปของโครงสร้างปาก โครงสร้างสำคัญที่เกี่ยวข้องกับการกินอาหารในระยะตัวเต็มวัยจะเริ่มเจริญขึ้นมา คือ ลิ้น โดยระยะแรกยังมีขนาดเล็ก การเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างปากเริ่มจากแผ่นหนังรอบปาก คือ ตุ่มหนังด้านข้างและด้านล่างมีขนาดสั้นลง ด้านบนของช่องปากที่มีลักษณะโค้ง (บริเวณตรงกลางของปาก) เริ่มยุบตัวลง ตุ่มฟันในช่วงกลางแถวของฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากลดรูปหมดไป ส่วนตุ่มฟันแถวอื่นๆ มีการลดขนาดของตุ่มฟันและจำนวนของตุ่มฟันลง และจะทยอยปากค่อยๆ บางลงโดยทางด้านล่างจะบางมากกว่าทางด้านบนช่องปาก เมื่อตุ่มขาหน้ามีขนาดใหญ่และเติบโตเป็นนิ้วมื่ออยู่ในท้องเหงือก ตรงกลางของแผ่นหนังรอบปากทางด้านล่างจะสั้นลงและเว้ามากขึ้น ตุ่มหนังบนแผ่นหนังทางด้านล่างและด้านข้างช่องปากหดสั้นลงอีก ตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากลดรูปหมดและแถวถัดลงมาที่เป็นแถวยาวต่อเนื่องลดรูปในช่วงกลางแถว ส่วนตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากลดรูปจากแถวล่างสุดขึ้นมาตามลำดับโดยลดรูปในช่วงกลางของแถวฟันก่อนเมื่อขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหงือกเติบโตเต็มที่ จะทยอยปากทั้งด้านบนและด้านล่างมีขนาดบางลงอีกครั้งหรือบางครั้งทางด้านล่างอาจลดรูปหมดไป เมื่อขาหน้าเติบโตออกมาภายนอกลำตัว จะทยอยปากได้ลดรูปหมดไปทั้งด้านบนและด้านล่าง คงเหลือแผ่นหนังรอบปากทางด้านล่างและด้านข้างของช่องปากขนาดสั้นๆ เท่านั้น และเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่ที่เหลือเพียงแผ่นหนังรอบปากและตุ่มหนังสั้นๆ เฉพาะบริเวณมุมปาก (ภาพที่ 42) ลิ้นเจริญมากขึ้น ความกว้างของช่องปากลดขนาดลงแต่ความยาวของช่องปากมีมากขึ้น โดยมีมุมปากอยู่ประมาณขอบด้านหน้าของลูกตา อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งโครงสร้างภายในช่องปากเริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่และตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหงือกเติบโตเต็มที่ หรือเมื่อมีการเติบโตของขาหน้าออกมาภายนอกลำตัวแล้ว

รูปร่างของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงการเติบโตตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงมีขาหน้าเติบโตเต็มที่คือ ตุ่มขาหลังของลูกอ๊อดมีลักษณะเป็นตุ่มเนื้อมีขาออกมาและค่อยๆ เติบโตไปเป็นส่วนของนิ้วตีนเล็กๆ ต่อจากนั้นขาหลังจะมีขนาดใหญ่ขึ้นและมีความยาวมากขึ้น ปลายนิ้วขยายกว้างเป็นตุ่มเล็กน้อยและมีแถบหรือจุดเล็กๆ สีน้ำตาลอ่อนหรือสีด่างๆ กระจายอยู่ทางด้านนอกของขา เมื่อขาหลังเติบโตได้ระยะหนึ่งหรือประมาณ $\frac{2}{3}$ ของการเติบโตจะมีการเจริญของตุ่มขาหน้ามีลักษณะเป็นรูปร่างขนาดเล็กอยู่ภายในท้องเหงือกแนบติดกับลำตัวและมีส่วนของข้อศอกด้านผิวหนังด้านข้างลำตัวเป็นตุ่มนูนออกมาเล็กน้อย ในช่วงนี้ลูกอ๊อดส่วนใหญ่มีการสะสมเม็ดสีทางด้านบนลำตัว โดยมีจุดสีด่างขนาดและรูปร่างแตกต่างกันกระจายเป็นร่างแห และมีปริมาณมากขึ้นเมื่อขาหน้าอยู่ในท้องเหงือกเติบโตมากขึ้นและเมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัว โดยผิว

หนังของห้องเหงือกบริเวณขาหน้าข้างขวาบางลงและขาดตรงตำแหน่งที่ขาหน้าข้างขวาออกมา ส่วนขาหน้าข้างซ้ายจะออกมาภายนอกลำตัวตรงตำแหน่งช่องเปิดห้องเหงือกโดยใช้ข้อศอกดันออกมา (ภาพที่ 43) ขาหน้าข้างขวาที่ออกมาก่อนทำให้ตำแหน่งช่องเปิดห้องเหงือกเปลี่ยนจากท่อเปิดทางด้านซ้ายของลำตัวมาเป็นช่องเปิดที่อยู่รอบโคนขาหน้าทั้งสองข้าง ด้านข้างลำตัวมีสีคล้ำกว่าด้านบนลำตัว ส่วนสีของหางเมื่อขาหน้าออกมานอกลำตัวและเติบโตเต็มที่จะมีสีเหลืองอ่อนหรือเป็นสีเหลืองจางตัดกับสีของลำตัวชัดเจน จุดสีดำบนหางมีสีจางลงเช่นกัน โดยเฉพาะสีส้มแดงที่ล้อมรอบจุดสีดำ เมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่จะเริ่มปรากฏสันขึ้นบริเวณรูจมูก ขอบบนของลูกตาส่งขึ้น เริ่มมีการเจริญของเปลือกตาแต่ยังไม่สามารถขยับเปลือกตาได้ ช่องรับแสงของตา (pupil) เริ่มเปลี่ยนรูปร่างจากทรงกลมไปเป็นวงรีในแนวนอน ม่านตามีสีส้มสดมากขึ้น ด้านข้างลำตัวเริ่มปรากฏรอยพับของหนัง (dorsolateral fold) พาดยาวตั้งแต่ด้านท้ายของลูกตาจนถึงส่วนท้ายของลำตัว ผิวหนังลำตัวเริ่มเปลี่ยนแปลงโดยผิวหนังด้านหลังหนาขึ้น ด้านท้องมีสีขาวและมีจุดสีดำขนาดเล็กกระจายโดยเฉพาะบริเวณคาง รวมทั้งมีการเจริญของกล้ามเนื้อผนังช่องท้องทำให้ไม่เห็นวงลำไส้จากภายนอกลำตัว ขอบปากด้านล่างมีสีดำ

วงลำไส้ตั้งแต่มีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมาจนกระทั่งมีการเจริญของตุ่มขาหน้า ซึ่งเป็นระยะที่ไม่มีการเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างภายในช่องปาก จำนวนวงลำไส้ก็ไม่เปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกัน แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเติบโตมากขึ้น ลำไส้เริ่มลดขนาดและจำนวนเหลือ 13-17 วง การลดรูปลำไส้เกิดขึ้นไม่เป็นระเบียบและไม่เป็นลำดับที่แน่นอนซึ่งมีลักษณะคล้ายเกลียวสปริง เริ่มมีการลดรูปของทวารโดยท่อทวารขาดออกจากครีบท่าง เมื่อขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่ลำไส้จะมีจำนวน 9-14 วง และเหลือ 8-12 วงเมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัว ช่องเปิดทวารลดรูปจากท่อยาวเป็นรูเปิดที่ด้านล่างของโคนหาง อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งจำนวนวงลำไส้เริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่หรือเมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัวเช่นเดียวกับการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างภายในช่องปาก (ภาพที่ 44)

ช่วงเวลาที่ลูกออดมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมาจนกระทั่งขาหน้าเติบโตเต็มที่ใช้ระยะเวลาประมาณ 95-125 วัน (ภาพที่ 45)

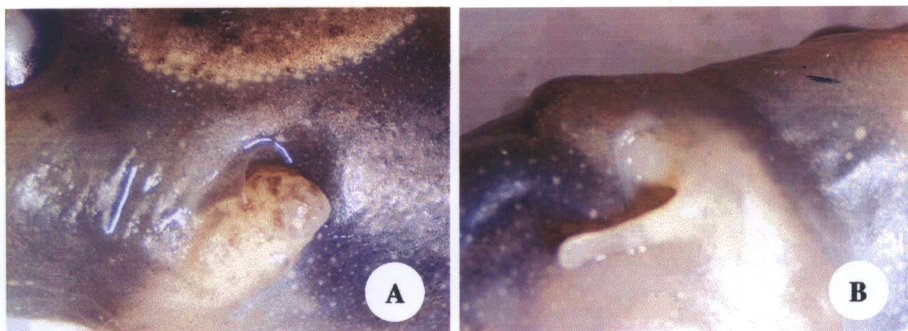


ภาพที่ 42 การลดรูปของโครงสร้างปากลูกอ๊อดเขียดเขาสูง

A : เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น

B : เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่

C : เมื่อขาหน้าออกมาภายนอก



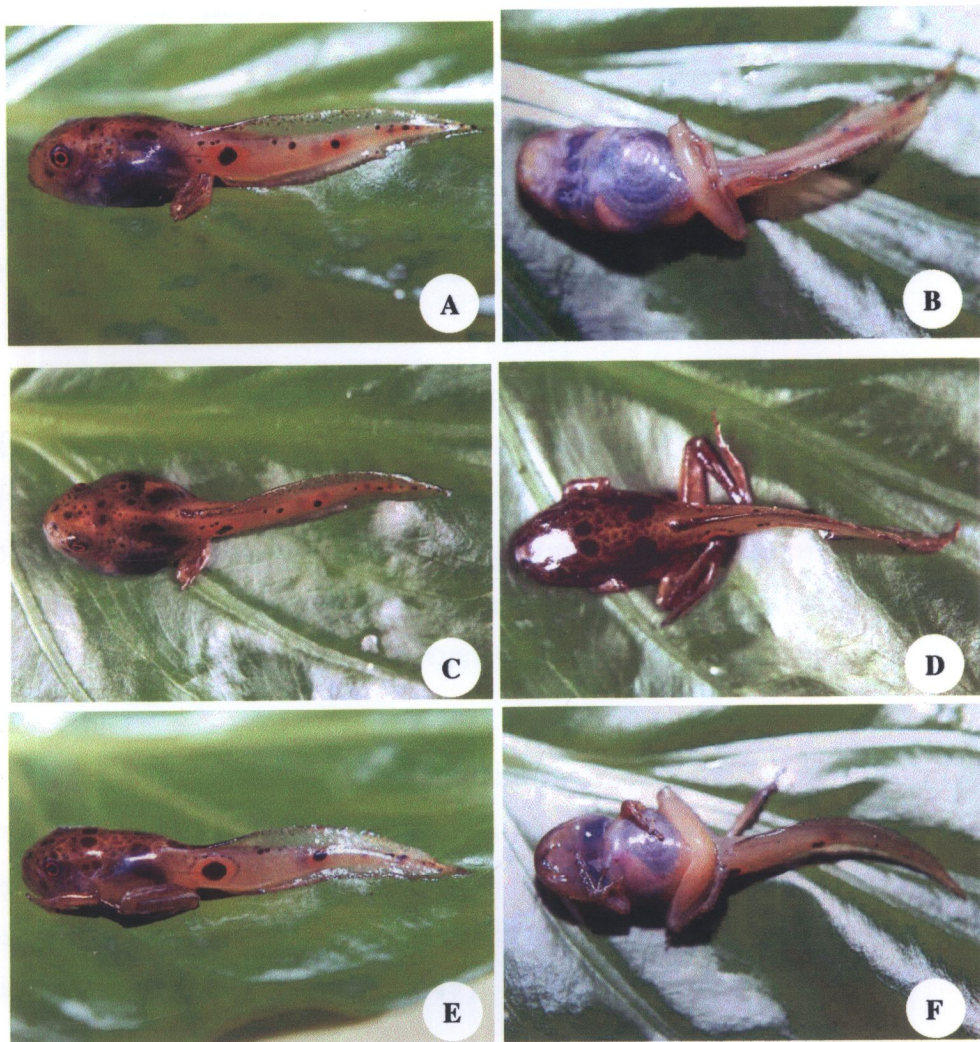
ภาพที่ 43 การออกของขาหน้าของลูกอ๊อดเขียดเขาสูง

A : ขาหน้าข้างซ้าย

B : ขาหน้าข้างขวา



ภาพที่ 44 การลดรูปง่ามไส้ของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่



ภาพที่ 45 การเติบโตของลูกอ๊อดเขียดเขาสองในช่วงขาหลังและขาหน้าเติบโตเต็มที่

A-C : ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสองเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่

D-F : ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสองเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่

2.4 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่มีการลดรูปของหางสมบูรณ์ เมื่อมีการลดรูปของหาง ห่องเหงือกที่อยู่โดยรอบโคนขาหน้าทั้งสองข้างเริ่มลดความยาวของช่องเปิด โดยเริ่มจากด้านท้ายของลำตัวก่อนและปิดอย่างสมบูรณ์เมื่อการลดรูปของหางเกือบจะสมบูรณ์ ซึ่งสัมพันธ์กับการลดรูปของเหงือกภายในห่องเหงือกที่ลดรูปหมดไปเช่นเดียวกันเมื่อห่องเหงือกปิด ขณะเดียวกันช่องเปิดจมูกเริ่มเปิดใช้และขยายขนาดของช่องเปิดกว้างขึ้นเมื่อหางเริ่มลดรูปหรือเมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวของหางหรือเมื่อเหลือเพียงดิ่งสีดำสั้น ๆ ที่ยังมองเห็นจุดสีดำล้อมรอบด้วยสีส้มของจุดแรกที่หาง ซึ่งเป็นการเปลี่ยนอวัยวะที่ใช้แลกเปลี่ยนก๊าซจากเหงือกมาเป็นปอดและผิวหนังแทน

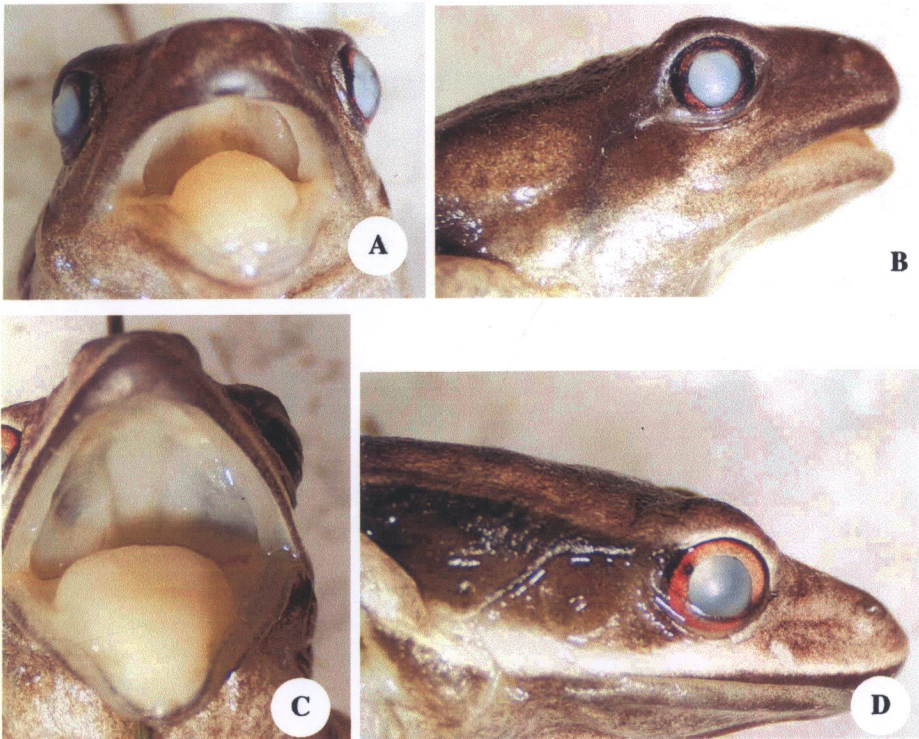
การเจริญของปากเป็นการพัฒนาปากให้มีความสมบูรณ์มากขึ้นเพื่อใช้กินอาหารในระยะตัวเต็มวัย เมื่อลูกอ๊อดเริ่มมีการลดรูปของหาง โดยปลายหางเริ่มมีสีดำขึ้นและบิดงอ ตุ่มบนแผ่นหนังรอบปากที่มุมปากลดรูปหมดไป จากนั้นมุมปากจะยืดยาวมาถึงกึ่งกลางของลูกตา เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางมุมปากจะยืดยาวมาถึงขอบล่างของลูกตา และเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์มุมปากจะยืดยาวมาถึงประมาณกึ่งกลางระหว่างขอบลูกตาด้านหลังกับต้นขาหน้า ส่วนการพัฒนาของลิ้นเป็นการเพิ่มขนาดความยาวให้มากขึ้น (ภาพที่ 46)

ส่วนของลำไส้มีการลดจำนวนของวงลงมากหลังจากที่ลูกอ๊อดมีขาหน้าเติบโตเต็มที่เมื่อหางลดรูปเพียงเล็กน้อยจะมีวงลำไส้จำนวน 6-7 วง เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางจะมีวงลำไส้จำนวน 3-4 วง และเมื่อหางเหลือเพียงดิ่งสีดำสั้น ๆ ที่ยังมองเห็นจุดสีดำล้อมรอบด้วยสีส้มของจุดแรกที่หางลำไส้ไม่มีการขดเป็นวงแต่มีลักษณะโค้งและยังคงหดสั้นลงอีกและจะสิ้นสุดเมื่อหางลดรูปหมด (ภาพที่ 47)

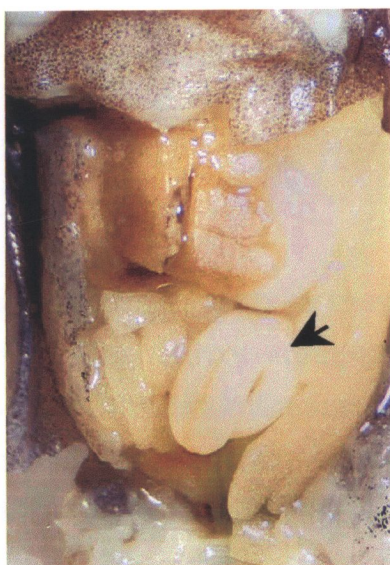
รูปร่างลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่หางลดรูปสมบูรณ์คือ เมื่อลูกอ๊อดเริ่มมีการลดรูปของหาง ส่วนของหางมีสีเหลืองจางมากขึ้น บริเวณรูจมูกมีลักษณะเป็นสันและส่วนขอบบนของลูกตาสูงมากขึ้น เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหาง รอยพับของหนังทางด้านข้างลำตัวมองเห็นชัดเจน เปลือกตาเริ่มขยับได้ ผิวหนังลำตัวหนามากขึ้น ด้านบนลำตัว ครึ่งล่างของด้านข้างลำตัว และด้านนอกของขาเปลี่ยนเป็นสีน้ำตาลอ่อนหรือสีน้ำตาลเทาทั้งหมดและจุดสีดำต่างๆ เริ่มจางลง เมื่อหางลดรูปเหลือเพียงดิ่งสีดำสั้น ๆ แต่ยังมองเห็นจุดสีดำล้อมรอบด้วยสีส้มจุดแรกที่หางจะเริ่มปรากฏการเจริญของรอยพับของหนังเหนือแผ่นเยื่อแก้วหู (supratympanic fold) และเยื่อแก้วหู (tympanic membrane) บริเวณด้านข้างลำตัวในส่วนกึ่งกลางระหว่างตากับ paratoidlike gland เมื่อหางลดรูปเหลือเพียงดิ่งสีดำสั้น ๆ เลยจุดสีดำจุดแรกที่หางแล้วส่วน paratoidlike gland จะเริ่มลดรูปและหายไปเมื่อมีการลด

รูปของหางอย่างสมบูรณ์ ช่องรับแสงของตาเปลี่ยนรูปร่างเป็นวงรีและมีเยื่อแก้วหูชัดเจน (ภาพที่ 48)

ช่วงเวลาที่ลูกอ๊อดมีขาหน้าเจริญเต็มที่จนถึงลดรูปของหางอย่างสมบูรณ์ใช้ระยะเวลา 18-35 วัน เพราะฉะนั้นการเติบโตของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในห้องปฏิบัติการตั้งแต่ไข่ได้รับการปฏิสนธิจนเปลี่ยนรูปร่างเป็นเขียดวัยอ่อนอย่างสมบูรณ์ใช้ระยะเวลาอย่างน้อยประมาณ 153-210 วัน



ภาพที่ 46 การพัฒนาปากของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในช่วงที่หางลดรูป
 A-B : เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหาง
 C-D : เมื่อลดรูปหางอย่างสมบูรณ์



ภาพที่ 47 การเจริญของลำไส้ของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์



ภาพที่ 48 การเติบโตของลูกอ๊อดในช่วงหางลดรูปจนถึงเป็นเขียดเขาสูงวัยอ่อน

- A : ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อหางเริ่มหด
- B : ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อหางลดรูปเหลือเป็นติ่งสีดำสั้น ๆ ที่ยังเห็นจุดสีดำจุดแรก
- C : ลักษณะลูกอ๊อดเขียดเขาสูงเมื่อหางลดรูปเหลือเป็นติ่งสีดำสั้น ๆ
- D : เขียดเขาสูงวัยอ่อน

อึ่งกรายลายเลอะ (Common ground toad, *Leptobrachium smithi*)

1. นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์

การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของอึ่งกรายลายเลอะ (Common ground toad, *Leptobrachium smithi*) ในพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ จังหวัดกาญจนบุรี คาดว่าแหล่งที่อยู่อาศัยของทั้งระยะตัวเต็มวัยและระยะวัยอ่อน (ลูกอ๊อด) เป็นสถานที่เดียวกับที่ใช้เป็นแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ซึ่งเป็นระบบน้ำไหล จากการเก็บข้อมูลพบอึ่งกรายลายเลอะเฉพาะระยะลูกอ๊อด และระยะที่เริ่มจะขึ้นบกไปเป็นอึ่งกรายวัยอ่อน โดยพบบริเวณลำห้วยและน้ำตกหลายพื้นที่ ได้แก่ ห้วยตะนาวศรี ห้วยบ้านอีปู และน้ำตกจ๊อกกะดิ่น ซึ่งเป็นพื้นที่เดียวกับที่พบเขียดเขาสูง แต่ที่ห้วยปากคอกไม่พบลูกอ๊อดอึ่งกรายลายเลอะ

เนื่องจากไม่พบการวางไข่ของอึ่งกรายลายเลอะจึงไม่ทราบลักษณะพื้นที่ที่ใช้ในการผสมพันธุ์และวางไข่ รูปแบบการวางไข่ และลักษณะของไข่ แต่การพบลูกอ๊อดในลำห้วยที่มีกระแสน้ำไหลอย่างต่อเนื่องไม่ขาดตอนทำให้คาดว่าอึ่งกรายลายเลอะวางไข่ในลำห้วยน้ำไหลที่เป็นแหล่งน้ำถาวร ที่ห้วยตะนาวศรีพบลูกอ๊อดในแอ่งน้ำที่เกิดจากการขยายตัวของลำห้วยและเป็นบริเวณที่มีกระแสน้ำไม่แรงมากนัก ลูกอ๊อดอาศัยตามพื้นที่ท้องน้ำที่เป็นโคลนหรือหลบซ่อนตามซอกกรวดหินหรือขอนไม้ ส่วนที่ลำห้วยอีปูและที่น้ำตกจ๊อกกะดิ่นพบลูกอ๊อดใกล้กับน้ำตกที่มีกระแสน้ำไหลไม่แรงมาก อาจเป็นหลังโซดหินหรือบริเวณแอ่งน้ำที่เกิดจากการขยายตัวของลำห้วยหรือคูกน้ำเล็กๆ ข้างน้ำตก ซึ่งมีระดับของน้ำค่อนข้างลึกและพื้นที่ท้องน้ำเป็นโคลนละเอียดที่มีก้อนหินอยู่ด้วย โดยอาศัยอยู่ตามพื้นที่ท้องน้ำ (ภาพที่ 33-34) และจากการศึกษาเพิ่มเติมที่น้ำตกตาดหมอก อุทยานแห่งชาติดอยสุเทพ-ปุย พบลูกอ๊อดบริเวณคูกน้ำข้างน้ำตกที่มีลักษณะเป็นแอ่งน้ำค่อนข้างนิ่ง ลึกประมาณ 30 เซนติเมตร พื้นที่ท้องน้ำเป็นโคลนมีใบไม้ทับถมอยู่ทางด้านข้างน้ำตกที่มีกระแสน้ำไหลแรง (ภาพที่ 49)

จากการศึกษาในเดือนมกราคมถึงเดือนธันวาคม 2542 พบลูกอ๊อดขนาดเล็กที่เพิ่งออกจากไข่ไม่นานนักและขนาดใหญ่แต่ยังไม่มี การเจริญของตุ่มขาหลังในช่วงเดือนมกราคมถึงเดือนกุมภาพันธ์และเดือนพฤศจิกายน จากนั้นพบลูกอ๊อดขนาดที่แตกต่างกันซึ่งส่วนใหญ่เป็นกลุ่มที่มีขนาดใหญ่ขึ้นและเริ่มมีการเจริญของตุ่มขาหลัง ต่อมาพบลูกอ๊อดระยะที่ลดรูปของหางและกำลังขึ้นบกจำนวนมากในช่วงเดือนมีนาคมจนถึงเดือนพฤษภาคมโดยเฉพาะในเวลากลางคืน ซึ่งกล่าวได้ว่าอึ่งกรายลายเลอะน่าจะผสมพันธุ์และวางไข่ในช่วงปลายฤดูฝนหรือต้นฤดูหนาว เพราะช่วงเวลาดังกล่าวเป็นช่วงที่น้ำในลำห้วยมีระดับน้ำไม่สูงและกระแสน้ำไม่แรง และเปลี่ยนรูป

ร่างเสร็จสมบูรณ์ในช่วงปลายฤดูแล้งที่น้ำในลำห้วยลดระดับลงหรือต้นฤดูฝนก่อนที่จะระดับน้ำในลำห้วยจะเพิ่มสูงขึ้นและมีกระแสน้ำไหลแรงลักษณะเดียวกับลูกอ๊อดเขียดเขาสูง

นอกจากพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ การสำรวจเพิ่มเติมพบการแพร่กระจายของลูกอ๊อดในพื้นที่ น้ำตกตาดหมอก อุทยานแห่งชาติดอยสุเทพ-ปุย จังหวัดเชียงใหม่, อุทยานแห่งชาติแก่งกระจาน จังหวัดเพชรบุรี, น้ำตกวังเคียงคู้ อุทยานแห่งชาติเขาหลัก-ลำรู่, น้ำตกลำปี อุทยานแห่งชาติเขาลำปี-หาดท้ายเหมือง จังหวัดพังงา และคลองตึก อำเภอยะหา จังหวัดยะลา



ภาพที่ 49 สภาพนิเวศแหล่งที่อยู่ (บริเวณน้ำตกตาดหมอก) ของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะ

2. การเติบโตของระยะวัยอ่อนอิงกรายลายละเอียด

2.1 การเติบโตของตัวอ่อนภายในไข่ เนื่องจากไม่พบการวางไข่ของอิงกรายลายละเอียด จึงไม่ทราบการพัฒนาและการเจริญของตัวอ่อนช่วงที่อยู่ภายในไข่ รวมทั้งลักษณะการวางไข่และรูปแบบของไข่

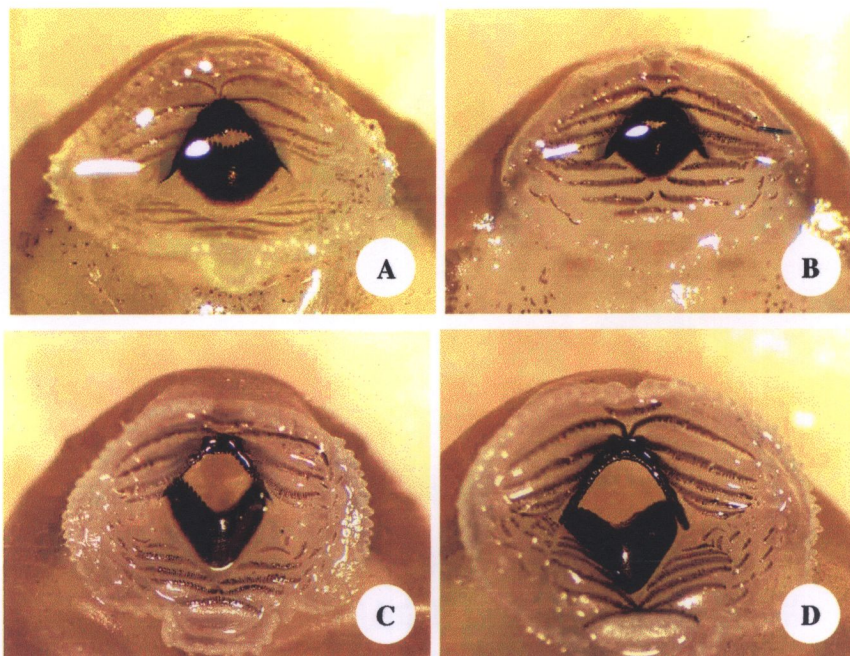
2.2 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง จากตัวอย่าง ลูกอ๊อดในช่วงที่มีการเติบโตน้อยที่สุดคือ เริ่มมีการเจริญของโครงสร้างปาก ได้แก่ จงอยปากมีลักษณะเป็นแผ่นค่อนข้างกว้างสีดำและมีรอยหยักไม่แหลมคม ส่วนปลายจะงอยปากเรียวแหลม มีการเติบโตของตุ่มฟัน (denticle) เรียงตัวเป็นแถวอยู่ด้านบนของช่องปากจำนวน 5 แถว แถวบนสุดเป็นแถวยาวต่อเนื่อง ตุ่มฟันถัดลงมาทุกแถวขาดตอนโดยมีจะงอยปากด้านบนคั่นกลางเป็นช่องกว้าง ด้านล่างของช่องปากมีตุ่มฟัน 4 แถว แถวของตุ่มฟัน 3 แถวบนขาดตอนมีจะงอยปากด้านล่างคั่นกลางเป็นช่องกว้าง (ช่องจะแคบลงเมื่อตุ่มฟันมีการเติบโตมากขึ้น) บริเวณตรงกลางของแถวฟัน ส่วนตุ่มฟันแถวล่างสุดยาวต่อเนื่อง และมีการเจริญของแผ่นหนังรอบปากเป็นแผ่นสั้นๆ นอกจากนั้นยังมีการเติบโตของตุ่มฟันแถวสั้นๆ ต่อจากปลายแถวของตุ่มฟันปกติทางช่องปากทั้งด้านบนและด้านล่าง (ยกเว้นแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปาก) และที่มุมปาก (ตุ่มฟันแถวสั้นเติบโตน้อยกว่าแถวของตุ่มฟันปกติ) มีจำนวน 5-12 แถว แต่จากการศึกษาพบว่าการเติบโตของแถวฟันสั้นๆ มีความผันแปรเกิดขึ้นเพราะบางครั้งอาจมีการเจริญแถวของตุ่มฟันเมื่อด้านบนของช่องปากมีตุ่มฟัน 6 แถวและด้านล่างของช่องปากมีตุ่มฟัน 5 แถว (ภาพที่ 50)

ระยะต่อมาตุ่มฟันจะมีจำนวนแถวของตุ่มฟันเพิ่มขึ้นโดยเริ่มจากแถวบนสุดทางด้านล่างของช่องปากซึ่งเป็นแถวขาดตอน จากนั้นเป็นแถวของตุ่มฟันทางด้านบนของช่องปากถัดจากแถวขาดตอนลงมาและมีลักษณะเป็นแถวขาดตอนเช่นเดียวกัน การเพิ่มจำนวนของแถวฟันจะสลับกันระหว่างช่องปากทางด้านบนกับด้านล่างในลักษณะเช่นนี้จนกระทั่งทางด้านบนของช่องปากมีตุ่มฟัน 6-7 แถว โดยแถวบนสุดยาวต่อเนื่อง แต่แถวถัดลงมาทุกแถวขาดตอน ส่วนทางด้านล่างของช่องปากมีตุ่มฟัน 6-7 แถว ทุกแถวขาดตอน ยกเว้นแถวล่างสุด และตุ่มฟันแถวสั้นที่มุมปากจะมีจำนวนของแถวฟันเพิ่มขึ้น การเติบโตของฟันจนครบทุกแถวใช้ระยะเวลา 45-60 วัน หลังจากได้ตัวอย่างลูกอ๊อด นอกจากนั้นอาจมีตุ่มฟันทางด้านบนของช่องปากต่อจากแถวขาดตอนแถวล่างสุดเพิ่มขึ้นอีก 1-2 แถว โดยไม่มีการเพิ่มจำนวนแถวของตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปาก ระหว่างที่ตุ่มฟันมีจำนวนแถวเพิ่มขึ้น ตัวตุ่มฟันมีขนาดเล็ก แผ่นหนังรอบปากยืดยาวและตุ่มบนแผ่นหนังเพิ่มจำนวนมากขึ้น จะงอยปากเติบโตเป็นแผ่นกว้างขึ้น แต่ส่วนประกอบของโครงสร้างปากยังเติบโตไม่เต็มที่ เมื่อลูกอ๊อดเติบโตมากขึ้น มีขนาดตัวใหญ่และยาวมากขึ้น

โครงสร้างต่าง ๆ ของปากได้พัฒนาด้วยการมีขนาดใหญ่ขึ้นและเพิ่มความสมบูรณ์มากขึ้น โดยตุ่มพินทุกแถวมีจำนวนตุ่มพินและความยาวของตุ่มพินมากขึ้น แผ่นหนังรอบปากทั้งด้านข้างและด้านล่างของปากยืดยาวขึ้น ส่วนตุ่มขาหลังที่เจริญขึ้นมาในระยะแรกมีลักษณะเป็นตุ่มเนื้อยื่นออกมาทางด้านข้างของโคนทางด้านล่างลำตัว

จากลูกอ๊อดที่เติบโตจนน้อยที่สุดที่ได้ตัวอย่างมา (ภาพที่ 51) ซึ่งมีการเจริญของตุ่มพินเรียงเป็นแถวที่ด้านบนของช่องปาก 5 แถว และด้านล่างของช่องปาก 4 แถว จะมีการเจริญของลำไส้ซึ่งขดเรียงเป็นวงในระนาบเดียวกันและมีจำนวน (ระนาบของวงลำไส้) หลายชั้นเรียงซ้อนกัน จำนวน 8-13 วง เมื่อตุ่มพินด้านบนของช่องปากมีจำนวน 6-7 แถว และทางด้านล่างของช่องปากมีจำนวนแถวพิน 6-7 แถว ลำไส้มีจำนวนเพิ่มขึ้นเป็น 12-16 วง เมื่อลูกอ๊อดมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา ลำไส้มีจำนวน 15-20 วง นอกจากเพิ่มจำนวนวงลำไส้ยังเพิ่มขนาดและเส้นผ่านศูนย์กลางของวงลำไส้ด้วย การนับจำนวนวงลำไส้เริ่มจากวงที่อยู่จุดศูนย์กลางออกมาถึงวงที่อยู่ติดกับโคนหาง (ภาพที่ 52)

ช่วงเวลาที่ลูกอ๊อดเติบโตตั้งแต่ได้ตัวอย่างมา (ที่เติบโตจนน้อยที่สุด) จนกระทั่งมีตุ่มขาหลังเจริญ (ภาพที่ 53) ใช้ระยะเวลา 50-65 วัน



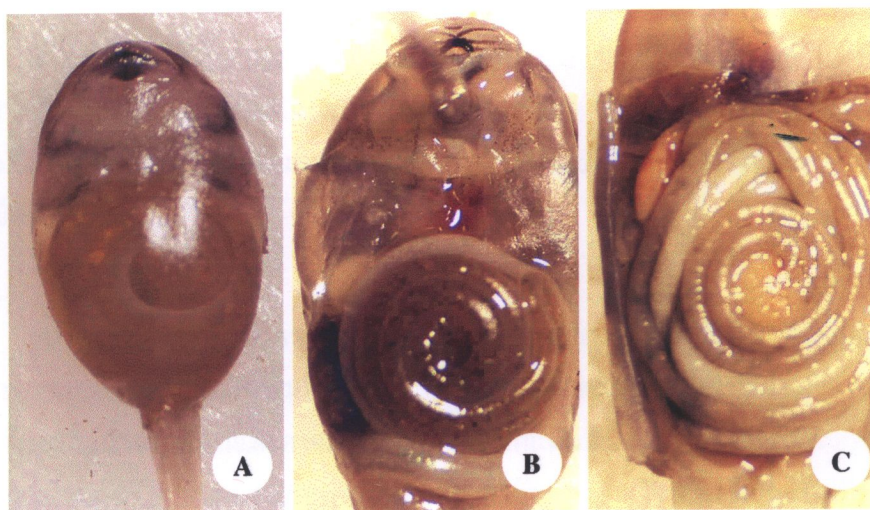
ภาพที่ 50 โครงสร้างปากที่ยังเติบโตไม่เต็มที่ของลูกอ๊อดซึ่งกรายลายเลอะ

A-C : ตุ่มพินเพิ่มจำนวนแถวและเจริญมากขึ้น

D : ตุ่มพินขึ้นครบทุกแถว



ภาพที่ 51 ลักษณะลูกอ๊อดซึ่งกรายลายเลอะในช่วงโครงสร้างปากเติบโตไม่เต็มที่



ภาพที่ 52 การเจริญวงลำไส้ของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะ

A : วงลำไส้เมื่อโครงสร้างปากยังไม่เติบโตเต็มที่

B : วงลำไส้เมื่อโครงสร้างปากเติบโตเต็มที่

C : วงลำไส้เมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา

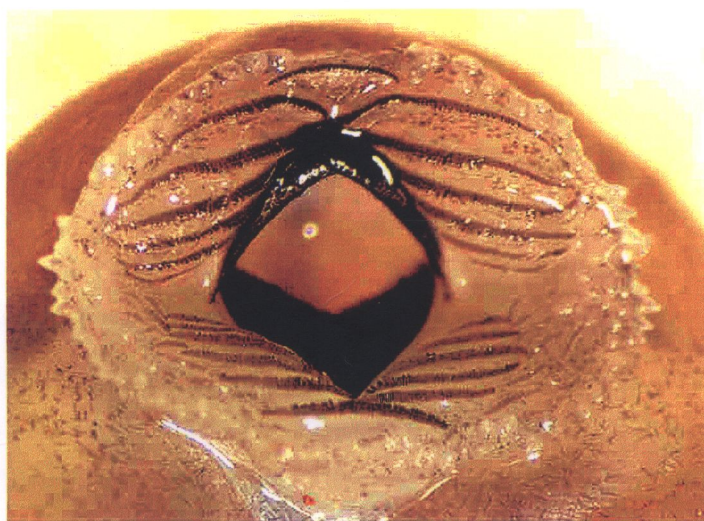


ภาพที่ 53 A-B : ลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะเมื่อตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมา

2.3 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่
โครงสร้างปากที่พัฒนาอย่างต่อเนื่องจะมีความสมบูรณ์สูงสุดหรือเติบโตสูงสุดในช่วงที่ตุ่มขาหลังของลูกอ๊อดมีลักษณะเป็นตุ่มเนื้อมีขาหน้าหรือเติบโตไปเป็นส่วนของนิ้วตีนเล็กๆ และมีการสะสมของเม็ดสี

รูปร่างของลูกอ๊อดยิ่งกรายละเอียดในช่วงที่ตุ่มขาหลังเติบโตจากมีลักษณะเป็นตุ่มเนื้อมีขาหน้าจนเปลี่ยนแปลงเป็นนิ้วเล็กๆ คือ ลำตัวโปร่งใสจนมองเห็นอวัยวะภายใน ลำตัวด้านบนสีเหลืองหรือน้ำตาลอ่อนและอาจมีหรือไม่มีจุดหรือแต้มสีดำ ถ้ามีอาจมีจำนวนมากหรือน้อย ตลอดจนมีขนาด รูปร่าง และตำแหน่งไม่คงที่ ลำตัวด้านล่างสีจางกว่าหรือเป็นสีขาวและไม่มีจุดใดๆ กระจาย ส่วนหัวและลำตัวเป็นรูปไข่ค่อนข้างแบนในแนวราบ ส่วนปลายของหัวมนและลาดต่ำลง รูมูกอยู่กึ่งกลางระหว่างส่วนปลายของหัวกับตา ตาอยู่ด้านบนของหัวถัดจากรูมูก ม่านตาสีเหลืองหรือส้มจางทั้งวงรอบตา ช่องเปิดท้องเหนือเป็นท่อนสั้นทอดไปทางด้านหลังของลำตัวมีตำแหน่งอยู่ทางด้านซ้ายบริเวณกึ่งกลางลำตัว โครงสร้างปากมีขนาดค่อนข้างใหญ่อยู่ทางด้านล่างที่ปลายสุดของหัว แผ่นหนังรอบปากมีรูปร่างกลมและค่อนข้างสั้น บริเวณด้านบนของช่องปากมีเฉพาะตุ่มหนึ่งและตรงกลางแผ่นหนังรอบปากขาดตอนเป็นช่องว่างแคบๆ แต่แผ่นหนังรอบปากทางด้านล่างมีรอยหยัก 2 แห่งทำให้บริเวณตรงกลางแผ่นหนังรอบปากมีลักษณะเป็นพู ขอบแผ่นหนังรอบปากมีตุ่มหนึ่งขนาดเล็กและสั้นเรียงเป็นแถวไม่ขาดตอนรอบปาก 1 แถว ส่วนปลายตุ่มหนึ่งไม่มีสี ด้านบนของช่องปากมีลักษณะโค้งนูนและมีจุดสีดำเล็กๆ กระจายบนพื้นสีเหลือง ถัดเข้ามาเป็นแถวของตุ่มฟันซึ่งมีจำนวนมาก ด้านบนของช่องปากมีตุ่มฟัน 6-8 แถว แถวบนยาวต่อเนื่องและเป็นแถวสั้นมาก ยาวประมาณ 3-4 เท่าของช่องว่างระหว่างแผ่นหนังรอบปาก แถวถัดลงมาทั้งหมดขาดตอน โดย 2 แถวถัดลงมาจากแถวบนสุดขาดตอนเป็นช่องว่างแคบๆ ส่วนแถวที่เหลือทั้งหมดขาดตอนที่มีจะงอยปากด้านบนคั่นกลางเป็นช่องกว้าง ด้านล่างของช่องปากมีตุ่มฟัน 6-7 แถว ตุ่มฟันทุกแถวขาดตอน ยกเว้นตุ่มฟันแถวล่างสุดที่ยาวต่อเนื่อง โดยแถวขาดตอน 2 แถวถัดขึ้นมาจากแถวยาวต่อเนื่องขาดตอนเป็นช่องว่างแคบๆ และตุ่มฟันแถวที่เหลือทั้งหมดขาดตอนเป็นช่องกว้างที่มีจะงอยปากด้านล่างคั่นกลาง ตุ่มฟันแถวล่างสุดสั้นกว่าแถวอื่นๆ จำนวนแถวของตุ่มฟันด้านบนของช่องปากจะเท่ากับหรือมากกว่าแถวของตุ่มฟันด้านล่างของช่องปากเสมอ นอกจากนั้นยังมีตุ่มฟันแถวสั้นๆ ซึ่งส่วนใหญ่ขนานกับปลายแถวของตุ่มฟันปกติทั้งด้านบนและด้านล่างของช่องปาก (ยกเว้นแถวบนสุดของช่องปากทางด้านบน) และเรียงเป็นวงขนานกับขอบแผ่นหนังรอบปากอย่างไม่เป็นระเบียบที่บริเวณมุมปาก มีจำนวนของแถวประมาณ 18-28 แถว และทั้งสองข้างอาจมีจำนวนแถวไม่เท่ากัน จากจำนวนแถวของตุ่มฟันปกติเขียนสูตรโครงสร้างได้ คือ $I:5+5/5+5:I$ หรือ $I:6+6/5+5:I$ หรือ $I:6+6/6+6:I$ หรือ $I:7+7/6+6:I$ จะงอยปากอยู่ตรงส่วนต้นสุดของช่องปากมีลักษณะเป็นแผ่นกว้างสีดำและมีรอยหยักไม่แหลมคม ส่วนปลายของจะงอยปากเรียวแหลม จะงอยปากด้านล่างมีขนาดใหญ่

กว่าด้านบนเล็กน้อย (ภาพที่ 54) ทางค่อนข้างใหญ่ ยาวประมาณ $1\frac{1}{2}$ เท่าของความยาวลำตัว และหัวรวมกัน และตรงส่วนกลางของแผ่นครีบทงมีความกว้างมากที่สุด ครีบทงด้านบนเริ่มต้นจากด้านท้ายของโคนหางเล็กน้อย ครีบทงด้านล่างเริ่มจากส่วนต้นของท่อทวาร แผ่นครีบทงเล็กและมีความกว้างน้อยกว่าตัวหาง แผ่นครีบทงด้านบนและด้านล่างมีความกว้างเท่ากัน ส่วนปลายของทางค่อนข้างแหลม ทางและครีบทงอาจมีหรือไม่มีจุดสีดำแต้มสีดำกระจาย ถ้ามีอาจมีจำนวนมากหรือน้อย รวมทั้งขนาดและตำแหน่งไม่คงที่เช่นเดียวกับบริเวณลำตัว นอกจากนั้นจุดที่อยู่ทั้งสองข้างของทางอาจมีตำแหน่งไม่สมมาตรกัน แต่จะมีลักษณะเฉพาะ คือ มีจุดหรือแต้มขนาดใหญ่ทางด้านข้างบริเวณโคนหางที่ต่อกับลำตัว ทวาร (anus) เป็นท่อและมีช่องเปิดออกทางขวาของโคนครีบทง



ภาพที่ 54 โครงสร้างปากที่เติบโตสูงสุดของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะ
สูตรโครงสร้างฟัน คือ I:6+6/5+5:I

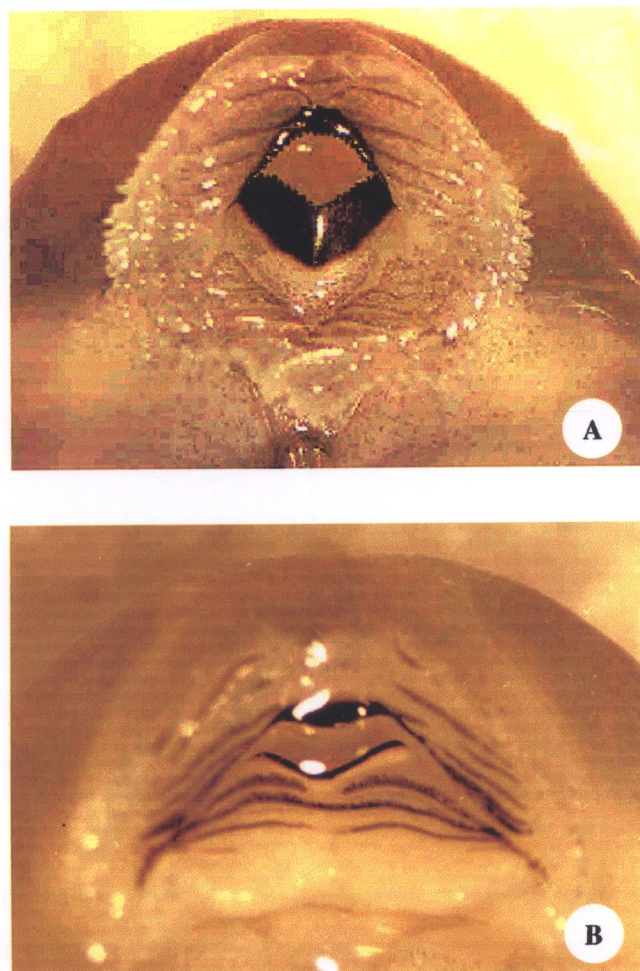
เมื่อตุ่มขาหลังมีขนาดใหญ่และมีความยาวมากขึ้นจนกระทั่งเติบโตเต็มที่ คือ มีนิ้วตีน ปลายนิ้วขยายกว้างเป็นตุ่มเล็กน้อย มีแผ่นหนังซึ่งระหว่างนิ้วประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวนิ้ว และมีแถบสีดำพาดขวางด้านนอกของขา ในช่วงที่ขาหลังเติบโตได้ระยะหนึ่งหรือประมาณ $\frac{2}{3}$ ของการเติบโตจะมีตุ่มขาหน้าเจริญขึ้นมา มีลักษณะเป็นรูปร่างขาขนาดเล็กอยู่ภายในห้องเหงือกแนบติดกับลำตัวและมีส่วนของข้อศอกดันส่วนผิวหนังข้างลำตัวเป็นตุ่มนูนออกมาเล็กน้อย ระยะนี้โครงสร้างภายในปากยังไม่เปลี่ยนแปลง แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเติบโตมากขึ้นโครงสร้างต่าง ๆ ภายในช่องปากจึงเริ่มเปลี่ยนแปลง โดยเริ่มจากแผ่นหนังรอบปากและตุ่มหนังมีขนาดสั้นลง โดยเฉพาะด้านบนและด้านล่างของช่องปาก ตุ่มฟันแต่ละแถวเริ่มลดรูปของขนาดตุ่มฟันและจำนวนของตุ่มฟัน เมื่อตุ่มขาหน้ามีขนาดใหญ่และเติบโตมากขึ้น แผ่นหนังรอบปากและตุ่มหนังจะสั้นมาก โดยเหลือเพียงตุ่มหนังทางด้านข้างและที่มุมปากเท่านั้น แผ่นหนังรอบปากสั้นลงและเกิดรอยเว้าในส่วนตรงกลางทางด้านบนและด้านล่างของช่องปาก แถวของตุ่มฟันลดรูปโดยเริ่มจากช่วงกลางของตุ่มฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากพร้อมกับตุ่มฟันแถวล่างสุดที่อยู่ด้านล่างของช่องปาก และจะทยอยปากเริ่มลดรูป เมื่อขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่ จะทยอยปากมีจะบางลงอีกจนไม่มีรอยหยักและทางด้านล่างบางมากกว่าด้านบน (ภาพที่ 55) ตุ่มฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากลดรูปหมดไปและแถวที่ขาดตอนถัดลงมา 2 แถวลดรูปในช่วงกลางแถว ตุ่มฟันทางด้านล่างของช่องปากลดรูปในลักษณะเดียวกับทางด้านบนของช่องปาก และตุ่มฟันแถวสันบริเวณมุมปากลดรูปหมดไป ในระยะนี้มีโครงสร้างสำคัญที่เกี่ยวข้องกับการกินอาหารของตัวเต็มวัยเจริญขึ้นมา คือ ลิ้น โคนลิ้นติดอยู่กับด้านหน้าของช่องเปิดปากและยังมีความยาวไม่มาก เมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัว ด้านบนของช่องปากที่มีลักษณะโค้ง (บริเวณตรงกลางของปาก) เริ่มยุบตัวลง และเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่ จะทยอยปากได้ลดรูปหมดไป ตุ่มฟันแถวที่เหลือทั้งหมดลดรูปหมดไป โดยตุ่มฟันด้านบนของช่องปากลดรูปต่อจากแถวบนลงตามลำดับ ส่วนตุ่มฟันด้านล่างของช่องปากลดรูปจากแถวล่างขึ้นไปตามลำดับ แผ่นหนังรอบปากเหลือเฉพาะบริเวณมุมปากและมีขนาดสั้น ต่อจากนั้นแผ่นหนังรอบปากจึงลดรูปหมด ช่องปากมีความกว้างลดลงแต่มีความยาวมากขึ้น โดยมุมปากอยู่ประมาณขอบด้านหน้าของลูกตา ลิ้นยืดยาวมากขึ้น อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งโครงสร้างในช่องปากเริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่และตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่ หรือเมื่อเติบโตออกมาภายนอกลำตัวแล้ว

ในช่วงที่ลูกอ๊อดต้องการยลายและเมื่อตุ่มขาหลังเจริญจนกระทั่งขาหน้าเติบโตเต็มที่ จะมีการเปลี่ยนแปลงลักษณะภายนอกคือ เมื่อตุ่มขาหลังเติบโตมากขึ้นมีตุ่มขาหน้าเจริญขึ้นมา ขาหลังจะขนาดใหญ่ขึ้นและมีความยาวมากขึ้น ปลายนิ้วขยายกว้างเป็นตุ่มเล็กน้อยและมีแถบสีดำเข้มพาดขวางทางด้านนอกของขา ม่านตาครึ่งทางด้านบนเริ่มมีสีแตกต่างจากส่วนอื่น เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในห้องเหงือกเติบโตเต็มที่ ลำตัวด้านบนของลูกอ๊อดเริ่มมีสีดำขึ้น มีจุดสีดำที่มี

ขนาดและรูปร่างไม่แน่นอนและมีจุดสีเหลืองหรือส้มอยู่ตรงกลางกระจายทั่วไป จุดด้านข้างลำตัวมีขนาดเล็กกว่าด้านบนลำตัวและเรียงตัวตามความยาวของลำตัว แต่ด้านบนเรียงตัวไม่เป็นระเบียบ ลำตัวด้านล่างเป็นสีขาวย่น เริ่มปรากฏสันขึ้นบริเวณรูจมูก ขอบบนของลูกตายกสูงขึ้น ม่านตาครึ่งทางด้านบนมีสีส้มแดงมากขึ้น เมื่อขาหน้าเติบโตออกมาภายนอกลำตัว โดยผิวหนังของท้องเหือกบริเวณขาหน้าข้างขวาบางลงและขาดออกตรงตำแหน่งที่ขาหน้าข้างขวาออกมา ส่วนขาหน้าข้างซ้ายหลุดออกมาภายนอกลำตัวตรงตำแหน่งช่องเปิดท้องเหือกโดยมีส่วนของข้อศอกดันออกมา ขาหน้าข้างขวาที่ออกมาก่อนทำให้ตำแหน่งช่องเปิดของท้องเหือกเปลี่ยนจากท่อเปิดทางด้านซ้ายลำตัวมาเป็นช่องเปิดที่อยู่รอบโคนขาหน้าทั้งสองข้าง เมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่และมีแถบสีดำเข้มพาดขวางทางด้านนอกของขาเช่นเดียวกับขาหลัง ลำตัวด้านบนมีสีคล้ำมากขึ้น ส่วนลำตัวด้านล่างและครึ่งล่างของด้านข้างลำตัวมีจุดสีขาวกระจาย รวมทั้งมีการเจริญของกล้ามเนื้อผนังช่องท้องทำให้ไม่เห็นวงลำไส้จากภายนอกลำตัว ส่วนหน้าสุดของหัวเหนือปากมีแถบสีดำ 2 แถบพาดระหว่างรูจมูก เปลือกตาเริ่มเจริญแต่ยังไม่สามารถขยับเปลือกตาได้ ช่องรับแสงของตา (pupil) เปลี่ยนรูปร่างจากทรงกลมไปเป็นวงรีในแนวตั้ง เริ่มปรากฏรอยพับของหนังเนื้อแผ่นเยื่อแก้วหู (supratympanic fold) ตั้งแต่รูจมูกไปที่รักแร้ของขาหน้า เมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัวและเติบโตเต็มที่ส่วนหางกลับมีสีเหลืองอ่อนลงหรือเป็นสีเหลืองจางตัดกับสีของลำตัวชัดเจน ม่านตาครึ่งบนมีสีส้มแดงสดมาก ผิวหนังลำตัวเริ่มเปลี่ยนแปลงโดยด้านหลังหนาขึ้น (ภาพที่ 56)

วงลำไส้ตั้งแต่ตุ่มขาหลังเจริญเป็นนิ้วเล็ก ๆ จนกระทั่งตุ่มขาหน้าเริ่มเจริญ ซึ่งเป็นระยะโครงสร้างภายในช่องปากไม่มีการเปลี่ยนแปลง จำนวนวงลำไส้ก็ไม่เปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกัน แต่เมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหือกเติบโตมากขึ้น ลำไส้เริ่มลดขนาดและจำนวนวงเหลือ 14-18 วง การลดรูปลำไส้เกิดขึ้นอย่างไม่เป็นระเบียบและไม่เป็นลำดับที่แน่นอน เริ่มลดรูปของทวาร เมื่อขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหือกเติบโตเต็มที่ลำไส้จะมีจำนวน 10-13 วง และเหลือเพียง 7-9 วง เมื่อขาหน้าออกมาภายนอกลำตัวและเติบโตเต็มที่ ช่องเปิดทวารลดรูปจากท่อยาวเป็นรูเปิดที่ด้านล่างของโคนหาง อย่างไรก็ตามพบว่าบางครั้งจำนวนวงลำไส้เริ่มเปลี่ยนแปลงเมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหือกเติบโตเต็มที่ หรือมีการเติบโตออกมาภายนอกลำตัวแล้วเช่นเดียวกับการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างภายในช่องปาก

ช่วงเวลาที่ลูกออดมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมาจนกระทั่งขาหน้าเติบโตเต็มที่ใช้ระยะเวลาประมาณ 115-140 วัน



ภาพที่ 55 การลดรูปของโครงสร้างปากของลูกอ๊อดซึ่งกรายลายเลอะ

A : เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตมากขึ้น

B : เมื่อตุ่มขาหน้าเติบโตเต็มที่



ภาพที่ 56 การเติบโตของลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะในช่วงขาหลังเจริญจนถึงขาหน้าเติบโตเต็มที่
 A : ลักษณะลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะเมื่อตุ่มขาหลังเจริญเป็นส่วนของขาหลัง
 B-C : ลักษณะลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะเมื่อเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่
 D : ลักษณะลูกอ๊อดอิงกรายลายเลอะเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่

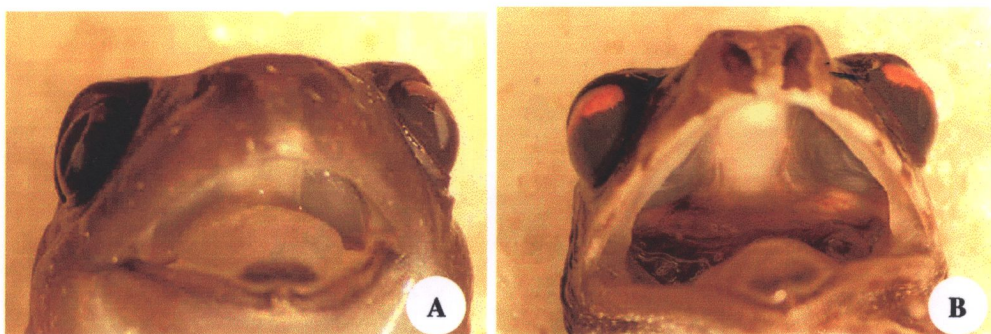
2.4 การเติบโตของตัวอ่อนตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่มีการลดรูปของหางสมบูรณ์ เมื่อมีการลดรูปของหาง ห่องเหงือกที่อยู่โดยรอบโคนขาหน้าทั้งสองข้างเริ่มลดความยาวของช่องเปิด โดยเริ่มจากด้านหลังของลำตัวก่อนและปิดอย่างสมบูรณ์เมื่อการลดรูปของหางเกือบสมบูรณ์ ซึ่งสัมพันธ์กับการลดรูปของเหงือกภายในห่องเหงือกที่ลดรูปหมดไปเช่นเดียวกันเมื่อห่องเหงือกปิด ขณะเดียวกันช่องเปิดจมูกเริ่มเปิดใช้และขยายขนาดของช่องเปิดกว้างขึ้นเมื่อหางเริ่มลดรูป หรือเมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวของหาง หรือเมื่อเหลือเพียงดิ่งสีดำสั้น ๆ ซึ่งเป็นการเปลี่ยนอวัยวะที่ใช้แลกเปลี่ยนก๊าซจากเหงือกมาเป็นปอดและผิวหนังแทน

การเจริญของปากเป็นการพัฒนาปากให้มีความสมบูรณ์มากขึ้นเพื่อใช้กินอาหารในระยะตัวเต็มวัย เมื่อลูกอ๊อดเริ่มลดรูปของหางและส่วนปลายของหางเริ่มบิดงอและมีสีดำขึ้น มุมปากจะยืดยาวมาถึงส่วนต้นของลูกตา จากนั้นมุมปากจะยืดยาวมาถึงกึ่งกลางของลูกตา เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางมุมปากจะยืดยาวมาถึงขอบล่างของลูกตา และเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์มุมปากจะยืดยาวมาถึงประมาณกึ่งกลางระหว่างขอบลูกตาด้านหลังกับต้นขาหน้า ส่วนการพัฒนาของลิ้นภายในช่องปากเป็นการเพิ่มขนาดความยาวให้มากขึ้น (ภาพที่ 57)

ส่วนของลำไส้ลดจำนวนของวงลงมากหลังจากที่ลูกอ๊อดมีขาหน้าเติบโตเต็มที่ เมื่อหางลดรูปเพียงเล็กน้อยจะมีวงลำไส้จำนวน 5-6 วง เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหางจะมีวงลำไส้จำนวน 2-3 วง และเมื่อหางเหลือเพียงดิ่งสีดำลำไส้ไม่มีการขดเป็นวงแต่มีลักษณะโค้งและยังคงหดสั้นลงอีกและจะสิ้นสุดเมื่อหางลดรูปหมดไป (ภาพที่ 58)

เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาว ส่วนหน้าสุดของหัวมีลักษณะเป็นสันตัดตรง บริเวณจมูกมีลักษณะเป็นสันและขอบบนของลูกตาส่งมากขึ้น รอยพับของหนังเหนือแผ่นเยื่อแก้วหุ้มมองเห็นชัดเจนโดยขอบบนมีสีส้มแดงเช่นเดียวกับสีมันดาคริ่งด้านบน ส่วนด้านล่างมีสีดำ เปลือกตาเริ่มขยับได้ ผิวหนังลำตัวหนามากขึ้น เมื่อหางลดรูปเหลือเพียงดิ่งสีดำสั้น ๆ ช่องรับแสงของตาเปลี่ยนรูปร่างเป็นวงรีในแนวตั้งชัดเจน

ช่วงเวลาที่ลูกอ๊อดเติบโตตั้งแต่ขาหน้าเจริญเต็มที่จนถึงลดรูปของหางหมดไปอย่างสมบูรณ์ ใช้ระยะเวลา 14-22 วัน เพราะฉะนั้นการเติบโตของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงในห้องปฏิบัติการตั้งแต่ไข่รับการปฏิสนธิจนเมื่อเปลี่ยนรูปร่างเป็นเขียดวัยอ่อนวัยอ่อนอย่างสมบูรณ์ใช้ระยะเวลาอย่างน้อยประมาณ 179-227 วัน (ภาพที่ 59)



ภาพที่ 57 การพัฒนาปากของลูกอ๊อดซึ่งกรายลายเลอะในช่วงที่หางลดรูป

A : เมื่อหางลดรูปประมาณครึ่งหนึ่งของความยาวหาง

B : เมื่อลดรูปหางอย่างสมบูรณ์



ภาพที่ 58 การเจริญของลำไส้ของลูกอ๊อดซึ่งกรายลายเลอะเมื่อหางลดรูปอย่างสมบูรณ์



ภาพที่ 59 การเติบโตของลูกอ๊อดในช่วงทางลดรูปจนถึงเป็นอึ่งกรายลายเลอะวัยอ่อน

A : ลักษณะลูกอ๊อดอึ่งกรายลายเลอะเมื่อทางเริ่มหด

B-C : อึ่งกรายลายเลอะวัยอ่อน

วิจารณ์ผล

นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์

การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของกบทั้ง 4 ชนิด ที่มีแหล่งอาศัยในระบบนิเวศน้ำไหลเหมือนกัน แต่ทั้ง 4 ชนิดได้ปรับตัวให้มีความต้องการทางนิเวศวิทยาในการสืบพันธุ์ที่แตกต่างกัน โดยพบว่ากบหัวชาปุมและเขียดอ่องที่มีแหล่งอาศัยในพื้นที่เดียวกันได้ปรับตัวให้มีความต้องการทางนิเวศวิทยาในการใช้พื้นที่เพื่อผสมพันธุ์วางไข่ ลักษณะการวางไข่ และรูปแบบการวางไข่ รวมทั้งมีช่วงเวลาในการสืบพันธุ์ที่แตกต่างกัน โดยพื้นที่ที่กบหัวชาปุมใช้ในการผสมพันธุ์วางไข่ คือ บริเวณคั่งลำห้วยที่แยกจากลำห้วยหลัก หรือเป็นแอ่งน้ำขนาดเล็กที่อยู่ข้างลำห้วย หรือแอ่งน้ำซึ่งที่เกิดจากการแห้งขอดของน้ำในลำห้วย หรือเป็นส่วนของลำห้วยที่ไม่ได้รับอิทธิพลจากกระแสน้ำที่แรง และมีการผสมพันธุ์วางไข่เกือบตลอดปี ส่วนพื้นที่ที่เขียดอ่องใช้ในการผสมพันธุ์วางไข่คือ แอ่งหินซึ่งเป็นบริเวณที่มีกระแสน้ำนิ่งมาก และมีการผสมพันธุ์วางไข่ในช่วงที่มีฝนตก แต่ถ้าพบ 2 ชนิดต่างกันมีช่วงเวลาการสืบพันธุ์ใกล้เคียงกันและผสมพันธุ์วางไข่ในพื้นที่เดียวกันดังเช่นกรณีของเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะได้พบว่าลูกอ๊อดของแต่ละชนิดจะแพร่กระจายอยู่ในสภาพที่ต่างกันของลำห้วย ซึ่งอาจเป็นไปได้ว่าเพื่อลดการแข่งขันระหว่างกัน

การศึกษาได้พบกบหัวชาปุมและเขียดอ่องอาศัยอยู่ในพื้นที่ทั้งสองแห่งที่ทำการศึกษา แต่จะวางไข่และพบลูกอ๊อดในปริมาณที่ต่างกัน เพราะที่อุทยานแห่งชาติเขาใหญ่พบเพียงระยะลูกอ๊อดกบหัวชาปุมและมีจำนวนน้อย แต่ได้พบการวางไข่ของเขียดอ่องและพบลูกอ๊อดเขียดอ่องจำนวนมาก ทั้งนี้อาจเนื่องจากพื้นที่ของอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่มีสภาพนิเวศตรงกับความต้องการเพื่อใช้ในการผสมพันธุ์วางไข่ของเขียดอ่อง เนื่องจากมีลานหินเปิดโล่งและมีแอ่งหินที่มีน้ำซึ่งบริเวณลำห้วย ในขณะที่ลำห้วยหรือลำธารจะมีกระแสน้ำไหลแรง ลำห้วยบางช่วงค่อนข้างกว้างและมีระดับน้ำค่อนข้างลึก และมีเพียงส่วนน้อยที่ลำห้วยมีพื้นที่ตื้นน้ำเป็นกรวดหินหรือโคลนที่มีใบไม้ทับถมซึ่งเป็นสภาพนิเวศที่กบหัวชาปุมชอบใช้เป็นแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ ส่วนในพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิพบการวางไข่ของกบหัวชาปุมและพบลูกอ๊อดกบหัวชาปุมจำนวนมาก แต่ไม่พบการวางไข่ของเขียดอ่องและลูกอ๊อดเขียดอ่อง ทั้งนี้อาจด้วยสาเหตุเดียวกันคือ พื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิมีสภาพนิเวศตรงกับความต้องการเพื่อใช้ในการผสมพันธุ์วางไข่ของกบหัวชาปุม เนื่องจากส่วนใหญ่เป็นลำห้วยค่อนข้างเล็กที่กระแสน้ำไหลช้าหรือนิ่ง และมีระดับความลึกของน้ำไม่มาก นอกจากปัจจัย

ทางสภาพนิเวศที่ไม่เหมาะสมดังกล่าวแล้วปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมอื่นๆ ก็อาจมีผลต่อการผสมพันธุ์ วางไข่เช่นกัน เช่น ปริมาณน้ำฝนที่แตกต่างกัน อุณหภูมิของน้ำและอากาศ

การเลือกพื้นที่เพื่อใช้วางไข่มีความสัมพันธ์กับลักษณะการวางไข่ กล่าวคือกบห้วยขาปุมวางไข่ติดกับตะกอนโคลนหรือใบไม้ โดยด้านบนของไข่อยู่ต่ำกว่าผิวน้ำเล็กน้อยจึงไม่จำเป็นต้องวางไข่บริเวณที่มีกระแสน้ำนิ่ง แต่ต้องมีระดับความลึกของพื้นที่ที่น้ำไม่มาก ในขณะที่เขียดอ่องวางไข่เป็นแพลอยอยู่บริเวณผิวน้ำซึ่งไม่ยึดติดกับวัสดุใดๆ จึงจำเป็นต้องวางไข่บริเวณที่มีน้ำนิ่งและมีระดับน้ำลึกมากกว่า โดยเฉพาะแอ่งหินที่มีน้ำขังจึงเป็นพื้นที่ที่มีความเหมาะสมมาก อย่างไรก็ตามกล่าวได้ว่าทั้งสองชนิดสามารถวางไข่ได้ทั้งแหล่งน้ำชั่วคราวและแหล่งน้ำถาวร อีกปัจจัยหนึ่งที่ทำให้กบทั้ง 2 ชนิดวางไข่ในแหล่งน้ำค่อนข้างนิ่งคือ ลูกอ๊อดของทั้งสองชนิดมีขนาดตัวค่อนข้างเล็กไม่สามารถต้านกระแสน้ำที่ไหลแรงของส่วนอื่นๆ ของลำห้วยได้ ซึ่งเสี่ยงต่อการดำรงชีวิตในช่วงลูกอ๊อด

การสืบพันธุ์ของกบแต่ละชนิดต้องการสภาพนิเวศเพื่อการผสมพันธุ์วางไข่ที่แตกต่างกัน กลุ่มที่วางไข่ในน้ำก็ต้องการแหล่งน้ำลักษณะต่างๆ กัน เช่น *Rana cyanophlyctis* วางไข่ทั้งในแหล่งน้ำถาวรและแหล่งน้ำชั่วคราว อาจเป็นอ่างเก็บน้ำ คูน้ำหรือแอ่งน้ำขังที่เกิดจากน้ำฝน และวางไข่ครั้งละประมาณ 300-500 ฟอง (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) *Rana vibicaria* วางไข่ในแหล่งน้ำที่เป็นลำห้วยน้ำไหลรินหรือแอ่งน้ำขังขนาดเล็กข้างลำห้วยและวางไข่ติดแน่นอยู่กับก้อนหิน ไข่ถูกวางต่ำกว่าระดับผิวน้ำเล็กน้อย (Zweifel, 1964b) ซึ่งคล้ายคลึงกับแหล่งวางไข่ของกบห้วยขาปุม รวมทั้งตำแหน่งของไข่ที่วาง แต่มีรูปแบบการวางไข่และมีลักษณะไข่แตกต่างกัน *Tripion petasatus* วางไข่ในแอ่งหินปูนที่มีน้ำขังและใบไม้ทับถม มีความลึกประมาณ 40 เซนติเมตร (Duellman และ Klass, 1964) ซึ่งคล้ายคลึงกับแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ของเขียดอ่อง *Kaloula pulchra* วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราวที่เกิดขึ้นหลังจากมีฝนตกหนัก *Rana chalconota* วางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำนิ่งและแหล่งน้ำไหล โดยวางไข่ครั้งละประมาณ 50-100 ฟองบริเวณผิวน้ำ (Leong และ Chou, 1999) ซึ่งคล้ายคลึงกับการวางไข่ของเขียดอ่อง *Rana cancrivora* วางไข่เป็นแพอยู่บนผิวน้ำในแหล่งน้ำนิ่ง โดยกลุ่มไข่เกาะติดอยู่กับพืชน้ำหรือวัสดุอื่นๆ ที่ลอยน้ำ จำนวนประมาณ 50-70 ฟอง (Alcala, 1962 ; Leong และ Chou, 1999)

การศึกษาแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ของกบห้วยขาปุมพบว่าแหล่งที่อยู่จะเป็นทั้งของตัวเต็มวัยและระยะลูกอ๊อดเป็นพื้นที่เดียวกันซึ่งเป็นระบบนิเวศน้ำไหล และวางไข่บริเวณที่มีกระแสน้ำค่อนข้างนิ่งหรือแอ่งน้ำขังข้างลำห้วยขนาดเล็ก มีความลึกของน้ำไม่มาก พื้นที่ที่น้ำเป็นโคลนละเอียดที่มีใบไม้ทับถม วางไข่ครั้งละประมาณ 30-50 ฟอง ซึ่งเป็นจำนวนใกล้เคียงกับการ

ศึกษาภห้วยชาปุมในประเทศไต้หวันของ Tsuji และ Lue (1998) ที่ระบุว่าแหล่งผสมพันธุ์วางไข่เป็นลำห้วยขนาดเล็กที่กว้างประมาณ 30–50 เซนติเมตร ระดับความลึกของน้ำ 0.5–2.0 เซนติเมตร และวางไข่บนดินปนกรวดหรือโคลนที่มีใบไม้ทับถม จำนวนประมาณ 50 ฟอง (ระหว่าง 26–72 ฟอง) ส่วนเขียดอ่องมีแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ในแอ่งหินที่มีน้ำขังหรือคั่งลำห้วยที่แยกจากลำห้วยหลัก โดย Smith (1916) กล่าวว่าพบลูกอ๊อดเขียดอ่องอาศัยในแอ่งน้ำนิ่งของลำห้วยขนาดเล็กบนภูเขา Zweifel (1968) กล่าวว่ากบที่วางไข่ในน้ำเย็นจะวางไข่ต่ำกว่าระดับผิวน้ำ ซึ่งกบห้วยชาปุมก็เช่นเดียวกันคือวางไข่ในน้ำค่อนข้างเย็นเนื่องจากสองข้างของลำห้วยมีต้นไม้ปกคลุมค่อนข้างหนาแน่นจึงทำให้อุณหภูมิของน้ำไม่สูงมาก ส่วนกบที่วางไข่ในแหล่งน้ำอุ่นส่วนใหญ่จะวางไข่เป็นแพลอยบริเวณผิวน้ำ เช่น *Phrynohyes venulosa* วางไข่ตามหนองบึงที่เป็นแหล่งน้ำนิ่งและเป็นน้ำอุ่น มีอุณหภูมิโดยเฉลี่ยประมาณ 27 องศาเซลเซียส โดยวางไข่เป็นแพที่ผิวน้ำ (Zweifel, 1964a) ซึ่งคล้ายคลึงกับเขียดอ่องที่วางไข่ในแอ่งน้ำบนลานหินที่เปิดโล่งทำให้อุณหภูมิของน้ำค่อนข้างสูง (Zweifel, 1968 ; Porter, 1972)

การเลือกแหล่งผสมพันธุ์วางไข่มีความสัมพันธ์กับช่วงเวลาการเติบโตในระยะลูกอ๊อด กล่าวคือ กลุ่มที่ลูกอ๊อดมีระยะการเติบโตนานจะต้องการแหล่งน้ำถาวร (Skelly, 1997) ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาการเติบโตของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะในห้องปฏิบัติการที่มีช่วงเวลานานถึง 163–245 วันและ 179–227 วันตามลำดับก็ได้พบลูกอ๊อดอาศัยในแหล่งน้ำถาวร ส่วนกลุ่มที่ลูกอ๊อดมีระยะการเติบโตรวดเร็วจะผสมพันธุ์วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราว (Skelly, 1997) อย่างไรก็ตามในบางครั้งกลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราวก็วางไข่ในแหล่งน้ำถาวร ซึ่งการศึกษาการเติบโตของลูกอ๊อดกบห้วยชาปุมและเขียดอ่องในห้องปฏิบัติการที่มีช่วงเวลาเพียง 53–78 วัน และ 38–62 วันตามลำดับได้พบว่าแหล่งผสมพันธุ์วางไข่มีทั้งในแหล่งน้ำชั่วคราวและแหล่งน้ำถาวร

สำหรับช่วงการสืบพันธุ์ที่มีความสัมพันธ์กับพื้นที่วางไข่ ได้พบว่ากบห้วยชาปุมผสมพันธุ์วางไข่เกือบตลอดทั้งปีอาจเนื่องจากสามารถเลือกพื้นที่วางไข่ให้เหมาะสมได้ในทุกฤดูกาล คือ ในช่วงที่ลำห้วยมีปริมาณน้ำน้อยและมีแอ่งน้ำขังก็สามารถวางไข่ได้ ในช่วงที่มีฝนตกทำให้มีปริมาณน้ำมากขึ้นก็เลือกวางไข่ในบริเวณที่หลบกระแสน้ำแรง เช่น วางไข่ตามรากไม้ที่ยื่นลงมาในลำห้วย ซึ่งคล้ายคลึงกับการศึกษาของ Cree (1984) ที่พบว่า *Litoria ewingi* ซึ่งผสมพันธุ์ตลอดทั้งปีสามารถวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำนิ่งและและแหล่งน้ำถาวรได้ ส่วนเขียดอ่องที่ผสมพันธุ์วางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำนิ่งและและแหล่งน้ำถาวร แต่จากการศึกษาพบว่าสืบพันธุ์เฉพาะช่วงฤดูฝนเท่านั้น ซึ่งเป็นช่วงที่มีน้ำขังตามแอ่งหินและลำห้วยมีปริมาณน้ำมากขึ้น ในขณะที่เขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะผสมพันธุ์วางไข่ในช่วงปลายฤดูฝนหรือต้นฤดูหนาวในแหล่งน้ำถาวร ซึ่งเป็นช่วงที่ปริมาณน้ำในลำห้วยลดลงและความแรงของกระแสน้ำลดลงแล้ว ซึ่งเป็นการลดอัตราการตายของ

ลูกอ๊อดที่เพิ่งฟักออกจากไข่ โดยลูกอ๊อดเปลี่ยนรูปร่างเสร็จสมบูรณ์ในช่วงปลายฤดูแล้งที่น้ำในลำห้วยลดระดับลงหรือต้นฤดูฝนก่อนที่ระดับน้ำในลำห้วยจะเพิ่มสูงขึ้นและมีกระแสน้ำไหลแรง ซึ่งจัดเป็นกลุ่มที่สืบพันธุ์ในฤดูหนาวในการแบ่งกลุ่มตามฤดูกาลการสืบพันธุ์ของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกในประเทศไทยโดย จารุจินต์ (2531)

ในทางกลับกัน พื้นที่ที่ใช้ในการวางไข่ก็มีความสัมพันธ์กับช่วงเวลาการสืบพันธุ์ Porter (1972) กล่าวว่ากลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำชั่วคราวจะสืบพันธุ์ในช่วงที่มีฝนตกหนัก เพราะฉะนั้นส่วนใหญ่จึงผสมพันธุ์วางไข่ในช่วงฤดูฝน เช่น Spieler และ Linsenmair (1997) ศึกษาการเลือกพื้นที่วางไข่ของ *Hoplobatrachus occipitalis* โดยวางไข่ในแอ่งหินตามริมฝั่งแม่น้ำในช่วงฤดูฝน เนื่องจากเป็นช่วงที่มีน้ำขังเกิดขึ้น เพราะฉะนั้นระดับน้ำที่เพิ่มสูงขึ้นจึงเป็นตัวบ่งชี้ให้มีพฤติกรรมการวางไข่ ซึ่งคล้ายคลึงกับเขียดอ่องที่ส่วนใหญ่จะวางไข่ในแอ่งหินที่มีน้ำขังในช่วงฤดูฝนเช่นกัน ในขณะที่กลุ่มที่วางไข่ในแหล่งน้ำถาวรนั้น ฝนไม่มีอิทธิพลในการกระตุ้นการสืบพันธุ์ จึงไม่ได้สืบพันธุ์ในช่วงฤดูฝน (Fukuyama และ Kusano, 1992) ลักษณะดังกล่าวสอดคล้องกับเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะที่ผสมพันธุ์วางไข่ในช่วงปลายฤดูฝนหรือต้นฤดูหนาว ฉะนั้นปัจจัยด้านระดับน้ำและความแรงของกระแสในลำห้วยน่าจะเป็นปัจจัยที่มีผลต่อช่วงเวลาการสืบพันธุ์วางไข่ ในขณะที่แตกบห้วยขาปุมวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำชั่วคราวและในแหล่งน้ำถาวรจึงผสมพันธุ์วางไข่ได้เกือบตลอดปี

จากการพบลูกอ๊อดของเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะเป็นจำนวนมากในช่วงฤดูสืบพันธุ์ แตกกลับพบระยะตัวเต็มวัยของทั้งสองชนิดค่อนข้างน้อย อาจเป็นเพราะว่าเมื่อลูกอ๊อดเปลี่ยนรูปร่างเสร็จสมบูรณ์และขึ้นมาดำรงชีวิตบนบกไม่ได้ใช้พื้นที่สองข้างลำห้วยเป็นแหล่งอาศัย เนื่องจากบริเวณสองข้างของลำห้วยอี่ปู้และน้ำตกจ๊อกกะดันค่อนข้างแห้งแล้ง ในขณะที่พบระยะตัวเต็มวัยของกบห้วยขาปุมค่อนข้างมาก อาจเนื่องมาจากเมื่อลูกอ๊อดเปลี่ยนรูปร่างเสร็จสมบูรณ์แล้วสามารถที่จะดำรงชีวิตอยู่ในน้ำหรือข้างลำห้วยได้

การเจริญเติบโตของระยะวัยอ่อน

ตามปกติวงจรชีวิตของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกมี 3 ระยะ คือ ไข่ ระยะลูกอ๊อด ซึ่งจะเติบโตและเปลี่ยนรูปร่าง (Metamorphosis) ไปเป็นระยะตัวเต็มวัย โดยแต่ละชนิดมีช่วงเวลาของการเป็นระยะลูกอ๊อดแตกต่างกัน เช่น *Bufo valliceps* ใช้เวลาประมาณ 28 วัน (Limbaugh และ Volpe, 1957 ; Porter, 1972) *Rana pipiens* ใช้เวลาประมาณ 90 วัน (Richards, 1958) *Rana cyanophlyctis* ใช้เวลาประมาณ 47 วัน (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) *Rana*

cancrivora ใช้เวลาประมาณ 50-82 วัน (Alcala, 1962) *Phrynohyes venulosa* ใช้เวลาประมาณ 37 วัน (Zweifel, 1964a) *Litoria ewingi* ใช้เวลาประมาณ 55-73 วัน *L. raniformis* ใช้เวลาประมาณ 90 วัน (Cree, 1984) การศึกษาลูกอ๊อดทั้ง 4 ชนิดก็พบว่าในช่วงเวลาเติบโตแตกต่างกันและแตกต่างจากชนิดอื่นๆ ด้วย คือ กบห้วยขาปุม เขียดอ่อง เขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะ ใช้เวลาประมาณ 53-78 วัน 38-62 วัน 163-245 วัน และ 179-227 วัน ตามลำดับ (ตั้งแต่ไข่ได้รับการปฏิสนธิจนกระทั่งเปลี่ยนรูปร่างเป็นกบวัยอ่อน) แต่การศึกษานี้อาจคลาดเคลื่อนจากความเป็นจริงไปบ้าง อาจจะมีมากกว่าหรือน้อยกว่าการเติบโตในธรรมชาติ แต่ในการศึกษาการเติบโตของลูกอ๊อดภายในห้องปฏิบัติการจะใช้ระยะเวลานานกว่าในธรรมชาติ (Cree, 1984 ; Leong และ Chou, 1999)

ปัจจัยสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อการเติบโตในธรรมชาติของลูกอ๊อดทั้ง 4 ชนิด มีความสัมพันธ์กับสภาพนิเวศของแหล่งที่อยู่อาศัยและขึ้นอยู่กับการปรับตัว Williamson และ Bull (1999) กล่าวว่าลูกอ๊อดที่อาศัยในแหล่งน้ำถาวรส่วนใหญ่มีระยะวัยอ่อนที่ยาวนาน เนื่องจากระดับน้ำหรือปริมาณน้ำในแหล่งอาศัยไม่มีอิทธิพลต่อระยะเวลาการเติบโต แต่จะมีสัตว์ผู้ล่าเป็นปัจจัยสำคัญและผลต่ออัตราการตาย ในการศึกษาเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะที่อาศัยในแหล่งน้ำถาวรพบว่าปริมาณน้ำไม่ได้เป็นปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อการเติบโต แต่ระดับน้ำในลำห้วยที่ลดลงมากในช่วงปลายฤดูแล้งหรือต้นฤดูฝนที่มีผลให้ระดับอุณหภูมิของน้ำสูงขึ้นจะเป็นปัจจัยเร่งให้ลูกอ๊อดเปลี่ยนรูปร่างเสร็จสมบูรณ์ เมื่อเข้าสู่ฤดูฝนที่ระดับน้ำในลำห้วยสูงขึ้นและมีกระแสน้ำไหลแรง ซึ่งบางครั้งเกิดน้ำป่าไหลหลาก ภาวะการดังกล่าวเป็นปัจจัยที่มีผลต่ออัตราการตายของลูกอ๊อดที่ยังเปลี่ยนรูปร่างไม่สมบูรณ์ ในขณะที่ลูกอ๊อดที่อาศัยในแหล่งน้ำชั่วคราวจะเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างอย่างรวดเร็วเนื่องจากปัจจัยจำกัดจากปริมาณของน้ำในแหล่งที่อยู่อาศัย (Porter, 1972 ; Skelly, 1997) ดังเช่นการเติบโตของกบห้วยขาปุมและเขียดอ่อง เพราะระดับน้ำที่ลดลงเป็นปัจจัยที่ควบคุมหรือกำหนดช่วงเวลาของการเป็นระยะลูกอ๊อด (Wilbur, 1987) นอกจากนั้นปริมาณของน้ำที่ลดลงและแห้งขอดจึงเป็นอีกปัจจัยที่มีผลต่อการตายของลูกอ๊อด (Rowe และ Dunson, 1993 ; Parris, 2000)

การศึกษาการเติบโตภายในห้องปฏิบัติการ ลูกอ๊อดทั้ง 4 ชนิด ได้รับการเลี้ยงด้วยสภาวะแวดล้อมที่คล้ายคลึงกัน ไม่ว่าจะเป็นระดับน้ำที่ค่อนข้างคงที่ตลอดการเติบโต อุณหภูมิของน้ำและอากาศ รวมทั้งปริมาณและชนิดอาหารนั้น พบว่าลูกอ๊อดเขียดเขาสูงและลูกอ๊อดอึ่งกรายลายเลอะยังคงใช้เวลาในการเติบโตและการเป็นระยะลูกอ๊อดมากกว่าลูกอ๊อดเขียดอ่องและลูกอ๊อดกบห้วยขาปุม และการเติบโตของลูกอ๊อดเขียดอ่องใช้เวลาสั้นกว่าลูกอ๊อดกบห้วยขาปุม ทั้งนี้อาจเนื่องจากลูกอ๊อดเขียดเขาสูงและลูกอ๊อดอึ่งกรายลายเลอะต้องการระยะเวลาและอาหารปริมาณมากในการเพิ่มขนาดตัวให้มีขนาดใหญ่กว่าลูกอ๊อดเขียดอ่องและลูกอ๊อดกบห้วยขาปุม เพราะฉะนั้นใน

สภาพธรรมชาติจึงต้องอาศัยในแหล่งน้ำถาวร ซึ่งมีปริมาณน้ำและเป็นแหล่งอาหารที่อุดมสมบูรณ์ตลอดระยะเวลาในการเติบโต ในขณะที่ลูกอ๊อดเขียดอ่องและลูกอ๊อดกบห้วยขาป๋มใช้เวลาในการเติบโตสั้น เนื่องจากลูกอ๊อดทั้ง 2 ชนิดเมื่อเติบโตเต็มที่มีขนาดเล็กจึงต้องการปริมาณอาหารจำนวนน้อย จึงสามารถอาศัยได้ในแหล่งน้ำชั่วคราวและแหล่งน้ำถาวร ฉะนั้นการอธิบายถึงสิ่งที่มีผลต่อการเติบโตต้องใช้หลาย ๆ ปัจจัย ไม่ว่าจะเป็นปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมและปัจจัยทางชีวภาพ และที่สำคัญคือวิวัฒนาการของการปรับตัวของกบแต่ละชนิด

จากการศึกษาพบว่าเขียดอ่องใช้ระยะเวลาในการเติบโตสั้นกว่ากบห้วยขาป๋มทั้งที่ในธรรมชาติสามารถวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำชั่วคราวและในแหล่งน้ำถาวรเหมือนกัน ความแตกต่างดังกล่าวอาจเนื่องจากปัจจัยในด้านปริมาณและคุณภาพของชนิดอาหาร เพราะถ้าลูกอ๊อดได้รับอาหารที่มีคุณภาพดีก็จะเปลี่ยนรูปร่างอย่างรวดเร็ว (Wilbur และ Collins, 1973 ; Kupferberg, 1997) โดยลูกอ๊อดชนิดที่กินสัตว์อื่นเป็นอาหารจะเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างเร็วกว่าลูกอ๊อดที่กินพืชและสัตว์ หรือกินพืชอย่างเดียว (Pfennig, 1990) ซึ่งพบว่าในแหล่งวางไข่ของเขียดอ่องนอกจากมีเศษซากเน่าเปื่อยของใบไม้จำนวนมากแล้วยังพบลูกน้ำยุง โดยลูกน้ำยุงเป็นอาหารของลูกอ๊อด (Blaustein และ Kotler, 1993) จากการศึกษาความสัมพันธ์กันระหว่างลูกอ๊อดคางคก (*Bufo viridis*) กับลูกน้ำยุงพบว่าถ้าลูกอ๊อดกินลูกน้ำยุงเป็นอาหารจะเติบโตรวดเร็วกว่ากินซากเน่าเปื่อยของพืชเพียงอย่างเดียว (Blaustein และ Margalit, 1994) ในขณะที่แหล่งวางไข่ของกบห้วยขาป๋มมีเพียงซากใบไม้ทับถมเท่านั้น นอกจากนั้นอุณหภูมิของแหล่งอาศัยของลูกอ๊อดก็อาจมีผลต่อการเติบโต จากการศึกษาของ Cree (1984) ภายในห้องปฏิบัติการพบว่าการเพิ่มอุณหภูมิทำให้ *Litoria ewingi* ซึ่งผสมพันธุ์ตลอดทั้งปีและวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำนิ่งและแหล่งน้ำถาวรในธรรมชาติมีระยะเวลาเติบโตสั้นลง โดยในธรรมชาติเขียดอ่องส่วนใหญ่วางไข่ในแอ่งหินที่เปิดโล่ง อุณหภูมิของน้ำจึงสูง แต่แหล่งวางไข่ของกบห้วยขาป๋มเป็นลำห้วยที่สองข้างมีต้นไม้ปกคลุมค่อนข้างหนาแน่นทำให้อุณหภูมิของน้ำไม่สูงมากนัก ด้วยเหตุนี้ลูกอ๊อดเขียดอ่องจึงมีระยะเวลาการเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างสั้นกว่าลูกอ๊อดกบห้วยขาป๋ม

การเติบโตในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิดมีรูปร่างและลักษณะโครงสร้างต่าง ๆ แตกต่างจากรยะตัวเต็มวัยอย่างชัดเจน การเปลี่ยนรูปร่างจากรยะลูกอ๊อดไปเป็นตัวเต็มวัยเป็นการปรับเปลี่ยนในด้านการเคลื่อนที่คือ มีขาแทนมีหาง ในด้านการหายใจคือ จากการแลกเปลี่ยนแก๊สด้วยเหงือกมาเป็นปอดและผิวหนัง ในด้านการกินอาหารคือ เปลี่ยนนิสัยการกินอาหารจากจำพวกสารอินทรีย์ แพลงก์ตอน สาหร่าย และสัตว์ขนาดเล็กที่อาศัยในแหล่งน้ำมากินสัตว์ที่มีขนาดใหญ่ขึ้น ดังนั้นจึงต้องเปลี่ยนลักษณะโครงสร้างของปากและระบบท่อทางเดินอาหาร (M.Dodd และ J. Dodd, 1976; Duellman และ Trueb, 1994) การเปลี่ยนแปลงดังกล่าวจึงมี

ความสำคัญเพื่อเตรียมตัวขึ้นไปดำรงชีวิตบนบก ซึ่งการศึกษาในช่วงการเป็นลูกอ๊อดให้อาหาร จำพวกใบไม้เน่าเปื่อย พืชน้ำ และไข่แดงต้มสุก แต่เมื่อเปลี่ยนรูปร่างเสร็จสมบูรณ์ให้กินปลวก

ลักษณะโครงสร้างปากในระยะลูกอ๊อดเมื่อเติบโตเต็มที่ของกบทั้ง 4 ชนิด มีความแตกต่างกัน ทั้งตำแหน่งของปาก จำนวนแถวฟัน (labial teeth) ลักษณะแผ่นหนังรอบปาก (papillae) และจะงอยปาก (beak) ซึ่งมีความสัมพันธ์กับสภาพแหล่งอาศัยและพฤติกรรมการกินอาหาร ลูกอ๊อดที่อาศัยอยู่บริเวณพื้นที่ตื้นน้ำเป็นพวกที่กินอาหารโดยการกลืนส่วนของพืชเนื่องจากมีฟันเรียงเป็นแถวอยู่ภายในปาก ซึ่งแต่ละชนิดมีจำนวนแถวแตกต่างกัน (Gradwell, 1972 ; Sanderson และ Wassersug, 1993 ; Pough และคณะ, 1998) เช่น ปากของลูกอ๊อด *Rana vibicaria* เขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ I:4+4/1+1:III (Zweifel, 1964b) ปากของลูกอ๊อด *Rana cyanophlyctis* เขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ I/II (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) ปากของลูกอ๊อด *Leptobachium nigrops* เขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ 3+3/3+2:I (Bery และ Hendrickson, 1963) ซึ่งลูกอ๊อดที่ศึกษาทั้ง 4 ชนิดมีลักษณะดังนี้ปากของลูกอ๊อด กบหัวชาปุมเขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ I:1+1/III หรือ I:1+1/1+1:II หรือ I:1+1/2+2:I ซึ่งใกล้เคียงกับการศึกษาของ Inger (1966) ปากของลูกอ๊อดเขียดอ่องเขียนสูตรโครงสร้างฟันได้คือ I:1+1/1+1:II หรือ I:1+1/III ซึ่งเหมือนกับการศึกษาของ Smith (1916) ในขณะที่สูตรโครงสร้างฟันของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะมีความผันแปรสูง แต่ Manthey และ Grossmann (1997) อ้างถึง Smith (1924) ได้แสดงภาพโครงสร้างปากของเขียดเขาสูงซึ่งเขียนสูตรฟันไว้เพียงสูตรเดียวคือ I:8+8/VIII ส่วน Matsui และคณะ (1996) กล่าวว่าปากของลูกอ๊อดอึ่งกรายลายเลอะมีสูตรโครงสร้างฟันคือ I:4+4/4+4:I จนถึง I:6+6/5+5:I และลูกอ๊อดที่เติบโตเต็มที่มีสูตรฟันคือ I:6+6/5+5:I แต่จากการศึกษาพบว่า สูตรโครงสร้างฟันของลูกอ๊อดอึ่งกรายลายเลอะมีความผันแปรสูงมากกว่า และลูกอ๊อดที่เติบโตเต็มที่ส่วนใหญ่มีสูตรโครงสร้างฟันคือ I:5+5/5+5:I หรือ I:6+6/5+5:I

การเจริญของโครงสร้างปากระหว่างการเติบโตในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิดมีความสัมพันธ์กับการกินอาหาร โดยลูกอ๊อดที่เพิ่งออกจากไข่จะยังไม่กินอาหาร เมื่อมีการเจริญของตุ่มฟันของฟันแถวแรกขึ้นมาจึงเริ่มกินอาหาร (Limbaugh และ Volpe, 1957 ; Porter, 1972) โดยฟันแถวแรกของกบหัวชาปุมและเขียดอ่องจะเริ่มเจริญเมื่อเหงือกภายนอกลดรูปหมดและแผ่นปิดเหงือกเจริญขึ้นมา ซึ่งแตกต่างจากลูกอ๊อด *Bufo valliceps* ที่ฟันแถวแรกเริ่มเจริญตั้งแต่ยังไม่มีการเจริญของแผ่นปิดเหงือกและช่องเปิดห้องเหงือก (Limbaugh และ Volpe, 1957 ; Porter, 1972) แต่การเจริญของฟันแถวแรกของลูกอ๊อดกบหัวชาปุมจะเริ่มจากฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากเช่นเดียวกับ *Triprion petasatus* (Duellman และ Klass, 1964) แต่ในลูกอ๊อดเขียดอ่องจะเริ่มจากแถวบนสุดทางด้านล่างช่องปาก โครงสร้างปากของกบ

ทั้ง 4 ชนิดเติบโตสูงสุดเมื่อมีการเจริญของตุ่มขาหลังเล็กน้อยคล้ายคลึงกับ *Rana cyanophlyctis* (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) และ *Tripurion petasatus* (Duellman และ Klass, 1964) ที่เติบโตสูงสุดในช่วงเดียวกัน เมื่อมีการลดรูปฟันจะเริ่มจากฟันแถวบนสุดทางด้านบนของช่องปากในลูกออดกบหัวขาป้อมและลูกออดเขียดเขาสูง ในช่วงที่มีการเจริญของตุ่มขาหน้าเช่นเดียวกับ *Bufo valliceps* แต่แตกต่างจาก *Tripurion petasatus* ที่เริ่มลดรูปฟันแถวล่างสุดของด้านล่างช่องปากเมื่อขาหลังเติบโตเต็มที่ (Duellman และ Klass, 1964) ส่วนลูกออดเขียดอ่องและลูกออดอึ่งกรายสายเลอะเริ่มลดรูปฟันแถวบนสุดที่อยู่ด้านบนของช่องปากพร้อมๆ กับฟันแถวล่างสุดที่อยู่ด้านล่างของช่องปาก

ในบางครั้งจำนวนแถวฟันอาจผันแปรในขณะที่แผ่นหนังรอบปากและจะงอยปากยังมีลักษณะคงเดิม (Bresler และ Bragg, 1954) จากการศึกษาพบว่าจำนวนแถวฟันของระยะลูกออดของกบทั้ง 4 ชนิดมีความผันแปรเกิดขึ้น โดยลูกออดเขียดเขาสูงและลูกออดอึ่งกรายสายเลอะมีความผันแปรสูงกว่าลูกออดกบหัวขาป้อมและลูกออดเขียดอ่อง ทั้งนี้อาจเป็นเพราะว่าลูกออดเขียดเขาสูงและลูกออดอึ่งกรายสายเลอะมีระยะเวลาเติบโตโดยยาวนานกว่า ซึ่งการศึกษาในชนิดอื่นๆ ก็พบว่าเกิดความผันแปรได้เช่นกัน เช่น ปากของลูกออด *Rana everetti* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I:3+3/1+1:III$ หรือ $I:3+3/1+1:IV$ หรือ $I:4+4/1+1:IV$ ปากของลูกออด *R. cancrivora* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I:1+1/III$ หรือ $I:1+1/1+1:II$ ปากของลูกออด *R. magna* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I:1+1/1+1:II$ หรือ $I:1+1/III$ หรือ $I:1+1/2+2:I$ หรือ $I:1+1/1+1:I$ หรือ $I:1+0/III$ ปากของลูกออด *R. microdisca* มีสูตรโครงสร้างฟันคือ $I/1+1:II$ หรือ $I:1+1/1+1:II$ หรือ $I:1+0/2+2:I$ หรือ $2+1/2+2:I$ (Alcala, 1962) ในการศึกษาโครงสร้างปากโดย Lips (1999) พบว่าความผิดปกติของแถวฟัน แผ่นหนังรอบปากและจะงอยปากสาเหตุหนึ่งเนื่องจากการติดเชื้อมาของลูกออด ซึ่งการศึกษาดังนี้ก็พบความผิดปกติของโครงสร้างปากเช่นเดียวกัน ซึ่งส่วนใหญ่พบในลูกออดที่เติบโตช้ากว่าปกติมากๆ หรือที่เกิดโรค โดยพบว่าปากเว้าหรือแหงหรือแถวฟันผิดปกติ

พฤติกรรมการกินอาหารและชนิดของอาหารระหว่างระยะลูกออดและตัวเต็มวัยที่มีความแตกต่างกัน นอกจากทำให้มีโครงสร้างปากลักษณะแตกต่างกันแล้วระบบท่อทางเดินอาหารก็มีลักษณะแตกต่างกันด้วย โดยท่อทางเดินอาหารในส่วนของลำไส้ได้เปลี่ยนแปลงอย่างมากในช่วงการเปลี่ยนรูปร่าง ในช่วงแรกของการเติบโตของลำไส้เจริญแต่เพียงเล็กน้อย ต่อจากนั้นมีความยาวมากขึ้นและมีลักษณะขดเป็นวง และในช่วงสุดท้ายของการเปลี่ยนรูปร่างลำไส้จะหดสั้นลงอย่างมากและไม่ขดเป็นวง (Hourdry และคณะ, 1996) จากการศึกษาของ Hourdry และคณะ (1996) กล่าวว่าวงลำไส้จะเริ่มเปลี่ยนแปลงโดยลดจำนวนลงเมื่อลูกออดเริ่มมีตุ่มขาหน้าเจริญขึ้นมา แต่ Yokoyama และคณะ (1998) กล่าวว่า การเปลี่ยนแปลงจะเริ่มต่อเมื่อมีการเจริญ

ของตุ่มขาหลัง แต่ในการศึกษาลูกอ๊อดกบทั้ง 4 ชนิดในครั้งนีพบว่า การเปลี่ยนแปลงวงลำไส้โดยลดจำนวนลงเมื่อตุ่มขาหน้าที่อยู่ภายในท้องเหี่ยวโตมากขึ้น นอกจากนั้น Nishikawa และ Roth, (1991) กล่าวว่าเมื่อตุ่มขาหลังเจริญหรือเริ่มมีตุ่มขาหน้าเจริญขึ้นมาจะมีการพัฒนาส่วนของลิ้นขึ้นมา ซึ่งแตกต่างจากการศึกษาการเติบโตของลูกอ๊อดกบทั้ง 4 ชนิดที่ลิ้นจะพัฒนาขึ้นมาเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่หรือเมื่อโครงสร้างปากของลูกอ๊อดลดรูปเกือบสมบูรณ์

การเติบโตในระยะลูกอ๊อดของทั้ง 4 ชนิด เป็นกลุ่มที่กินอาหารโดยการดูดส่วนของพืช หรือสาหร่ายหรือตะไคร่ที่ติดอยู่กับก้อนหินจึงมีตุ่มพินเรียงเป็นแถวอยู่ภายในโครงสร้างปาก การเจริญของแถวพินสอดคล้องกับการเจริญของวงลำไส้ กล่าวคือ ลูกอ๊อดเขียดอ่องและลูกอ๊อดกบหัวชาปุมซึ่งมีการเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างอย่างรวดเร็วจะมีแถวพินจำนวนน้อยก็จะมีวงลำไส้จำนวนน้อย (เมื่อเติบโตสูงสุด) ในขณะที่ลูกอ๊อดเขียดเขาสูงและลูกอ๊อดอึ่งกรายลายเลอะซึ่งมีระยะลูกอ๊อดยาวนานจะมีแถวพินจำนวนมากก็จะมีวงลำไส้จำนวนมากเช่นกัน ทั้งนี้เป็นเพราะในระยะลูกอ๊อดของเขียดเขาสูงและอึ่งกรายลายเลอะมีความต้องการในการเพิ่มขนาดตัวให้มีขนาดใหญ่จึงจำเป็นต้องกินอาหารในปริมาณที่มากกว่า ฉะนั้นแถวพินจึงมีจำนวนมากกว่าเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการดูดอาหาร และมีวงลำไส้จำนวนมากกว่าเพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการย่อยอาหาร อีกทั้งเมื่อกินอาหารในปริมาณมากจึงต้องการปริมาณออกซิเจน (O_2) สูงเพื่อใช้ในกระบวนการเมตาบอลิซึม (metabolism) ของการย่อยอาหาร ซึ่งทำให้ลูกอ๊อดทั้ง 2 ชนิดอาศัยในลำห้วยที่เป็นแหล่งน้ำไหล

ลำดับการเปลี่ยนรูปร่างจากระยะลูกอ๊อดไปเป็นระยะตัวเต็มวัยของกบทั้ง 4 ชนิด แบ่งได้เป็น 4 ขั้นตอน คือ การเติบโตของตัวอ่อนภายในไข่ การเติบโตของลูกอ๊อดตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง การเติบโตของลูกอ๊อดตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่ และการเติบโตของลูกอ๊อดตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่หางลดรูปสมบูรณ์ ซึ่งมีรูปแบบการเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างคล้ายคลึงกับกบหลายชนิด แต่การจำแนกนี้ขึ้นอยู่กับผู้ทำการศึกษาด้วย เช่น การศึกษาพัฒนาการและการเปลี่ยนรูปร่างของลูกอ๊อดคางคกชายฝั่ง (*Bufo valliceps*) (Limbaugh และ Volpe, 1957 ; Porter, 1972) ได้แบ่งเป็น 46 ระยะ ระยะ 1-25 เรียกว่า Embryonic stages เป็นการเติบโตจากไข่ที่ได้รับการปฏิสนธิไปจนถึงเหงือกทั้งสองข้างปิดสมบูรณ์ โดยระยะระหว่าง 1-17 เป็นการเติบโตภายในไข่ ระยะ 26-46 เรียกว่า Larval stages เริ่มตั้งแต่มีตุ่มขาหลังเติบโตขึ้น จนกระทั่งเปลี่ยนรูปร่างไปเป็นระยะตัวเต็มวัยอย่างสมบูรณ์ การศึกษาการเติบโตและเปลี่ยนรูปร่างระยะวัยอ่อนของ *Rana cyanophlyctis* ได้แบ่งการเติบโตเป็น 4 ขั้นตอน ได้แก่ การเติบโตในช่วงที่ขาหลังยังไม่เจริญ (premetamorphic stage : stage I) การเติบโตในช่วงที่มีการเจริญของขาหลัง (prometamorphic stage : stage II) ซึ่งเป็นช่วงที่มีการเติบโตสูงสุด การเติบโตในช่วงที่มีการเจริญของขาหน้า (metamorphic climax stage : stage III) โดย

ขาหน้าขาจะออกมานอกลำตัวก่อนขาข้างซ้ายซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาทั้ง 4 ชนิดของการศึกษาครั้งนี้ ยกเว้นลูกอ๊อดเขียดอ่องที่พบว่าบางครั้งขาข้างซ้ายออกมาก่อน และการเติบโตของลูกอ๊อดจนกระทั่งเป็นกบวัยอ่อน (stage IV) (Mohanty-Hejmadi และ Dutta, 1979) และ *Triprion petasatus* มีช่วงการเติบโตเป็น 46 ระยะ ระยะที่ 21 ตัวอ่อนออกจากไข่ ในท้องยังมีไข่แดงอยู่และมีการเจริญของเหงือก ระยะที่ 24 มีการเจริญของแผ่นปิดเหงือกและปรากฏช่องเปิดห้องเหงือก ต่อมาลูกอ๊อดเติบโตมากขึ้น และมีขาหลัง ขาหน้าเจริญขึ้นมา และในระยะที่ 46 ทางได้ลดรูปสมบูรณ์เป็นกบวัยอ่อน (Duellman และ Klass, 1964)

สรุป

การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์และการเติบโตในระยะวัยอ่อนของสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกกลุ่มกบ เขียด อึ่งกราย ได้แก่ กบหัวชาปุม (*Rana kuhlii*) เขียดอ่อง (*R. nigrovittata*) เขียดเขาสอง (*R. alticola*) และอึ่งกรายลายเลอะ (*Leptobrachium smithi*) ดำเนินการระหว่างเดือนมกราคม 2542 ถึงเดือนมีนาคม 2543 รวมระยะเวลาทั้งสิ้น 15 เดือน ในพื้นที่เตรียมการประกาศเป็นอุทยานแห่งชาติทองผาภูมิ จ. กาญจนบุรี และอุทยานแห่งชาติเขาใหญ่ จ. นครนายก และ จ. ปราจีนบุรี และในห้องทดลองของภาควิชาสัตววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเกษตรศาสตร์ ผลการศึกษาสรุปได้ดังนี้

1. การศึกษานิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของกบทั้ง 4 ชนิด ซึ่งมีแหล่งอาศัยในระบบนิเวศน้ำไหลในลำห้วยบนภูเขาในพื้นที่ป่า มีแหล่งผสมพันธุ์วางไข่และแหล่งอาศัยของลูกอ๊อดที่มีความคล้ายคลึงและแตกต่างกัน ดังนี้

1.1 กบหัวชาปุมและเขียดอ่อง มีแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ในลำห้วยเดียวกันทั้งสองชนิดวางไข่ได้ทั้งในแหล่งน้ำชั่วคราวและแหล่งน้ำถาวร แต่ต้องเป็นบริเวณที่กระแสน้ำค่อนข้างนิ่ง โดยกบหัวชาปุมวางไข่บริเวณที่ระดับน้ำลึกไม่มาก ในขณะที่เขียดอ่องจะวางไข่บริเวณที่มีระดับน้ำลึกมากกว่า

1.2 เขียดเขาสองและอึ่งกรายลายเลอะ มีแหล่งผสมพันธุ์วางไข่ในลำห้วยเดียวกันทั้งสองชนิดวางไข่ในลำห้วยน้ำไหลที่เป็นแหล่งน้ำถาวร และพบลูกอ๊อดแพร่อาศัยอยู่คนละบริเวณของลำห้วย

2. กบทั้ง 4 ชนิดมีลักษณะการวางไข่และช่วงเวลาการสืบพันธุ์แตกต่างกัน (ตารางที่ 1)

3. ปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมที่มีผลต่อช่วงเวลาการสืบพันธุ์ของกบทั้ง 4 ชนิดในธรรมชาติ ได้แก่ ปริมาณน้ำฝน ในช่วงที่มีฝนตกจะทำให้มีน้ำในลำห้วยมีปริมาณมากขึ้นและมีแหล่งน้ำยังเกิดขึ้น รวมทั้งมีความชื้นในอากาศสูงขึ้น เป็นปัจจัยกระตุ้นให้กบหัวชาปุมและเขียดอ่องผสมพันธุ์วางไข่ ดังนั้นส่วนใหญ่ทั้ง 2 ชนิดจึงวางไข่ในช่วงฤดูฝน ในขณะที่ระดับน้ำและความแรงของกระแสน้ำในลำห้วยเป็นปัจจัยที่มีผลต่อช่วงเวลาการสืบพันธุ์วางไข่ของเขียดเขาสองและอึ่งกรายลายเลอะ โดยลำห้วยมีกระแสน้ำไหลแรงและเชี่ยวในช่วงฤดูฝน แต่มีกระแสน้ำไหลช้าๆ ในช่วงฤดูหนาว ดังนั้นเขียดเขาสองและอึ่งกรายลายเลอะจึงสืบพันธุ์และวางไข่ปลายฤดูฝนหรือต้นฤดูหนาว

4. กบทั้ง 4 ชนิด เติบโตและเปลี่ยนรูปร่าง (Metamorphosis) จากระยะวัยอ่อน (ลูกอ๊อด) ไปเป็นระยะตัวเต็มวัยใช้ช่วงเวลาต่างกัน โดยแบ่งเป็น 4 ขั้นตอน (ตารางที่ 2) ดังนี้

4.1 การเติบโตของลูกอ๊อดภายในไข่

4.2 การเติบโตของลูกอ๊อดตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง

4.3 การเติบโตของลูกอ๊อดตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่

4.4 การเติบโตของลูกอ๊อดตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่หางลดรูปสมบูรณ์

5. การเติบโตในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิดได้เปลี่ยนรูปร่างและลักษณะโครงสร้างหลายประการในการเตรียมตัวเพื่อขึ้นไปดำรงชีวิตบนบกในระยะตัวเต็มวัย ได้แก่

5.1 โครงสร้างที่ปรับเปลี่ยนระหว่างการพัฒนาเปลี่ยนรูปร่างในระยะลูกอ๊อด ได้แก่ โครงสร้างปาก ระบบท่อทางเดินอาหาร (ลำไส้, ท่อทวาร) ผิวหนัง

5.2 โครงสร้างที่พัฒนาเพิ่มขึ้นระหว่างการพัฒนาเปลี่ยนรูปร่างในระยะลูกอ๊อด ได้แก่ เยื่อแก้วหู เปลือกตา ลิ้น ทรายักษ์ขา

5.3 โครงสร้างที่ลดรูปไประหว่างการเปลี่ยนรูปร่างในระยะลูกอ๊อด ได้แก่ หาง เหงือกและช่องเปิดห้องเหงือก

6. โครงสร้างปากในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิดมีลักษณะแตกต่างจากในระยะตัวเต็มวัย โดยโครงสร้างปากจะเริ่มเจริญในช่วงแรกๆ ของการเติบโต พัฒนามากขึ้นในระยะต่อมาจนกระทั่งมีความสมบูรณ์สูงสุดหรือเติบโตสูงสุดเมื่อลูกอ๊อดเริ่มมีตุ่มขาหลังเจริญขึ้นมาเล็กน้อยหรือตุ่มขาหลังเจริญไปเป็นส่วนของนิ้วตีนเล็กๆ จากนั้นจะเปลี่ยนแปลงไปเป็นปากในระยะตัวเต็มวัย นอกจากนั้นลูกอ๊อดแต่ละชนิดยังมีตำแหน่งของปาก จำนวนแถวฟัน และลักษณะแผ่นหนังรอบปากแตกต่างกัน

7. การเจริญของท่อทางเดินอาหารในส่วนของวงลำไส้ของระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิดมีความสัมพันธ์กับการเติบโตและเปลี่ยนแปลงของโครงสร้างปาก ซึ่งลำไส้ของลูกอ๊อดได้เปลี่ยนแปลงเช่นเดียวกับโครงสร้างปากคือ ในช่วงแรกของการเติบโตวงลำไส้เจริญเพียงเล็กน้อย ต่อมาจึงเจริญเพิ่มขึ้นจนมีจำนวนวงสูงสุดเมื่อลูกอ๊อดมีโครงสร้างปากเติบโตสูงสุด (ตารางที่ 3) ซึ่งลูกอ๊อดแต่ละชนิดมีจำนวนวงลำไส้แตกต่างกัน จากนั้นลำไส้จะลดรูปและลดจำนวนวงจนกระทั่งไม่มีลักษณะเป็นวงและค่อนข้างสั้น เป็นการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นเนื่องจากการกินอาหารแตกต่างกันระหว่างลูกอ๊อดกับตัวเต็มวัย

8. การเติบโตของลูกอ๊อดเขียดเขาสูงกับลูกอ๊อดอีกรายละเอียดจะใช้ระยะเวลานานกว่าลูกอ๊อดกบห้วยขาปุมกับลูกอ๊อดเขียดอ่อง ทั้งนี้เนื่องจากลูกอ๊อดทั้ง 2 ชนิดจำเป็นต้องเพิ่มขนาดตัวให้ใหญ่มากกว่า ซึ่งสัมพันธ์กับลักษณะโครงสร้างปากที่มีจำนวนแถวฟันและจำนวนวงลำไส้ที่มากกว่า ทั้งนี้เพื่อเพิ่มประสิทธิภาพในการกลืนอาหารและการย่อยอาหาร รวมทั้งจำนวนแถวฟันและจำนวนวงลำไส้ก็มีความผันแปรมากกว่า

9. การพัฒนาหรือเปลี่ยนแปลงโครงสร้างอื่นๆ ในระยะลูกอ๊อด ได้แก่ ลิ้น เปลือกตา ผิวหนัง ท่อทวาร จะเริ่มเมื่อขาหน้าเติบโตเต็มที่ ในขณะที่เหงือกและช่องเปิดท้องเหงือกจะเริ่มลดรูปเมื่อหางลดรูป

ผลจากการศึกษาในครั้งนี้อาจมีความสมบูรณ์ไม่มากนัก เนื่องจากระยะเวลาและพื้นที่ใช้ศึกษาไม่มากเพียงพอ แต่อย่างไรก็ตามสามารถใช้เป็นแนวทางในการศึกษาเพิ่มเติมได้ต่อไป และเป็นพื้นฐานที่จะนำไปประยุกต์ในการศึกษาในกบชนิดอื่นๆ อีกทั้งใช้เป็นแนวทางในการอนุรักษ์และการจัดการสัตว์ป่ากลุ่มนี้ให้มีประสิทธิภาพมากยิ่งขึ้น เนื่องจากสัตว์ป่าในกลุ่มสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกของประเทศไทยมีการศึกษาค่อนข้างน้อย

ตารางที่ 1 นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์ของกบทั้ง 4 ชนิด

ชนิด	นิเวศวิทยาการสืบพันธุ์		
	แหล่งผสมพันธุ์ วางไข่	ลักษณะการ วางไข่	ช่วงเวลาการสืบพันธุ์
1. กบหัวชาปุม (<i>Rana kuhlii</i>)	แหล่งน้ำชั่วคราว / แหล่งน้ำถาวร	เป็นกลุ่มอยู่ต่ำ กว่าผิวน้ำเล็กน้อย	เกือบตลอดปี (โดยเฉพาะช่วงต้น และปลายฤดูฝน)
2. เขียดอ่อง (<i>R. nigrovittata</i>)	แหล่งน้ำชั่วคราว / แหล่งน้ำถาวร	เป็นแพลอยอยู่ บริเวณผิวน้ำ	ฤดูฝน
3. เขียดเขาสูง (<i>R. alticola</i>)	แหล่งน้ำถาวร	ไม่พบไข่	ปลายฤดูฝนหรือ ต้นฤดูหนาว
4. อึ่งกรายลายเลอะ (<i>Leptobrachium smithi</i>)	แหล่งน้ำถาวร	ไม่พบไข่	ปลายฤดูฝนหรือ ต้นฤดูหนาว

ตารางที่ 2 การเติบโตในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิด

ขั้นตอนการเติบโต	ระยะเวลา (วัน)			
	กบหัวขำป๋ม (<i>Rana kuhlii</i>)	เขียดอ่อง (<i>R. nigrovittata</i>)	เขียดเขาสอง (<i>R. alticola</i>)	อึ่งกรายลายเลอะ (<i>Leptobrachium smithi</i>)
1.การเติบโตภายในไข่	7-9	3-4	-	-
2.การเติบโตตั้งแต่ออกจากไข่จนถึงมีตุ่มขาหลัง	20-30	11-23	40-60*	50-65*
3.การเติบโตตั้งแต่มีตุ่มขาหลังจนถึงช่วงที่ขาหน้าเติบโตเต็มที่	15-22	13-18	95-125	115-140
4.การเติบโตตั้งแต่ขาหน้าเติบโตเต็มที่จนถึงช่วงที่หางลดรูปสมบูรณ์	7-12	7-10	18-25	14-22
5.การเติบโตตั้งแต่ไข่ได้รับการปฏิสนธิจนกระทั่งเปลี่ยนรูปร่างเป็นกบวัยอ่อน	53-78	38-62	อย่างน้อย 153-210	อย่างน้อย 179-227

หมายเหตุ (*) ช่วงเวลาที่ลูกอ๊อดเติบโตตั้งแต่ได้ตัวอย่างมา (ที่มีการเติบโตน้อยที่สุด) จนกระทั่งตุ่มขาหลังเจริญ

ตารางที่ 3 โครงสร้างปากและการเจริญของวงลำไส้ที่เติบโตสูงสุดในระยะลูกอ๊อดของกบทั้ง 4 ชนิด

ชนิด	ลักษณะโครงสร้าง		
	โครงสร้างปากเมื่อเติบโตเต็มที่ (สูตรโครงสร้างฟัน)	ลำไส้เมื่อเจริญสูงสุด (จำนวนวง)	
1. กบหัวชาปุม (<i>Rana kuhlii</i>)	I:1+1/III I:1+1/1+1:II I:1+1/2+2:I	หรือ หรือ	6-7
2. เขียดอ่อน (<i>R. nigrovittata</i>)	I:1+1/1+1:II I:1+1/III	หรือ	7-8 1/2
3. เขียดเขาสูง (<i>R. alticola</i>)	II:5+5/1+1:VI II:5+5/1+1:VII II:5+5/1+1:VIII II:6+6/1+1:VI II:6+6/1+1:VII II:6+6/1+1:VIII	หรือ หรือ หรือ หรือ หรือ	14-18
4. อึ่งกรายลายเลอะ (<i>Leptobrachium smithi</i>)	I:5+5/5+5:I I:6+6/5+5:I I:6+6/6+6:I I:7+7/6+6:I	หรือ หรือ หรือ	15-20

เอกสารอ้างอิง

- จารุจินต์ นภิตะภัก. 2531. สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก. ชุดความรู้ไทย ลำดับที่ 3025 พิมพ์ครั้งที่ 1. องค์การค้าคุรุสภา, กรุงเทพฯ. 56 น.
- ธัญญา จันอาจ. 2539. การสำรวจเบื้องต้นสำหรับสัตว์สะเทินน้ำสะเทินบกและสัตว์เลื้อยคลานในป่าบาลา จ.นราธิวาส. วารสารสัตว์ป่าเมืองไทย 5(2) : 1-9.
- สวัสดิ์ วงศ์ศิริวัฒน์. 2541. รายชื่อสัตว์ป่ามีกระดูกสันหลังในประเทศไทย. กลุ่มนิเวศวิทยาและสิ่งแวดล้อม. ส่วนวิจัยและพัฒนาสิ่งแวดล้อมป่าไม้ สำนักวิชาการป่าไม้ กรมป่าไม้, กรุงเทพฯ. 80 น.
- Alcala, A.C. 1962. Breeding behaviour and early development of frogs of Negros, Philippine Islands. Copeia 1962(4) : 679-726.
- Altig, R. and G.F. Johnston. 1989. Guilds of anuran larvae : relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. Herpetological Monographs 3 : 81-109.
- Balinsky, B.I. 1970. An Introduction to Embryology. W.B. Saunders, Philadelphia. 725 p.
- Berry, P.Y. 1975. The Amphibian Fauna of Peninsular Malaysia. Tropical Press, Kuala Lumpur. 130 p.
- Berry, P.Y. and J.R. Hendrickson. 1963. *Leptobrachium nigrops*, a new pelobatid frog from the Malay Peninsula, with remarks on the genus *Leptobrachium* in Southeast Asia. Copeia 1963(4) : 643-648.
- Blaustein, L. and B.P. Kotler. 1993. Oviposition habitat selection by the mosquito, *Culiseta longiareolata* : effects of conspecifics, food, and green toad tadpole. Ecol. Ent. 18 : 104-108.

- Blaustein, L. and J. Margalit. 1994. Mosquito larvae (*Culiseta longiareolata*) prey upon and and compete with toad tadpoles (*Bufo viridis*). *J. Animal Ecol.* 63(4) : 841-850.
- Bresler, J. and A.N. Bragg. 1954. Variations in the rows of labial teeth in tadpoles. *Copeia* 1954(4) : 255-257.
- Cree, A. 1984. Breeding biology, respiration, and larval development of two introduced frogs (*Litoria raniformis* and *L. ewingi*). *New Zealand J. Zool.* 11 : 179-188.
- Dodd, M.H. and J.M. Dodd. 1976. The biology of metamorphosis, pp. 467-599. *In* B.A. Lofts (ed.). *Physiology of the Amphibian*. Academic Press, New York.
- Duell, W.E. and L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press Baltimore, U.S.A. 670 p.
- Duellman, W.E. and L.T.Klaas. 1964. The biology of the hylid frog *Tripurion petasatus*. *Copeia* 1964(2) : 308-321.
- Emerson, S.B. and Berrigan. 1993 Systematics of Southeast Asia ranid : multiple origins of voicelessness in the subgenus *Limnonectes* (Fitzinger). *Herpetologica* 49 : 22-31.
- Fukuyama, K. and T. Kusano. 1992. Factors affecting breeding activity in a stream-breeding frog, *Buergeria buergeri*. *J. Herpetol.* 26(1) : 88-91.
- Gaze, R.M., M. J. Keating and S.H. Chung. 1974. The evolution of the retinotectal map during development in *Xenopus*. *Proc. R. Soc. Biol.* 185 : 301-330.
- Gradwell, N. 1972. Gill irrigation in *Rana catesbiana*. Part I. On the anatomical basis. *Canadian J. Zool.* 50 : 481-499.
- Hourdry, J. and A. Beaumont. 1985. *Les m'etamorphoses des amphibiens*. Masson/Singer-Polignac, Paris. 275 p.

- Hourdry, J., A. L'Hermite and F. Raymond. 1996. Changes in the digestive tract and feeding behavior of anuran amphibians during metamorphosis. *Physiol. Zool.* 69 (2) : 219-251.
- Inger, R.F. 1966. The Systematics and Zoogeography of The Amphibia of Borneo. Field Museum of Natural History. Chicago, U.S.A. 402 p.
- . 1966. Larvae of Southeast Asian species of *Leptobrachium* and *Leptobrachella* (Anura : Pelobatidae), pp. 13-32. In A. G.J. Rhodin and K. Miyata (eds.). *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Mus. Comp. Zool., Cambridge, Massachusetts.
- Kupferberg, S.J. 1997. The role of larval diet in anuran metamorphosis. *Amer. Zool.* 37(2) : 146-159.
- Kusano, T. and K. Fukuyama. 1989. Breeding activity of a stream-breeding frog (*Rana* sp.), pp. 314-322. In M. Matsui (ed.). *Current Herpetology in East Asia*. Herpetological Soc. Japan, Kyoto.
- Leong, T.M. and L.M. Chou. 1999. Larval diversity and development in the Singapore Anura (amphibia). *The Raffles Bulletin of Zoology* 47(1) : 81-137.
- Limbaugh, B.A. and E.P. Volpe. 1957. Early Development of the Gulf coast toad, *Bufo valliceps*. *American Mus.* 1842 : 1-32.
- Lips, K.R. 1999. Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in Western Panama. *Conservation Biology* 13(1) : 117-125.
- Manthey, U. and W. Grossmann. 1997. *Amphibien & Reptilien Sudostasiens*. Natur und Tier-Verlag. Matthias Schmidt, Munster. 512 p.
- Matsui, M., J. Nabhitabhata and S. Panha. 1999. On *Leptobrachium* from Thailand with a description of a new species (Anura : Pelobatidae). *Jpn. J. Herpetol.* 18(1) : 19-29.

- Matsui, M., J. Nabhitabhata, T. Chan-Ard and K. Thirakhupt. 1996. Amphibian fauna of Thailand, pp. 28-63. In M. Matsui (ed.). Evolutionary Studies of the Small Animals Living in Asian Tropic 1994-1995. Kyoto University, Japan.
- Mohanty-Hejmadi, P. and S.K. Dutta. 1979. Breeding and Development of *Rana cyanophlyctis* SCHNEIDER. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 76(2) : 291-296.
- Nishikawa, K.C. and G. Roth. 1991. The mechanism of tongue protraction during prey capture in the frog *Discoglossus pictus*. J. Exp. Biol. 159 : 217-234.
- Parris, M.J. 2000. Experimental analysis of hybridization in leopard frogs (Anura : Ranidae) : larval performance in desiccating environments. Copeia 2000(1) : 11-19.
- Pfennig, D.W. 1990. The adaptive significance of an environmentally-cued developmental switch in an anuran tadpole. Oecologia 85 : 101-107.
- Pope, C.H. 1931. Notes on amphibians from Fukien, Hainan, and other parts of China. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 61 : 397-611.
- Porter, K.R. 1972. Herpetology. W.B. Saunders Company, Philadelphia. 524 p.
- Pough, F.H., R.M. Andrews, J.E. Cadle, M.L. Crump, A.H. Savitzky and K.D. Wells. 1998. Herpetology. Prentice-Hall, Inc. , New Jersey, U.S.A. 577 p.
- Richards, C.M. 1958. The inhibition of Growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles. Physiol. Zool. 31(2) : 138-151.
- Rowe, C.L. and Dunson. 1993. Relationships among abiotic parameters and breeding effort by three amphibians in temporary wetland of central Pennsylvania. Wetlands 13 : 237-246.

- Sanderson, S.L. and R. Wassersug. 1963. Convergent and alternative designs for vertebrate suspension feeding, pp. 37-112. In J. Hanken and B.K. Hall (eds.). The Skull. Vol. 3. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Skelly, D.K. 1997. Tadpole communities. Amer. Sci. 85 : 36-45.
- Smith, M.A. 1916. Descriptions of five tadpoles from Siam. J. Nat. His. Soc. Siam 2 (1) : 37-43.
- . 1917a. A list of the batrachians at present known to inhabit Siam. J. Nat. His. Soc. Siam 2(3) : 226-231.
- . 1917b. On Tadpoles from Siam J. Nat. His. Soc. Siam 2(4) : 261-276.
- Spieler, M. and K.E. Linsenmair. 1997. Choice of optimal oviposition sites by *Hoplobatrachus occipitalis* (Anura : Ranidae) in an unpredictable and patchy environment. Oecologia 109(2) : 184-199.
- Taylor, E.H. 1962. The amphibian fauna of Thailand. The University of Kansas Science Bulletin 43 (8) : 312-456.
- Tsuji, H. and K.Y. Lue. 1998. Temporal aspects of the amplexus and oviposition behavior of the fanged frog *Rana kuhlii* from Taiwan. Copeia 1998(3) : 769-773.
- Wilbur, H.M. 1987. Regulation of structure in complex system : experimental temporary pond communities. Ecology 68 : 1437-1452.
- Wilbur, H.M. and J.P. Collins. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. Science 182 : 1305-1314.
- William, I. and C.M. Bull. 1999. Population ecology of the Australian frog *Crinia signifera* : larvae. Wildlife Research 26(1) : 81-99.

- Yokoyama, H., T. Endo, K. Tamura, H. Yajima and H. Ide. 1998. Multiple digit formation in *Xenopus* limb bud recombinants. *Developmental Biol.* 196(1) : 1-10.
- Zweifel, R.G. 1964. Life History of *Phrynohyes venulosa* (Salientia : Hylidae) in Panama. *Copeia* 1964 (1) : 201-207.
- Zweifel, R.G. 1968. Reproductive biology of anuran of the arid southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperature. *Bull. American Mus. Nat. Hist.* 140 : 1-64.