

บทที่ 2

เอกสารและงานวิจัยที่เกี่ยวข้อง

การเลี้ยงปูน้ำจืด

การเลี้ยงปูน้ำจืดในประเทศไทย

การเลี้ยงปูน้ำจืด (*P. pelagicus*) ในประเทศไทยเริ่มมีเกษตรกรสนใจมากขึ้น แต่การเลี้ยงยังไม่เป็นที่แพร่หลาย เนื่องจากไม่มีพันธุ์ปูน้ำจืดมาผลิตเป็นปูน้ำจืด โดยเฉพาะปูที่พร้อมจะลอกคราบหาได้ยาก ถ้าต้องการผลิตปูน้ำจืดแต่ไม่เลี้ยงปูน้ำจืดในบ่อดินเอง หวังแต่พึ่งพาการจับจากธรรมชาติ อย่างเดียวนั้นเป็นเรื่องยาก หรือหากไปซื้อปูน้ำจืดที่พร้อมจะลอกคราบมาเลี้ยงปนกัน ในบ่อนั้นต้องอาศัยเวลานานและใช้แรงงานมากพอสมควร อีกทั้งปูน้ำจืดที่ไม่พร้อมลอกคราบก็จะคอยจับปูน้ำจืดที่ลอกคราบใหม่ ๆ กินอีกด้วย และปูน้ำจืดได้จากธรรมชาติอาจมีปรสิตเรียกว่า เพรียงถ่วงอก เกาะอยู่ในเหงือกติดมาด้วย

การเลี้ยงปูน้ำจืดปัจจุบันในประเทศไทย พบว่ามีแต่การเลี้ยงปูทะเล (genus *Scylla*) การเลี้ยงปูทะเลน้ำจืด ครอบคลุมพื้นที่หลายจังหวัดที่เลี้ยงในปัจจุบัน ได้แก่ ตราด จันทบุรี ระยอง สมุทรปราการ สมุทรสาคร สตูล ชุมพร ตรัง และระนอง การเลี้ยงปูทะเลน้ำจืดเริ่มมีการเลี้ยงเมื่อช่วงก่อนปี 2540 โดยการนำปูทะเลมาปล่อยเลี้ยงในบ่อคอนกรีต ในระดับน้ำ 30-50 เซนติเมตร ใฝ่ดูพฤติกรรมการลอกคราบของปูทะเล ปูส่วนใหญ่ที่นำมาเลี้ยงมีขนาดใหญ่ จึงใช้เวลาเลี้ยงแต่ละรุ่นประมาณ 45-60 วัน มีอัตราการรอด และการลอกคราบต่ำ ต่อมาช่วงหลังปี 2540 การเลี้ยงปูทะเลน้ำจืดได้รับความสนใจมากขึ้น ได้มีการใช้วิธีการจำกัดน้ำและขาดินให้เหลือแต่กรรเชียงหรือขาดินน้ำคู่สุดท้าย โดยมีจุดประสงค์ว่าจะสามารถลดระยะเวลาลอกคราบของปูที่เลี้ยงจาก 35-37 วันให้เหลือเพียง 20-25 วัน อย่างไรก็ตามวิธีการดังกล่าวได้เลิกใช้ไปเนื่องจากการทรมาณสัตว์และไม่ได้ผลตามวัตถุประสงค์และมีอัตราการรอดตายต่ำ รวมถึงหลังลอกคราบปูมีรูปร่างขนาดเล็ก และได้มีการนำเอาสารเคมีประเภท ไอโอดีนผสมน้ำเพื่อเร่งให้ปูลอกคราบเร็วขึ้นแต่ไม่ได้ผล แต่ในช่วงปี 2543 จนถึงปัจจุบัน ผู้เลี้ยงปูน้ำจืดส่วนใหญ่ประมาณ 80% ได้เปลี่ยนเทคนิคการเลี้ยงจากวิธีการจำกัดขาดิน มาแยกเลี้ยงในตะกร้า ตะกร้าละ 1 ตัวในบ่อดินขนาด 5-20 ไร่ ปูน้ำจืดจะเริ่มลอกคราบหลังจากที่แยกลงตะกร้าแล้วประมาณ 18 วัน และจะสิ้นสุดการเลี้ยงแต่ละรุ่นประมาณ 25 วัน แต่อย่างไรก็ตามปัจจัยในการกระตุ้นปูให้ลอกคราบเร็วขึ้นนั้นขึ้นอยู่กับแสง ความเต็ม ปริมาณออกซิเจน ในไครต์ แอม โมเนีย ปัจจัยเหล่านี้จะมีอิทธิพลร่วมกันต่อการลอกคราบของปูทะเล ทั้งนี้ยังขึ้นอยู่กับ อายุ ขนาด เพศ ความสมบูรณ์ของปู และปริมาณฮอร์โมนเร่งการลอกคราบในตัวปูก็

เป็นปัจจัยสำคัญ แต่ในการเลี้ยงปูทะเลนั้นมีปัญหา เช่น อัตราการรอดต่ำ ขาดแคลนพันธุ์ปูทะเล จะต้องนำเข้าพันธุ์ปูทะเลจากประเทศเพื่อนบ้าน (บรรจง เทียนสงรัสมิ, 2547)

ได้มีการเลี้ยงปูทะเล (*Scylla* sp.) ให้เป็นปูนิ่มในกระชัง โดยเปรียบเทียบระหว่างปูทะเลปกติที่มีก้ามและขาครบกับปูทะเลที่สูญเสียบางคู่ก้ามและขาเดิน เหลือเฉพาะขาว่ายน้ำ 1 คู่ พบว่าปูที่เหลือเฉพาะขาว่ายน้ำมีอัตราการลอกคราบ 100% ในขณะที่ปูทะเลปกติมีอัตราการลอกคราบเพียง 30% และระยะเวลาในการเลี้ยงปูทะเลที่เหลือเฉพาะขาว่ายน้ำให้ลอกคราบ ใช้เวลานั้นกว่าปูทะเลปกติ (วิวรรณ สิงห์ทวีศักดิ์ และวัฒนา ภูเจริญ, 2543) อย่างไรก็ตามก็ยังไม่ได้มีการตรวจสอบระยะเวลาลอกคราบก่อนการทดลองจึงน่าจะมีผลต่อข้อมูลมากพอสมควร ทั้งนี้เนื่องจากถ้าตัดขาคู่ก่อนระยะเวลาลอกคราบจะมีผลทำให้ปูมีการเลื่อนระยะเวลาการลอกคราบของปูนานขึ้น

การเลี้ยงปูนิ่มในต่างประเทศ

การเลี้ยงปูนิ่มในประเทศสหรัฐอเมริกา นิยมนำปู *C. sapidus* มาเป็นปูนิ่ม และในต่างประเทศได้มีการขยายตัวมากขึ้น เนื่องจากตลาดมีความต้องการปูนิ่มมาก จึงทำให้ผู้เลี้ยงปูนิ่มในหลายมลรัฐจะทำการขายทั้งปูที่มีเปลือกแข็งและปูนิ่ม ตลาดสำหรับปูนิ่มมีอยู่ทั่วไปและมีทั้งผู้ซื้อไปบริโภคเองและส่งภัตตาคาร ปัจจุบันก็ยังมีการค้าปูนิ่มเป็นจำนวนมาก มีการเพาะเลี้ยงที่มีศักยภาพมากขึ้น โดยไม่ทำลายประชากรปูม้าที่มีอยู่

การเลี้ยงปูนิ่มที่มีขนาดความกว้างกระดอง 13 เซนติเมตร ในต่างประเทศได้แบ่งระยะที่จะมาผลิตปูนิ่มเป็น 6 ระยะตามลักษณะเฉพาะ ได้แก่ ปูที่มีเปลือกแข็ง (hard crab) ใช้เวลาในการลอกคราบ 20-50 วัน ปูที่มีขาเดินคู่ที่ 5 สีเขียว (green line peeler) ใช้เวลาในการลอกคราบ 10-25 วัน สีขาว (white line peeler) ใช้เวลาในการลอกคราบ 5-14 วัน สีชมพู (pink line peeler) ใช้เวลาในการลอกคราบ 2-6 วัน สีแดง (red line peeler) ใช้เวลาในการลอกคราบ 1-3 วันและระยะที่เปลือกมีรอยแยก (buster) จะลอกคราบภายใน 1 วัน ระยะเวลาที่ปูมีการลอกคราบอาจจะเปลี่ยนแปลงได้ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิของน้ำ ปริมาณออกซิเจน และคุณสมบัติต่าง ๆ ของน้ำ โดยปูที่มีขนาดเล็กจะลอกคราบถี่กว่าปูที่มีขนาดใหญ่

นอกจากสังเกตจากรายงค้ำขาเดินคู่ที่ 5 แล้วยังสามารถสังเกตด้ามปีงของเพศผู้และเพศเมียจะสังเกตได้ชัดเจน คือ ด้ามปีงเพศผู้ใกล้ลอกคราบจะมีสีเหลืองอ่อนซึ่งเรียกว่า yellow bellies ส่วนเพศเมียที่ใกล้ลอกคราบจะมีสีของด้ามปีง สีชมพูม่วงหรือสีเข้มจะลอกคราบภายใน 10 วัน ถ้าสีเข้มมากขึ้นก็แสดงว่าใกล้ลอกคราบยิ่งขึ้น (UNC Sea Grant College, 1984)

ปูที่ใกล้ลอกคราบจะนำมาแยกไว้ตามระยะ ปูที่มีแถบขาวจะต้องคอยสังเกตทุก ๆ 3 วัน จนเปลี่ยนเป็นสีชมพูหรือแดง ปูที่มีแถบขาวแสดงว่ายังไม่ใกล้ลอกคราบและต้องให้อาหาร ส่วนปู

ที่มีสีแดงจะต้องทำการตรวจเช็คทุกวันจนกระทั่งเปลือกมีรอยแตกต้องคอยสังเกตทุก ๆ 3-4 ชั่วโมง (Horst, 1992) ปูไม่ลอกคราบมีลักษณะดังนี้ ปูเพศเมียที่มีไข่หรือไม่มีไข่ก็ตาม ปูที่มีเพรียงเกาะ ปูเพศผู้ที่มีขนาดใหญ่ (jimmy crab) มีตับปิ้งสีเหลืองหรือน้ำตาล ซึ่งสมบรูณ์เพศเต็มที และปูหลังการลอกคราบหรือปูโพรก (post molt crab) (UNC Sea Grant College, 1984) การผลิตปูนี้มีต้นทุนสูงในการซื้อปูที่ใกล้ลอกคราบ ทำให้ได้ผลตอบแทนไม่ดี ปูที่ใกล้ลอกคราบอ่อนแอและต้องดูแลอย่างดีก่อนลอกคราบซึ่งอาจจะตายได้มากกว่า 50% ถ้าปูที่ใกล้ลอกคราบราคา US\$ 0.75 ปูนั้นก็จะมีราคา US\$ 1.50 แต่ผู้เลี้ยงจะต้องได้ผลตอบแทนลดลงถ้ามีอัตราการตายถึง 50% ดังนั้นผู้เลี้ยงต้องทำการแก้ไขโดยให้มีอัตราการตายต่ำกว่า 10% (Horst, 1992)

ระบบหรือวิธีการเลี้ยงปูในต่างประเทศมีอยู่ด้วยกัน 4 ประเภท ดังนี้

1. Float cars มีหลายรูปแบบและหลายขนาด บางชนิดลอยน้ำได้เพราะทำจากไม้หรือวัสดุที่ลอยน้ำได้ สามารถปรับขึ้นลงได้ด้วยก๊วน
2. Onboard Flow-Through ระบบนี้ทำได้ง่าย โดยเป็นกล่องขนาดเล็กไม่เกิน 16 นิ้ว ด้านบนมีอวนหรือตาข่ายสำหรับปูที่ลอกคราบ โดยจะเข้ามาติดที่ตาข่าย น้ำทะเลในระบบจะมีการหมุนเวียนโดยปั๊มหรือให้น้ำไหลวน
3. Land-Based Flow-Through เป็นถังไฟเบอร์กลาสหรือไฟเบอร์กลาสเคลือบกล่องไม้ คล้ายโต๊ะ สามารถเรียงซ้อนกันได้ ระบบน้ำวนและมีการปล่อยออกหลังจากไหลผ่านไปแล้ว ถ้าไม่มีแหล่งน้ำที่ตื้นใกล้ ๆ น้ำจากทะเลก็ใช้ได้แต่ต้องคำนึงถึงความเค็มด้วย ระบบนี้ไม่มีส่วนประกอบใดที่ทำจากโลหะ (ในส่วนของต้องสัมผัสน้ำ) เพราะโลหะทุกชนิดเป็นอันตรายต่อปู ปั๊มที่ใช้มีขนาด 1 แรงม้าต่อปู 800-900 ตัว กล่องที่ปูจะลอกคราบควรอยู่ภายใต้หลังคา เพื่อกันฝนและสิ่งสกปรกมาในถัง ป้องกันแดดทำให้ปูลอกคราบได้ดีขึ้น
4. Recirculation Systems คล้ายกับระบบ land-based flow-through system ยกเว้นระบบหมุนเวียนน้ำ น้ำที่เดิมเข้าไปเพื่อชดเชยการระเหยเท่านั้น น้ำที่ออกจากถัง โดยแรงโน้มถ่วง ออกสู่ระบบกรองที่ทำจากเปลือกหอย หินปูน ทราย เม็ดพลาสติก เพื่อให้แบคทีเรียเจริญเติบโต แบคทีเรียจะใช้แอมโมเนียที่ปูขับถ่ายออก ถ้าไม่มีแบคทีเรีย แอมโมเนียจะสูงเป็นอันตรายต่อปู

โครงสร้างของเปลือกปู

ลักษณะโครงสร้างเปลือกที่หุ้มร่างกายปูมี ลักษณะคล้ายคลึงกับสัตว์ในกลุ่มครัสเตเชียนทั่วไป สามารถจำแนกออกเป็นชั้นต่าง ๆ 4 ชั้น (Cameron, 1985a; Pratoomchat et al., 2002b) ดังนี้

1. อีพิคิวติเคิล (epicuticle)

เป็นชั้นที่อยู่นอกสุดและเป็นชั้นที่บางที่สุด ประกอบด้วยสารพวก lipoprotein ซึ่งสร้างมาจาก tegumental gland ที่อยู่ในชั้นอีพิเคอมีส ในชั้นนี้จะไม่พบไคตินเป็นองค์ประกอบ มีหน้าที่ป้องกันการซึมผ่านเข้าออกของน้ำ นอกจากนี้ยังมีองค์ประกอบเป็นโครงสร้างของสารอินทรีย์ซึ่งติดสีย้อม Eosin อย่างหนาแน่น ซึ่งแสดงถึงการมี NaOH-Protein

2. เอกโซคิวติเคิล (exocuticle)

เป็นชั้นที่อยู่ถัดมาจากชั้นอีพิคิวติเคิล ประกอบด้วย HCl-Protein เป็นชั้นที่มีการสะสมของ melanin pigment หรือเรียกชั้นนี้ว่า pigmented layer เป็นจุดกำเนิดสีต่างๆ ชั้นนี้มีองค์ประกอบเป็นเส้นใย ไคตินและ โปรตีน เป็นจำนวนมาก โดยมีไคตินเป็นองค์ประกอบอยู่ประมาณ 40-45% และมีการสะสมเกลือแคลเซียม

3. เอนโดคิวติเคิล (endocuticle)

เป็นชั้นที่มีปริมาณเกลือแคลเซียมสะสมอยู่มากที่สุด จึงถูกเรียกว่าเป็น calcified layer ซึ่งมีลักษณะเป็นแถบ (bands) ซึ่งเกิดจากการเชื่อมโยงระหว่างเส้นใย Chitin-Protein และแคลเซียมคาร์บอเนต ประกอบกันทำให้เป็นชั้นที่หนาที่สุด

4. Membranous layer

เป็นชั้นที่อยู่ในสุดของเปลือกอยู่ติดกับอีพิเคอมีส ที่เป็นผิวหนังที่อยู่นอกสุดของเปลือก เซลล์มีลักษณะสี่เหลี่ยมทรงสูงอัดแน่น มีเนื้อเยื่อเกี่ยวพัน (connective tissue) , gland cell, pigment และปลายประสาท ทำหน้าที่เลือกสารอินทรีย์ และส่งแร่ธาตุเข้าสู่ชั้นคิวติเคิล

องค์ประกอบทางเคมีของเปลือกปู

โดยทั่วไปเปลือกของสัตว์ในกลุ่มครัสเตเชียน มีองค์ประกอบเป็นสารอินทรีย์ 55% โดยมีแคลเซียมคาร์บอเนตเป็นองค์ประกอบหลัก (อยู่ในรูปของ calcite หรือ poor crystalline, amorphous calcium carbonate) ส่วนแมกนีเซียม ฟอสฟอรัส โซเดียม โพแทสเซียมเป็นองค์ประกอบรองลงมา ขณะที่องค์ประกอบเป็นสารอินทรีย์อยู่ 45% โดยมีไคตินเป็นองค์ประกอบหลัก และโปรตีนเป็นองค์ประกอบรองลงมา ขณะที่โครงสร้างของเปลือกปู ประกอบด้วยเส้นใยของ Chitin-Protein เป็นส่วนใหญ่ โดยส่วนของโปรตีนอยู่ในชั้นอีพิคิวติเคิล และส่วนของไคติน ในชั้นเอกโซคิวติเคิล และเอนโดคิวติเคิล (Cameron, 1985a) แสดงให้เห็นว่าไคตินเป็นสารประกอบอินทรีย์ที่สำคัญของเปลือก ทั้งยังมีความสำคัญต่อวงจรการลอกคราบ (Pratoomchat et al., 2002b) อย่างไรก็ตาม องค์ประกอบกลุ่ม โปรตีนจะเพิ่มสูงช่วงหลังลอกคราบ (Welinder, 1975) ซึ่งเป็นการเพิ่ม

ความแข็งแรง ในการสร้างชั้นอิพิคิวติเคิล และเอกโซคิวติเคิล หลังจากมีการลอกคราบใหม่ ๆ ซึ่งมีความสำคัญต่อ sclerotization สำหรับ NaOH-protein และ nucleation สำหรับ HCl-protein

แร่ธาตุที่มีความสำคัญต่อการดำรงชีวิตของครัสเตเชียน

แร่ธาตุที่สำคัญต่อการดำรงชีพ และเกี่ยวข้องกับการควบคุมระดับความเข้มข้นเลือด ได้แก่ โซเดียม คลอไรด์ โปแตสเซียม แคลเซียม และแมกนีเซียม (ประจวบ หล้าอุบล, 2537) เมื่อพิจารณาที่ปริมาณพบว่าโซเดียม คลอไรด์ และแมกนีเซียมของสัตว์ที่อาศัยอยู่ในทะเลมีปริมาณมากกว่าสัตว์ที่อาศัยอยู่ในน้ำจืด ขณะที่แคลเซียมในเลือดของสัตว์ที่อาศัยอยู่ในน้ำจืดจะมีปริมาณมากกว่าสัตว์ที่อาศัยอยู่ในน้ำเค็ม

โซเดียม

นับว่าเป็นธาตุที่มีความเข้มข้นสูงมากชนิดหนึ่งในเลือดของครัสเตเชียน แต่จะมีค่าต่ำกว่าน้ำภายนอกเล็กน้อย ทำหน้าที่รักษาสมดุลออสโมติก (osmotic balance) ควบคู่ไปกับคลอไรด์ โดยมีโปแตสเซียม แมกนีเซียม และแคลเซียมเป็นตัวช่วยปรับ และรักษาสภาพความเป็นกรด-ด่างในร่างกายให้สมดุล ทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับการทำงานของกล้ามเนื้อและระบบประสาท (ประจวบ หล้าอุบล, 2537)

คลอไรด์

พบในของเหลวภายในและภายนอกเซลล์ สัตว์สามารถสะสมได้มากกว่าโซเดียมและโปแตสเซียมจะมีความเข้มข้นใกล้เคียงกับโซเดียม เป็นธาตุที่มีการเคลื่อนย้ายรวดเร็วเมื่อน้ำภายนอกมีการเปลี่ยนแปลงไป ช่วยรักษาความดันออสโมติก ควบคุมการเข้าออกของสารและน้ำภายนอกเซลล์ คลอไรด์เกี่ยวข้องกับการเกิดสมดุลของแคทไอออน (cation) และแอนไอออน (anion) โดยอยู่ร่วมกับโซเดียม ถ้าอยู่ในสภาพสมดุลการแลกเปลี่ยนของแมกนีเซียมและซัลเฟตจะเกิดได้ดี ปริมาณของคลอไรด์ในเลือดของครัสเตเชียนจะเท่ากับน้ำทะเลหรือใกล้เคียงกัน จึงไม่มีปัญหาการปรับสมดุลเหมือนธาตุตัวอื่น ๆ ยังมีส่วนกระตุ้นเอนไซม์อะไมเลส (amylase) ให้ทำงานดีขึ้น รักษาความเป็นกรด-ด่างของเอนไซม์และเป็นส่วนประกอบในเอนไซม์ด้วย

แคลเซียม

แคลเซียมเป็นส่วนประกอบสำคัญของโครงสร้างภายนอกของพวกครัสเตเชียนซึ่งส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปของแคลเซียมคาร์บอเนต (CaCO_3) ตามปกติจะสะสมที่ตับในรูปของเกลือแคลเซียมฟอสเฟต (CaPO_4) อาจจะมีการสะสมแคลเซียมในเลือดและที่ส่วนอื่นของร่างกายโดยเชื่อมกับโปรตีน สัตว์ต้องควบคุมไม่ให้ระดับของแคลเซียมในเลือดสูงเกินไป จึงต้องทำการขับออก

นอกร่างกาย หรือเก็บสะสมไว้ในอวัยวะต่าง ๆ แคลเซียมที่อยู่ในเปลือกส่วนใหญ่จะถูกสะสมอยู่ในชั้น endocuticle หรือที่เรียกว่า calcified layer (Cameron, 1985a)

โปแตสเซียม

โปแตสเซียมส่วนใหญ่พบอยู่ในของเหลวภายในเซลล์ของร่างกาย และเลือด ในระยะที่มีการเจริญเติบโตหรือเริ่มมีการสร้างเนื้อเยื่อใหม่ความต้องการ โปแตสเซียมในเซลล์สูงมาก มีการดูดซึมผ่านเหงือก และเนื้อเยื่อบริเวณเหงือก โดยกระบวนการ active transport นอกจากนี้ โปแตสเซียมยังช่วยรักษาสมดุลในร่างกายด้วยการควบคุมการเข้าออกของสาร และน้ำภายในด้วยการทำงานร่วมกับโซเดียม และการรักษาสมดุลออสโมติก ซึ่งถ้ามีโปแตสเซียมในร่างกายมากเกินไปจะเกิดปัญหา จึงต้องขับออกทาง antennal gland (ประจวบ หล้าอุบล, 2537)

แมกนีเซียม

แมกนีเซียม เป็นธาตุที่สำคัญในส่วนประกอบของ โครงสร้างของเปลือกปู และกระบวนการสร้างเปลือกออกจากแคลเซียม ซึ่งแมกนีเซียมอยู่ในโครงสร้างของร่างกายประมาณ 70% ส่วนอีก 30% พบในเนื้อเยื่อ และเลือด เป็นตัวกระตุ้นหรือโคเอนไซม์ของกระบวนการเมตาบอลิซึม เนื่องจากการทำงานของ ATP ต้องใช้แมกนีเซียมเป็นองค์ประกอบ หากไม่มีแมกนีเซียมก็จะไม่เกิดปฏิกิริยาทางเคมีที่จะเปลี่ยน ATP เป็น ADP ได้ จากการศึกษาปู blue crab (*C. sapidus*) หลังลอกคราบที่อยู่ในน้ำระดับแคลเซียมต่ำ พบว่าปูจะทำการสะสม แมกนีเซียม เพื่อใช้ในการสร้างเปลือก (Cameron, 1985b)

ฟอสฟอรัส

มีความสำคัญต่อการสร้างเปลือกร่วมกับแคลเซียม โดยเฉพาะอย่างยิ่งช่วงที่ปูมีการสร้างเปลือกใหม่ ฟอสฟอรัสยังเป็นส่วนประกอบของกรดนิวคลีอิก และสารประกอบฟอสโฟไลปิดที่สำคัญในร่างกาย เช่น โคเอนไซม์ NADP และ ATP เป็นต้น ซึ่งอยู่ในบริเวณสมองและระบบประสาท

การควบคุมสมดุลเกลือแร่ (osmoregulation)

ในสัตว์ครึ่งบกครึ่งน้ำส่วนมาก จะมีความสามารถควบคุมระบบสมดุลเกลือแร่ได้ดีเมื่อความเค็มของน้ำที่อาศัยอยู่เปลี่ยนแปลงไป ซึ่งกลไกการควบคุมระดับความเข้มข้นของเลือด (osmolality) ภายในร่างกายกับน้ำภายนอกมีอยู่ 2 รูปแบบคือ hyperregulation และ hyporegulation (Mantel & Farmer, 1983) โดยกลไกดังกล่าวที่เกิดขึ้นก็เพื่อที่รักษาสมดุลออสโมลาลิตี โดยความเข้มข้นของออสโมลาลิตีนั้นหมายถึง ความเข้มข้นของไอออนและสารอินทรีย์ต่าง ๆ ที่ละลายอยู่ในเลือด

Hyperregulation

สิ่งมีชีวิตที่อาศัยในน้ำจืดหรือน้ำทะเลที่มีความเข้มข้นต่ำกว่าเลือด จะต้องเผชิญกับการแพร่เข้าของน้ำภายนอกร่างกายและการสูญเสียไอออนออกไปสู่สิ่งแวดล้อม แต่ก็สามารถลดภาวะเหล่านี้ได้โดยการลดการนำน้ำและไอออนผ่านเข้าออกโดยการลดขนาดของเยื่อเลือกผ่านให้มีขนาดเล็กลง ซึ่งตามปกติแล้วพวก osmoconformer จะมีการยอมให้สารผ่านเข้าออกได้มากกว่าพวก osmoregulator และจะมีการเปลี่ยนแปลงการยอมให้สารผ่านเข้าออกน้อยเมื่อน้ำภายนอกมีความเค็มลดลง

Hyporegulation

เมื่อสัตว์อยู่ในน้ำที่มีความเค็มสูง สัตว์จะมีการปรับตัวโดยทำให้ของเหลวในร่างกายมีความเข้มข้นต่ำกว่าภายนอกเพราะที่ระดับความเค็มน้ำสูงจะมีเกลือแร่เข้าสู่ร่างกายโดยมาพร้อมกับน้ำปริมาณที่มาก ดังนั้นสัตว์จะมีการปรับให้มีความเข้มข้นของของเหลวภายในน้อยลง โดยการขับเกลือแร่ออกและรักษาน้ำไว้ให้ได้มากที่สุด

ในสัตว์ที่มีความสามารถอย่างมากในการปรับระดับสมดุลเกลือแร่ภายในร่างกายจะแสดงภาวะ hyperosmotic เป็นการกระตุ้นการรับน้ำเข้าภายในตัว ซึ่งจะแพร่ผ่านเข้าสู่ไตและจะพยายามรักษาเกลือแร่ไว้ภายในตัวให้มากที่สุดเพื่อปรับสมดุลเกลือแร่ภายในร่างกายเมื่อสภาวะสิ่งแวดล้อมมีความเข้มข้นเกลือแร่ต่ำกว่าภายในตัว (Passano, 1960) และในสัตว์ที่สามารถปรับสมดุลเกลือแร่ได้ไม่คืนักจะมีค่าออสโมลาลิตีต่ำ ทำให้ระบบการแพร่ผ่านเข้าออกของแร่ธาตุต่าง ๆ ไม่ค่อยสมบูรณ์ ทำให้ต้องใช้พลังงานอย่างมากในการปรับสมดุล การปรับสมดุลนี้จะเป็นตัวรักษาค่าความดันออสโมติกภายในร่างกายให้มีความสัมพันธ์กันอย่างคงที่กับสภาพแวดล้อมภายนอก ซึ่งก็คือการปรับระดับค่าความเข้มข้นภายในร่างกายให้มีค่าสูงหรือต่ำกว่าสิ่งแวดล้อมภายนอกที่อาศัยอยู่ การปรับสมดุลดังกล่าวเพื่อให้สิ่งมีชีวิตสามารถดำรงชีวิตอยู่ได้เมื่อสิ่งแวดล้อมมีการเปลี่ยนแปลง จะพบได้ในสิ่งมีชีวิตพวกครัสเตเชียน ซึ่งมีรูปแบบการปรับสมดุลแตกต่างกันออกไปในสิ่งมีชีวิตแต่ละชนิด

ผลของความเค็มต่อการเปลี่ยนแปลงค่าออสโมลาลิตีในปู Portunid crab

ปูม้าที่เลี้ยงในน้ำความเค็ม 7 ppt พบว่ามีค่าออสโมลาลิตีต่ำที่สุด และแสดงสภาวะ hyperregulation ส่วนความเค็มน้ำ 40 ppt จะค่าออสโมลาลิตีสูงที่สุด ในระดับความเค็มนี้ปูแสดงถึงสภาวะที่เป็น hyporegulation (ภาณุ แฉ่มชื่น และคณะ, 2551) ซึ่งสอดคล้องกับการศึกษาในปูทะเลที่เลี้ยงในระดับความเค็ม 5-40 ppt พบว่าปูที่เลี้ยงในน้ำความเค็ม 5 ppt ค่าออสโมลาลิตีต่ำที่สุด และมีค่าสูงอย่างต่อเนื่องจนกระทั่งสูงที่สุดที่ความเค็ม 40 ppt (บุญรัตน์ ประทุมชาติ และคณะ, 2546)

การลอกคราบ

ปูม้าจำเป็นต้องมีการลอกคราบเพื่อการเจริญเติบโต เนื่องจากปูมีโครงสร้างเปลือกที่แข็ง ซึ่งเป็นสารประกอบหินปูน (CaCO_3) ปกคลุมภายนอกของลำตัว เพื่อป้องกันอันตรายให้กับลำตัว และอวัยวะภายใน เมื่อปูมีการเจริญเติบโตด้วยการเพิ่มขนาดลำตัว จำเป็นต้องมีการลอกคราบเพื่อสลัดคราบทิ้ง (ecdysis or exuviation) เพื่อขยายขนาดของร่างกาย และขณะเปลือกที่สร้างขึ้นใหม่ยังไม่ทันแข็งตัวนั้น ร่างกายสามารถเพิ่มขนาดขึ้นได้เต็มที่จนกระทั่งเปลือกใหม่แข็งตัว ร่างกายก็จะหยุดการเพิ่มขนาด การลอกคราบของสัตว์กลุ่มครัสเตเชียน ในตัวอ่อนจะมีหลายครั้งกว่าตัวเต็มวัย จำนวนครั้งก็จะแตกต่างกันออกไปในแต่ละชนิด

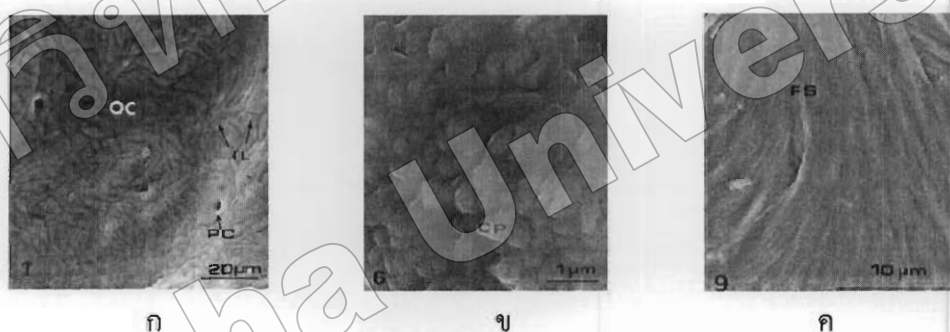
ในวงจรการลอกคราบของปูทะเล (*S. serrata*) โดยทั่วไปสามารถแบ่งได้เป็น 4 ระยะ ได้แก่ ระยะหลังการลอกคราบตอนต้นหรือระยะ A (early postmolt) ระยะหลังการลอกคราบหรือระยะ B (post molt) ระยะคราบแข็งหรือระยะ C (intermolt) ระยะก่อนการลอกคราบหรือ ระยะ D (premolt) ระยะการลอกคราบที่มีการจำแนกไว้นี้ยังสามารถแยกย่อยได้อีก 9 ระยะด้วยกัน ได้แก่ A, B, C₁, C₂, C₃, D₁, D₂, D₃ และ ระยะ E (Pratoomchat et al., 2002b) ได้แก่

- ระยะหลังการลอกคราบตอนต้นหรือระยะ A (early postmolt) ระยะนี้เป็นระยะที่ปูเพิ่งเสร็จจากการลอกคราบใหม่ ๆ มีลักษณะเป็นหนังเหนียว ๆ ลื่น และมีความอ่อนนุ่ม ประกอบด้วย โปรตีน ไคติน (ภาพที่ 1 ก) ซึ่งโครงสร้างของเปลือกในระยะนี้ประกอบด้วยชั้นอิพิคิวติเคิล เอคโซคิวติเคิล และ membranous layer ระยะนี้ปูจะเริ่มสะสมแคลเซียม และดูดน้ำเข้าตัว ปูจะไม่มีการเคลื่อนที่ ไม่กินอาหาร ระยะนี้ใช้เวลาประมาณ 12-24 ชั่วโมง

- ระยะหลังการลอกคราบหรือระยะ B (post molt) เป็นระยะที่คราบเริ่มแข็งขึ้น โดยการสะสมของ แคลเซียมฟอสเฟต (ภาพที่ 1 ข) ส่วนโครงสร้างของเปลือกชั้นเอนโดคิวติเคิลหนาขึ้น เริ่มมีการพัฒนาระหว่างเคลือบผิวชั้นนอกอันเดิม และเคลือบผิวชั้นนอกอันใหม่ และสังเกตเห็นเมือดสีเริ่มมีการลอกกลับ ระยะนี้ใช้เวลา 3-5 วัน

- ระยะคราบแข็งหรือระยะ C₁, C₂, C₃ (Intermolt) (ภาพที่ 1 ค) เป็นระยะที่คราบมีความแข็งเต็มที่ เมื่อสังเกตจากกล้องจุลทรรศน์พบว่ามีการขยายตัวของเปลือกชั้นเอนโดคิวติเคิลมากขึ้นเรื่อย ๆ จึงทำให้เกิดความหนาเพิ่มขึ้นตามลำดับจาก C₁- C₂ (Freeman et al., 1987) โดยระยะ C₃ นั้นสังเกตได้จากความชัดเจนของแนวขอบเนื้อเยื่อชั้นอิพิเคอมีส อีกทั้งระยะนี้ปูจะเริ่มมีการสร้างชั้นต่าง ๆ ของเปลือกให้มีความแข็งแรงขึ้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งชั้นสะสมแคลเซียม (calcified layer) จนกระทั่งมีความแข็งแรงมากที่สุดในระยะ C₃ ในระยะนี้ปูจะมีอัตราเมตาบอลิซึมสูง เนื่องจากมีการเคลื่อนที่ และการหาอาหาร

- ระยะก่อนการลอกคราบตอนต้นหรือระยะ D₁ (early premolt) ระยะนี้ผิวหนังนอกจะหดกลับเห็นได้ชัดเป็นแนว และขนชุดใหม่มีการพัฒนาใช้เวลา 7-10 วัน
- ระยะก่อนการลอกคราบตอนกลางหรือระยะ D₂ (mid premolt) ระยะนี้ผิวหนังนอกปรากฏเห็นเป็นแนวชัดเจนขึ้นและใหญ่ขึ้น ใช้เวลา 7-10 วัน
- ระยะก่อนการลอกคราบตอนปลายหรือระยะ D₃-D₄ (late premolt) ขนใหม่พัฒนาสมบูรณ์ผิวหนังนอกหดกลับมากขึ้นอย่างเห็นได้ชัด กระดองแข็งมาก และมีความเปราะแตกหักง่าย ปูจะกินอาหารน้อยลง และไม่กินเลยก่อนการลอกคราบเพื่อเตรียมความพร้อมที่จะลอกคราบใช้เวลาประมาณ 5-7 วัน
- ระยะระหว่างการลอกคราบหรือระยะ E (ecdysis) เป็นระยะที่ปูทะเลมีการลอกคราบ และเป็นช่วงที่ปูทะเลมีความอ่อนแอมากที่สุด ในระยะนี้น้ำจะเข้าตัวอย่างรวดเร็วทางรอยแตกทุกที่มีการปรับความดันออสโมติกในเลือดเนื่องจากปริมาณ โปรตีนและไขมัน ในเลือดเพิ่มขึ้นก่อนการลอกคราบ ทำให้ความดันเลือดสูงขึ้น



ภาพที่ 1 การเปลี่ยนแปลงทางกายภาพของเปลือกปูทะเล (*S. serrata*) ในวงจรการลอกคราบ ระยะหลังการลอกคราบตอนต้น (ก) ระยะหลังการลอกคราบ (ข) ระยะคราบแข็ง C₂ (ค) (Pratoomchat et al., 2002a)

การสร้างเปลือกหลังลอกคราบ

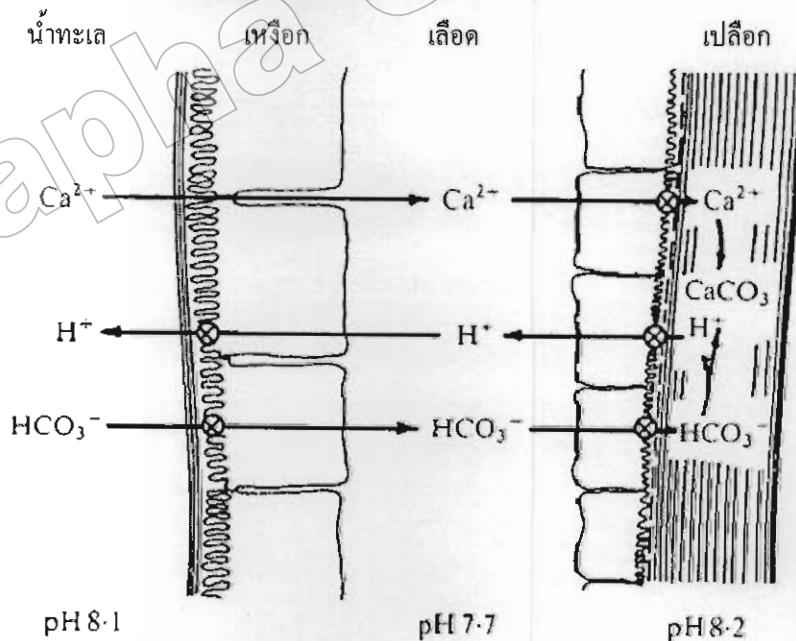
กระบวนการ biomineralisation พัฒนามากในสัตว์ไฟลัมอาร์โทรโปดา (arthropods) ที่ จะเห็นเป็นโครงสร้างภายนอกที่แข็งเรียกว่า cuticle โดยโครงสร้างภายนอกนี้จะช่วยสนับสนุนหรือ ป้องกันอันตรายจากสิ่งแวดล้อม ซึ่งการเจริญเติบโต และสรีรวิทยาจะมีความเกี่ยวข้องกับวงจรการ ลอกคราบ แต่พวก arthropod จะทำให้เปลือกใหม่แข็งด้วยกระบวนการที่เรียกว่า sclerotization ในขณะที่ ครัสเตเชียน ส่วนมากจะมีกระบวนการที่เรียกว่า calcification (Luquet & Marin, 2004)

กระบวนการสร้างเปลือก เกิดจากการสะสมแคลเซียม ซึ่งแหล่งหลักของแคลเซียมมาจากภายนอก คือในน้ำที่ครัสเตเชียนอาศัยอยู่ ในน้ำทะเลจะมีปริมาณของแคลเซียมสูงมาก แคลเซียมจะมีการเคลื่อนที่เข้าสู่ร่างกายของครัสเตเชียนในระยะหลังลอกคราบใหม่ ๆ โดยครัสเตเชียนจะมีการใช้แคลเซียมที่เก็บสำรองอยู่ในอวัยวะส่วนกลาง ร่วมกับแคลเซียมที่ดูดซึมจากน้ำภายนอกเพื่อใช้ในการสร้างโครงสร้างเปลือกใหม่ (Scott-Fordsmand & Depledge, 1997)

ในปูทะเล (*S. serrata*) หลังลอกคราบใหม่ ๆ โครงสร้างของเปลือกประกอบด้วยชั้น epicuticle และ exocuticle ที่มีองค์ประกอบของกลุ่มโปรตีนสูง หลังจากนั้นจะมีการสะสมแคลเซียม แมกนีเซียม และคาร์บอนเนตเพื่อการสร้างเปลือกภายหลังลอกคราบอย่างต่อเนื่อง เช่นเดียวกับการศึกษาในปู blue crab (*C. sapidus*) หลังลอกคราบ พบว่าปูมีการสร้างเปลือกใหม่ให้แข็ง โดยการสะสมแคลเซียม และ ไบคาร์บอนเนต (Cameron, 1985a; Cameron, 1985b; Cameron, 1989) กลไกการสร้างเปลือกเป็นดังสมการ



กระบวนการสร้างเปลือกจะเกิดขึ้นได้ดีเมื่อค่า pH สูงเท่านั้น (pH 8.2) เพราะหลังจากเกิดปฏิกิริยามีไฮโดรเจนไอออนเกิดขึ้น และไฮโดรเจนไอออนจะถูกส่งผ่านจากชั้นคิวติเคิลสู่กระแสเลือด และออกสู่ภายนอกผ่านทางเหงือก (ภาพที่ 2)



ภาพที่ 2 รูปแบบกระบวนการขนส่ง แคลเซียม และไบคาร์บอนเนตในการสร้างเปลือก (Cameron, 1989)

ปัจจัยที่มีผลต่อกระบวนการสร้างเปลือกหลังลอกคราบ

ความเค็ม

ความเค็มมีความสัมพันธ์โดยตรงต่อปริมาณไอออนในน้ำ ซึ่งประกอบด้วยไอออนหลัก ได้แก่ คลอไรด์ (Cl^-) ซัลเฟต (SO_4^{2-}) ไบคาร์บอเนต (HCO_3^-) โซเดียม (Na^+) แมกนีเซียม (Mg^{2+}) และ โดยเฉพาะแคลเซียม (Ca^{2+}) ที่มีบทบาทสำคัญในกระบวนการสร้างเปลือก ปูที่อยู่ในสภาวะความเค็มสูงนั้นจะมีโอกาสได้รับไอออนจากน้ำภายนอกได้มากกว่าในสภาวะความเค็มต่ำ เนื่องจากมีความเข้มข้นของไอออนหลายชนิดสูงกว่า โดยเฉพาะแคลเซียมไอออน (Perry et al., 2001) เมื่อปูอยู่ในความเค็มต่ำจะรักษาระดับของแคลเซียมในเลือดให้มีการเปลี่ยนแปลงน้อยกว่าระดับของโซเดียมและคลอไรด์ แต่อัตราการสะสมแคลเซียมจะมีมากกว่าโซเดียม โดยเฉพาะหลังการลอกคราบ ที่ต้องการในระดับที่สูงเพื่อสะสมในโครงสร้างเปลือกใหม่ (Neufeld & Cameron, 1994)

Neufeld and Cameron (1994) พบว่าการสะสมแคลเซียมในการสร้างเปลือกหลังการลอกคราบของปู blue crab (*C. sapidus*) มากน้อยขึ้นอยู่กับปริมาณแคลเซียมภายนอก และจะหยุดสะสมแคลเซียมเมื่อแคลเซียม ภายนอกมีปริมาณ 0.1 mmol l^{-1} สอดคล้องกับ Perry et al. (2001) ศึกษาพบว่าแคลเซียมในน้ำมีผลต่อการสร้างเปลือกหลังลอกคราบ จากการทดลองในปู *C. sapidus* ที่เลี้ยงไว้ในน้ำความเค็ม 12 ppt พร้อมทั้งลดระดับปริมาณแคลเซียมลง 60-80% ส่งผลให้อัตราการแข็งตัวของเปลือกช้าลง โดยทำการเปรียบเทียบกับที่เลี้ยงที่ความเค็มน้ำ 5, 12, และ 25 ppt จากนั้นทำการเปรียบเทียบระหว่างที่ลดระดับแคลเซียม และแคลเซียมปกติ พบว่าปูที่เลี้ยงในน้ำทะเลที่มีการลดระดับแคลเซียมจะใช้ระยะเวลาในการแข็งตัวของเปลือกนานขึ้น โดยเฉพาะอย่างยิ่งความเค็มน้ำ 25 ppt จะเห็นได้ชัดเจน การลอกคราบของปูที่เลี้ยงโดยลดระดับแคลเซียมลง จะมีระยะเวลาที่เปลือกนุ่มยาวนานกว่าที่ความเค็มน้ำ 5 และ 12 ppt ทั้งที่ระดับแคลเซียมปกติ และมีการลดระดับแคลเซียม แสดงว่าแคลเซียมเป็นแร่ธาตุที่มีความสำคัญต่อการสร้างเปลือกของสัตว์ในกลุ่มครัสเตเชีย และในกุ้งกุลาดำ (*Penaeus monodon*) เมื่อปริมาณแคลเซียมที่ได้รับจากน้ำภายนอกไม่เพียงพอที่จะรักษาความเข้มข้นของแคลเซียมในร่างกายให้สูงกว่าภายนอกได้ กุ้งจะมีการนำแคลเซียมในเปลือกและคราบมาใช้ ส่งผลให้ปริมาณแคลเซียมจากเลือดหรืออวัยวะต่าง ๆ ที่สะสมอยู่ลดลง มีผลทำให้เปลือกแข็งช้า (สุริยะ จันทร์แก้ว, 2540) ซึ่งสอดคล้องกับรายงานของ Heafner (1964 อ้างถึงใน บุญรัตน์ ประทุมชาติ และคณะ, 2546) ที่พบความสัมพันธ์แบบแปรผกผันระหว่างน้ำหนักเปลือกปู *C. sapidus* ระยะหลังลอกคราบ กับความเค็มน้ำภายนอก โดยพบว่าปูที่อยู่ในความเค็มน้ำ 10 ppt มีน้ำหนักเปลือกน้อยกว่าปูที่อยู่ในระดับความเค็ม 30 ppt สามารถอธิบายได้ว่าความแตกต่างของน้ำหนักเปลือกปูมีสาเหตุมาจากการสะสมแคลเซียมในเปลือก ซึ่งที่น้ำความเค็มสูงจะมีปริมาณแคลเซียมสูง ปูจึงดึงไปเก็บสะสมในเปลือกได้มาก ส่งผลให้มีน้ำหนักเปลือกมากกว่าความ

เค็มต่ำ ส่วนในปูทะเล (*S. serrata*) ที่เลี้ยงภายใต้สภาวะความเค็มต่ำ ส่งผลทำให้ปูมีการสร้างเปลือกไม่คืนนักหลังการลอกคราบ (บุญรัตน์ ประทุมชาติ และคณะ, 2546)

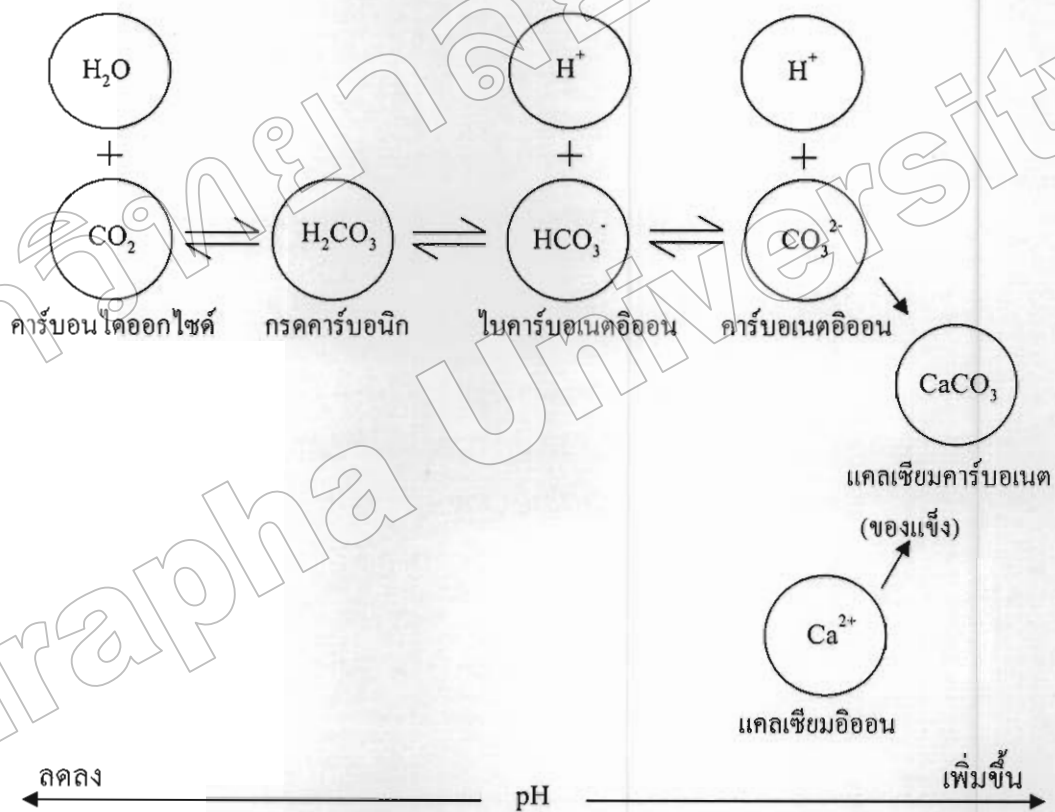
นอกจากนี้ความเค็มภายนอกที่เปลี่ยนแปลงไปมีผลต่อ pH ในเลือด ของปู *Carcinus maenas* และ *Callinectes sapidus* กล่าวคือ pH ของเลือดเปลี่ยนแปลงผกผันกับความเค็ม ดังเช่นในปู *C. maenas* เมื่ออยู่ในความเค็ม 35 ppt ในเลือดมีค่า pH 7.5 เมื่อลดความเค็มลงเหลือ 12 ppt ในเลือดมีค่า pH 8.15 ที่เป็นเช่นนี้เพราะเมื่อความเค็มต่ำ ไบคาร์บอเนตในเลือดสูงขึ้น มีลักษณะเป็น metabolic alkalosis ในขณะที่ความเค็มภายนอกสูงขึ้นทำให้ในเลือดมีไบคาร์บอเนตต่ำมีลักษณะเป็น metabolic acidosis การเปลี่ยนแปลงของความเค็มภายนอกที่เป็นผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงความเป็นกรดต่างในเลือดนั้นเป็นผลมาจากการปรับ metabolic ในระดับเซลล์ (Truchot, 1973; Taylor, 1977; Weiland & Mugum, 1975 อ้างถึงใน Truchot, 1983)

pH

pH คือค่า $-\log [H^+]$ เป็นค่าที่ได้จากการวัดความเป็นกรด-ด่างในสารละลายหรือในน้ำ โดย pH ที่ต่ำแสดงถึงความเป็นกรด และ pH ที่สูงแสดงถึงความเป็นด่าง pH ที่เปลี่ยนแปลงไปมีผลต่อคริสเตเซียน โดยเฉพาะอย่างยิ่งในเลือดจะมีการเปลี่ยนแปลง pH ที่จะแปรผันตามระดับ pH ภายนอก (Cameron, 1985a, Cameron, 1985b; Zanotto & Wheatly, 1993; Pratoomchat et al., 2003)

ในกรณีที่คริสเตเซียนอยู่ในสภาวะที่ pH ต่ำ (H^+ สูงขึ้น) จะส่งผลทำให้เลือดปูมีสภาพเป็นกรดด้วย (H^+ สูงขึ้น) ทั้งนี้ด้วยเหตุผลของ การสมดุล (equivalent) ระหว่างไฮโดรเจนไอออนภายในและภายนอก (Cameron, 1985b) ซึ่งสภาวะเป็นกรดนี้จะมีผลต่อการละลายแคลเซียมคาร์บอเนตจากเปลือกมาอยู่ในรูปของแคลเซียม และคาร์บอเนต จึงทำให้ปริมาณแคลเซียม และไบคาร์บอเนตในเลือดสูง เมื่อเลือดของคริสเตเซียนมีไบคาร์บอเนตสูงขึ้น ก็จะส่งผลให้ pH ในเลือดสูงขึ้น และด้วยเหตุผลที่ว่า กระบวนการสร้างเปลือกจะเกิดขึ้นได้ดีเมื่อค่า pH สูง (pH 8.2) ซึ่งถ้า pH ต่ำจะส่งผลให้กระบวนการเกิดช้าขึ้น และเป็นไปอย่างไม่มีประสิทธิภาพ (Pratoomchat et al., 2003) นอกจากนี้ยังส่งผลให้อวัยวะเกิดสภาวะเป็นกรดขึ้น (acidosis) ทำให้สัตว์ตายได้ (Cameron, 1985a) เช่นเดียวกับการทดลองของ Cameron (1985b) พบว่า pH มีผลต่อการสะสมแคลเซียมในปู *C. sapidus* หลังการลอกคราบ โดยสภาวะ pH ต่ำ (pH 6.7) มีผลยับยั้งการสะสมแคลเซียมและการขับไฮโดรเจนไอออนออกจากเลือด ซึ่งสอดคล้องกับการทดลองของ Zanotto and Wheatly (1993) ได้ศึกษาผลของ pH ต่อการควบคุมปริมาณไอออน ของกุ้ง Crayfish (*Procambarus clarkii*) หลังลอกคราบ พบว่าในสภาวะ pH ต่ำ (pH 5.2) ทำให้การใช้แคลเซียมของกุ้งชนิดนี้ลดลง 55-65% จากปกติ ส่วนในสภาวะ pH สูง (pH 9.2) การใช้แคลเซียมจะเพิ่มขึ้น 30%

จากการศึกษาในปู *C. sapidus* ของ Cameron (1985a) พบว่าระดับของ pH มีผลต่อกระบวนการสร้างเปลือก ซึ่ง 14% ของของเหลวภายในร่างกายพบในโครงสร้างเปลือก และมีค่า pH สูงกว่าเลือด ซึ่งในการลอกคราบแต่ละครั้งปูจะได้รับแร่ธาตุส่วนหนึ่งจากเปลือกเก่า ที่มีความสำคัญต่อการสร้างเปลือกใหม่ แร่ธาตุดังกล่าวคือ แคลเซียมคาร์บอเนต ซึ่งจะจับตัวได้ดี (precipitation) เมื่ออยู่ในสารละลายที่มีการเพิ่มระดับของ pH ดังปฏิกิริยาทางเคมี (ภาพที่ 3) การจับตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตจะตกผลึกในรูปของแข็ง ในทำนองเดียวกันหาก pH ของสิ่งแวดล้อมภายนอกลดลง การเกิดปฏิกิริยาก็จะเป็นไปในทางตรงกันข้าม



ภาพที่ 3 การเปลี่ยนแปลงระดับ pH ของสิ่งแวดล้อมภายนอก ต่อการสร้างเปลือกในปู *C. sapidus* (ดัดแปลงจาก Cameron, 1985a)

อุณหภูมิ

เป็นปัจจัยหนึ่งของสภาพแวดล้อมที่มีอิทธิพลต่อ สรีรวิทยา และการเจริญเติบโตของ ครัสเตเชียน อุณหภูมิจะมีผลต่อกระบวนการลอกคราบทั้งกระบวนการ โดยปกติถ้าอุณหภูมิสูงการ ลอกคราบจะใช้เวลาเร็วกว่าในอุณหภูมิต่ำ เนื่องจากกระบวนการเมตาบอลิซึม (metabolism) จะมีผล โดยตรงกับอุณหภูมิ เช่นปู *Xantho incisus* หยุดการลอกคราบที่อุณหภูมิ 17-18 °C ปู *Pachygrapsus crassipes* หยุดการลอกคราบที่อุณหภูมิ 14 °C ปู *Gencarcinus* sp. หยุดการลอกคราบที่อุณหภูมิ 34 °C และเมื่ออยู่ในอุณหภูมิต่ำเกินไป (ประจวบ หล้าอุบล, 2537) เช่นเดียวกับปู *Uca pugnax* ถ้า อุณหภูมิต่ำกว่า 20 °C จะทำให้การลอกคราบช้าลง (Passano, 1960)

ปู *S. serrata* จะอาศัยอยู่ได้ในน้ำที่มีอุณหภูมิในช่วง 12-35 °C แต่ถ้าปูอยู่ในอุณหภูมิต่ำ กว่า 20 °C กิจกรรมต่าง ๆ ของปูโดยเฉพาะการกินอาหารจะลดลงอย่างเห็นได้ชัด ดังเช่นในปูม้า (*P. pelagicus*) Sumpton et al. (1989) ได้รายงานไว้ว่ากิจกรรมของปู จะหยุดลงเมื่ออุณหภูมิต่ำกว่า 20 °C และส่งผลไปยังอัตราการเจริญเติบโตอีกด้วย (Kangas, 2000)

จากการศึกษาในกุ้ง lobsters จินัส *Homarus* จะมีความสามารถใช้ชีวิตอยู่ในอุณหภูมิ 0-30 °C ซึ่งพบว่าอุณหภูมิที่สูงขึ้นจะเป็นตัวกระตุ้นกระบวนการเมตาบอลิซึม (metabolism) สัมพันธ์ โดยตรงต่อการพัฒนาการในระยะวัยอ่อน และการลอกคราบของ lobsters ส่วนใหญ่จะลอก คราบได้ดีในช่วงอุณหภูมิ 8-25 °C เมื่ออุณหภูมิสูงขึ้นทำให้ความถี่ในการลอกคราบเพิ่มขึ้นด้วย แต่ จะหยุดกิจกรรมการลอกคราบที่อุณหภูมิ 5 °C เช่นเดียวกับ Palinurid lobster อุณหภูมิที่สูงเป็น ตัวกระตุ้นอัตราการลอกคราบ และเจริญเติบโตได้ดีเมื่ออาศัยอยู่ที่อุณหภูมิ 25-28 °C (Aiken, 1980) นอกจากนี้ อุณหภูมิยังมีผลต่อการบริโภคออกซิเจน (oxygen consumption) ของครัสเตเชียน (Hawkins et al., 1982) ดังการทดลองของ Allan et al. (2006) ซึ่งได้ศึกษาผลของระดับอุณหภูมิที่มี ผลต่อการบริโภคออกซิเจน พบว่าอุณหภูมิที่สูงขึ้นทำให้อัตราการบริโภคออกซิเจนของกุ้ง *Palaemon peringueyeyi* สูงขึ้นด้วย

อุณหภูมिनอกจากจะมีผลต่อการลอกคราบ และการเจริญเติบโต อุณหภูมิยังส่งผลต่อ ความดันออสโมติก และ การควบคุมระบบสมดุลเกลือแร่ ในสัตว์กลุ่มครัสเตเชียนอีกด้วย ดังเช่น *Ligia occidentalis* ซึ่งจะมีการควบคุมสมดุลเกลือแร่ได้ดี เมื่ออยู่ในอุณหภูมิต่ำ อย่างไรก็ตาม *L. oceanica* ในระหว่างฤดูร้อนจะมีการควบคุมสมดุลเกลือแร่ได้ดีเมื่ออุณหภูมิสูง ขณะที่สัตว์อยู่ใน ฤดูหนาว พบว่ามีการควบคุมสมดุลดังกล่าวได้ดีเมื่ออุณหภูมิต่ำ นอกจากนี้พบว่าความเข้มข้น ของโซเดียมในเลือดของ *Sphaeroma serratum* มีการเปลี่ยนแปลงผกผันกับอุณหภูมิ ซึ่งในช่วงที่ อุณหภูมิต่ำจะมีความเข้มข้นของโซเดียมอยู่ในเลือดสูง ขณะที่อุณหภูมิสูงขึ้นความเข้มข้นของ โซเดียมต่ำลง (Wilson, 1970; Todd, 1963 อ้างถึงใน Truchot, 1983) Williams (1960 อ้างถึงใน

Truchot, 1983) พบว่าอุณหภูมิที่ต่ำลงส่งผลให้ กุ้ง *Penaeus duarorum* มีการปรับสมดุล แบบ hyporegulation ขณะที่ กุ้ง *P. aztecus* สถานะดังกล่าวมีผลให้กุ้งมีพฤติกรรม hyperregulation ซึ่งการปรับสมดุลของกุ้ง 2 ชนิดนี้มีความแตกต่างกันเนื่องจากอุณหภูมิที่เปลี่ยนไป (Williams, 1960 อ้างถึงใน Truchot, 1983)

นอกจากนี้อุณหภูมิภายนอก เป็นปัจจัยที่มีผลต่ออุณหภูมิภายในร่างกายของ crustaceans ซึ่งส่งผลต่อการควบคุมความเป็น กรด-ด่าง และ physicochemical acid-base ในร่างกาย โดยการศึกษา pH ในเลือดของปู *Carsinus maenas* พบว่าภายในร่างกาย (*in vitro*) และ ภายนอกในร่างกาย (*in vivo*) pH จะมีการเปลี่ยนแปลงแบบผกผันกับอุณหภูมิ กล่าวคือ เมื่ออุณหภูมิต่ำ pH ของเลือดมีค่าสูง จากนั้นเมื่ออุณหภูมิสูงขึ้น pH มีค่าต่ำลง (Cameron & Batter, 1978; McMahon & Burggren, 1981 อ้างถึงใน Truchot, 1983)

โอโซน และการประยุกต์ใช้

โอโซน (O_3) คือ รูปแบบพิเศษของ ออกซิเจนที่มี 3 อะตอม เป็นรูปแบบหนึ่งที่ไม่เสถียร แต่มีพลังงาน มีความว่องไวในการทำปฏิกิริยาเคมีทั้งในน้ำ สารละลาย และอากาศ มีความสามารถในการรับอิเล็กตรอนจากสารอื่นเพิ่มเข้ามาได้อีก ทำให้เกิดปฏิกิริยาออกซิเดชัน (oxidation) โดยการออกซิไดซ์อย่างรุนแรง หลังจากการทำปฏิกิริยาออกซิเดชันแล้วจะไม่เหลือสารพิษตกค้างใด ๆ นอกจากออกซิเจน (O_2) จึงมีการนำโอโซนไปใช้งานอย่างแพร่หลาย ทั้งการบำบัดในระบบเพาะเลี้ยงสัตว์น้ำ จนถึงในอุตสาหกรรมอาหาร โดยเฉพาะอย่างยิ่งการนำโอโซนมาประยุกต์ใช้ในผลิตภัณฑ์ประมง เช่น การล้างทำความสะอาดสัตว์น้ำด้วยน้ำที่ผ่านการให้โอโซน เพื่อยับยั้งแบคทีเรีย โดยเฉพาะเชื้อ *Escherichia coli* (Oztekin et al., 2006) เช่นเดียวกับธุรกิจปูทะเลนึ่ง ก่อนการบรรจุปูลงกล่อง จะต้องมีการนำไปล้าง และแช่ในน้ำจืดที่ผ่านโอโซนประมาณ 30 นาที เพื่อฆ่าเชื้อโรค (บรรจง เทียนสงรัสมิ, 2547)