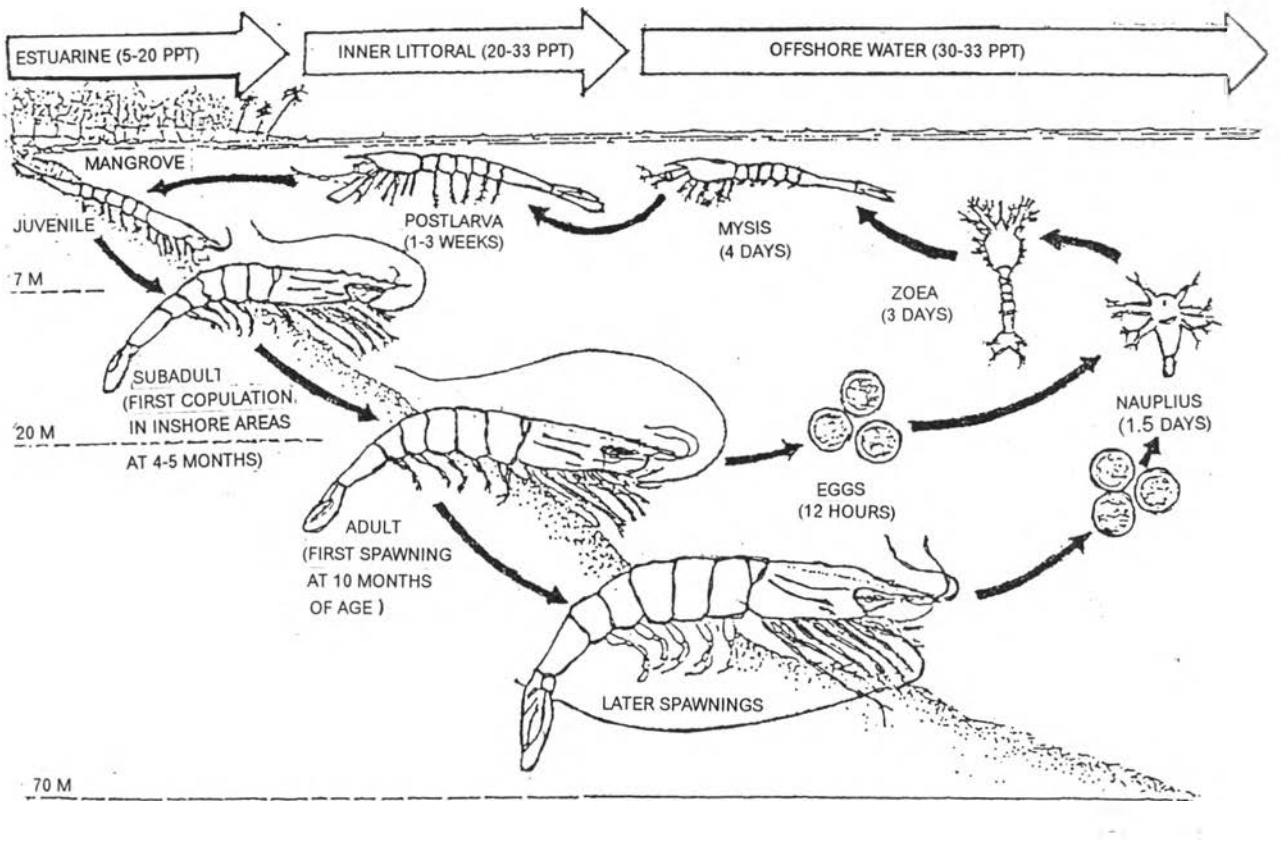
บทที่ 2
การตรวจสอบเอกสาร

ชีววิทยาและการกระจายของกุ้งกุลาดำ

กุ้งกุลาดำเป็นกุ้งทะเลที่อาศัยอยู่ในความเค็มได้ในช่วงกว้างตั้งแต่ 5 - 35 ppt มีชื่อเรียกแตกต่างกันไปตามแต่ละพื้นที่ดังเช่นในประเทศอังกฤษเรียกว่า "giant tiger prawn" ในประเทศฝรั่งเศสเรียกว่า "crevette geante tigree" และในประเทศสเปนเรียกว่า "camaron tigre gigante" ลักษณะโดยทั่วไปของกุ้งกุลาดำจะมีเปลือกเรียบ เป็นมันเงา และไม่มีขนเล็ก ๆ ที่เปลือก กรีมีลักษณะเป็นซี่ทั้งด้านบนและด้านล่าง โดยด้านบนจะมี 6-8 ซี่ และด้านล่างมี 2 - 4 ซี่ ปกติจะพบด้านบน 7 ซี่ และด้านล่าง 3 ซี่ ในขณะที่มีชีวิตอยู่ลำตัวมีสีม่วงแดงที่มีแถบสีดำหรือสีน้ำตาลพาดขวางเป็นปล้อง ๆ โคนขาว่ายน้ำมีแถบสีสลับ หนวดสีน้ำตาลเข้มไม่มีลาย ความยาวเหยียดที่ได้มีการบันทึกไว้ยาวถึง 336 มิลลิเมตร โดย Holthuis, 1980 (Solis, 1988)

ถิ่นที่อยู่อาศัยของกุ้งกุลาดำพบได้ตั้งแต่เส้นแวงที่ 30 ถึง 155 องศาตะวันออกและเส้นรุ้งที่ 35 องศาเหนือถึง 35 องศาใต้ พบเป็นจำนวนมากที่บริเวณแถบเขตร้อน เช่นประเทศ อินโดนีเซีย มาเลเซีย และฟิลิปปินส์ เป็นต้น (Motoh, 1984)

วงชีวิตของกุ้งกุลาดำเริ่มจากพ่อแม่กุ้งที่มีอายุประมาณ 18 - 24 เดือน ที่โตเต็มวัยและมีความสมบูรณ์ทางเพศแล้วจะเริ่มว่ายน้ำไปที่ระดับความลึกประมาณ 20-70 เมตร ในบริเวณที่เหมาะสมหลังจากนั้นจะผสมพันธุ์และวางไขโดยแม่กุ้งจะวางไข่ครั้งละประมาณ 248,000 - 811,000 ฟอง ขนาดของไข่เฉลี่ย 0.29 มิลลิเมตร ไข่ที่ได้รับการผสมจะฟักเป็นตัวอ่อนระยะนอเพลียส (nauplius larvae) ภายในเวลา 11-15 ชั่วโมง จากนั้นอีก 3 วัน จะเข้าสู่ระยะ zoea และเปลี่ยนเป็นระยะ mysis ระยะนี้ใช้เวลาอยู่ 4 วัน โดยจะเริ่มเข้าสู่ชายฝั่ง จากนั้นกุ้งวัยอ่อน (postlava) จะถูกกระแสน้ำพัดเข้าสู่ชายฝั่งใช้เวลาประมาณ 1 - 3 สัปดาห์ ในช่วงนี้กุ้งจะมีการปรับตัวเพื่อให้เข้ากับความเค็มที่มีการเปลี่ยนแปลงลดลง ภายในร่างกายกุ้งจะมีการปรับสมดุลของน้ำกับภายนอกอยู่ตลอดเวลา และเจริญเติบโตเป็นระยะวัยรุ่นบริเวณป่าชายเลน เมื่อมีอายุและขนาดใหญ่ขึ้นจะค่อย ๆ อพยพลงสู่ที่ลึกเพื่อรอการผสมพันธุ์และวางไข่ต่อไป ดังแสดงในรูปที่ 1. (Motoh, 1979;1984 อ้างถึงใน Solis, 1988) จะเห็นได้ว่ากุ้งจะใช้เวลาประมาณ 3 - 4 สัปดาห์จากนอกฝั่งเข้ามายังชายฝั่ง ซึ่งเป็นเวลาที่เพียงพอต่อการปรับตัวให้เข้ากับความเค็มที่เปลี่ยนไป



รูปที่ 1. วงจรชีวิตของกุ้งกุลาดำ (แหล่งที่มา : Solis, 1988)

หอสมุดกลาง สถาบันวิทยบริการ
จุฬาลงกรณ์มหาวิทยาลัย

พลังงานและการถ่ายทอดพลังงานของกุ้ง

พลังงานหมายถึงความสามารถในการทำงานได้ เป็นสิ่งที่สิ่งมีชีวิตทุกชนิดต้องการเพื่อให้มีชีวิตอยู่รอด การเติบโต การซ่อมแซมส่วนต่างๆ ของร่างกาย และการสืบพันธุ์ พลังงานที่ได้นี้ถ้าเป็นพืชจะได้จากแสงอาทิตย์และวัตถุอินทรีย์ต่างๆ แต่ถ้าเป็นสัตว์จะได้พลังงานจากการกินพืชหรือสิ่งมีชีวิตอื่นที่มีการสะสมพลังงานเอาไว้ พลังงานที่ได้รับจะเข้าไปในระบบและจะเกิดปฏิกิริยาเคมีขึ้นภายในร่างกายเพื่อควบคุมระบบและรักษาสมดุลต่างๆภายในร่างกายไว้ ดังนั้นกุ้งทะเลจึงต้องแสวงหาอาหารอยู่ตลอดเวลา เพื่อให้ได้พลังงานที่เพียงพอต่อการดำรงชีพและกิจกรรมอื่นของร่างกาย เช่นการรักษาสมดุลของน้ำและเกลือแร่ การหายใจและการขับถ่ายของเสีย เป็นต้น (Sena and Trevor,1995) การถ่ายทอดพลังงานของกุ้งนั้น Kurmary (1989) ได้ศึกษาในกุ้ง *Penaeus monodon* ในระยะ protozoea ถึง postlarva เมื่อให้อาหารแก่กุ้ง18.78 จูลต่อหนึ่งตัว กุ้งจะใช้พลังงาน 16.69 จูล ในการเติบโต 0.96 จูล ในการหายใจ สูญเสียไป 0.40 จูล ในรูปของแอมโมเนีย และขับถ่าย 15.72 จูล ในรูปของอุจจาระ Piyatiratitivorakul (1988) ศึกษาการจัดสรรพลังงานในกุ้ง *Palaemonetes pugio* ในระยะ pre-adult พบว่ากุ้งจะใช้พลังงานที่ได้ในการเติบโต 13.6 % สูญเสียในรูปของคราบ 2.3 % ขับถ่ายในรูปของแอมโมเนีย 0.6 % ขับถ่ายในรูปของอุจจาระ 58.2 % ใช้ในการหายใจ 25.4 %

พลังงานของสัตว์อาจแบ่งได้เป็น

1. **พลังงานขั้นมูลฐาน** (standard metabolic rate) อัตราการใช้พลังงานขั้นมูลฐานหมายถึงความต้องการพลังงานขณะอยู่นิ่งในสภาวะปราศจากการรบกวนจากภายนอก โดยทั่วไปกุ้งชอบอยู่นิ่งกับพื้นบริเวณหน้าดิน แต่อย่างน้อยกุ้งจะเคลื่อนไหวระยางค์บริเวณเหงือกให้น้ำมีการเคลื่อนเพื่อแลกเปลี่ยนออกซิเจน ฉะนั้นอัตราการใช้พลังงานขั้นมูลฐานของกุ้งโดยส่วนมากจะวัดขณะที่กุ้งอยู่ในภาวะพักผ่อน (inactive) มากที่สุด ซึ่งจะมีอัตราเมแทบอลิซึมของร่างกายต่ำที่สุด อัตราการใช้พลังงานขั้นมูลฐานจะเป็นพลังงานในลำดับแรกที่กุ้งจะใช้เพื่อการดำรงชีพ พลังงานในส่วนนี้จะขึ้นอยู่กับชนิดของกุ้ง ขนาด และวัยของกุ้ง

2. **พลังงานในการทำกิจกรรมต่างๆ** (active metabolic rate) หมายถึง ความต้องการพลังงานขณะว่ายน้ำหรือมีการเคลื่อนไหว โดยทั่วไปกิจกรรมการเคลื่อนไหวหรือการว่ายน้ำของกุ้งจะมีวัตถุประสงค์เพื่อการหาอาหาร หลบหลีกศัตรูหรือการต่อสู้เพื่อแย่งอาหารหรือพื้นที่อาศัย

3. **พลังงานที่ใช้ในการเผาผลาญอาหาร** (specific dynamic action **หรือ** SDA) หมายถึง ความต้องการพลังงานเพื่อทำการย่อยอาหาร ดูดซึมอาหาร และขนส่งอาหารภายหลังการกินอาหารในช่วงเวลาหนึ่ง จนกระทั่งการย่อยอาหาร การดูดซึมอาหารและการขนส่งอาหารเสร็จสิ้นลง ในระยะแรกหลังจากกุ้งกินอาหารใหม่ๆ จะมีอัตราการใช้ออกซิเจนสูงขึ้นเพื่อเผาผลาญอาหาร ทำให้อัตราการใช้พลังงานเผาผลาญอาหารสูงขึ้นไปด้วย จนมีค่าสูงสุดและจะค่อยๆลดลงสู่ระดับปกติ เมื่อการย่อยอาหาร การดูดซึมอาหารและการขนส่งอาหารเสร็จสิ้น กระบวนการย่อยและดูดซึมอาหารดังกล่าวมีการเปลี่ยนแปลงทางชีวเคมีเกี่ยวกับเมแทบอลิซึมโปรตีน คาร์โบไฮเดรต และไขมัน ซึ่งจะเผาผลาญอาหารเพื่อนำพลังงานไปใช้ในชีวิตประจำวัน แต่ในขณะเดียวกันจะสูญเสียพลังงานส่วนหนึ่ง (energy loss) ในรูปพลังงานความร้อน (heat production หรือ heat increation) ที่เรียกว่าอัตราการใช้พลังงานเผาผลาญอาหาร หรือ SDA นั่นเอง Eckert and Randall (1983) กล่าวว่า ปกติค่าพลังงานในส่วน SDA จะมีการเพิ่มขึ้นในช่วง 5-10 % ของพลังงานที่ได้รับจากการบริโภคในรูปของคาร์โบไฮเดรตและไขมัน และ 25 - 30 % ของพลังงานที่ได้รับจากอาหารในรูปของโปรตีน

สมดุลของพลังงาน

Cho et al. (1982) ได้ให้คำจำกัดความของชีวพลังงานศาสตร์ของปลา หมายถึง การศึกษาสมดุลระหว่างพลังงานที่ได้รับจากอาหาร (energy supply in the food) และพลังงานที่นำไปใช้ (energy expenditure) รวมทั้งการถ่ายทอดพลังงาน (energy transfer) ที่เกิดจากการเผาผลาญอาหารออกมาในรูปของความร้อน (heat) ซึ่งสามารถทราบโดยการวัดอัตราการใช้ออกซิเจน (oxygen consumption) ของปลา ส่วน Jobling (1994) ได้อธิบายถึงการถ่ายทอดพลังงาน (energy flow) ของปลาไว้ว่า เริ่มตั้งแต่กิน ย่อย และดูดซึมอาหาร แล้วจึงนำพลังงานไปใช้ สุดท้ายขับถ่ายออกมาในรูปของอุจจาระ

Jobling (1994) ได้แสดงการสมดุลของพลังงานในรูปของสมการดังนี้

$$E(In) = E(Out) + E(P)$$

เมื่อ E(In) คือพลังงานที่ได้รับเป็นอาหาร, E(Out) คือพลังงานที่สูญเสียไปและ E(P) คือพลังงานที่ใช้ในการซ่อมแซมส่วนที่สึกหรอของร่างกาย, การเติบโตและสืบพันธุ์

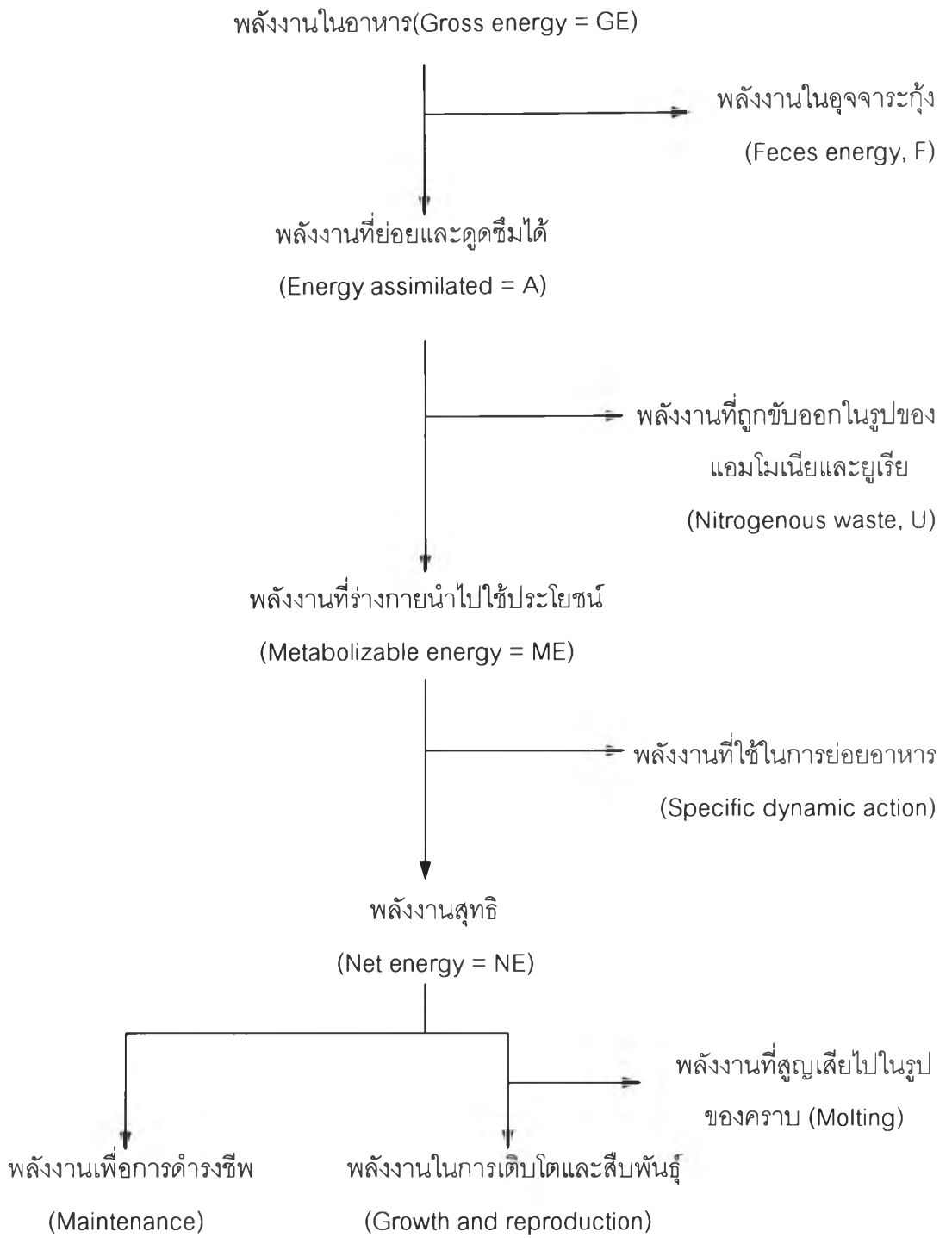
ดังนั้นชีวพลังงานศาสตร์ของกุ้งมีความหมายเช่นเดียวกัน

การถ่ายทอดพลังงานของกุ้ง

กุ้งต้องอาศัยพลังงานจากอาหารที่ได้รับเพื่อใช้ในกิจกรรมต่างๆ ของร่างกายเพราะกุ้งไม่สามารถสังเคราะห์อาหารเองได้ การถ่ายทอดพลังงานของกุ้งสามารถแสดงได้ดังรูปที่ 2 การถ่ายทอดพลังงานของกุ้งเริ่มจากอาหารที่ได้รับ อาหารทุกชนิดที่กุ้งกินเข้าไปนี้จะเป็นพลังงานรวม (gross energy, GE) เมื่อผ่านกระบวนการย่อยพลังงานรวมนี้จะถูกแบ่งออกเป็น 2 ส่วนคือ พลังงานที่ย่อยได้เรียกว่า digestible energy (DE) หรือ energy assimilated (A) คือพลังงานที่ร่างกายสามารถดูดซึมไปใช้ได้ และพลังงานที่ไม่สามารถย่อยได้ พลังงานในส่วนนี้จะถูกขับเป็นอุจจาระออกจากทวารหนัก (Feces, F)

ในส่วนของพลังงานที่ย่อยได้นั้นเมื่อถูกดูดซึมเข้าสู่ลำไส้จะถูกแบ่งออกเป็นอีกสองส่วนคือ ส่วนที่ร่างกายนำไปใช้ในกระบวนการและปฏิกิริยาเคมีต่างๆภายในร่างกาย ซึ่งเรียกพลังงานในส่วนนี้ว่า “metabolizable energy (ME)” และอีกส่วนหนึ่งจะเป็นของเสียที่เกิดจากกระบวนการเหล่านี้ ส่วนใหญ่จะเป็นสารประกอบไนโตรเจน ได้แก่ แอมโมเนียหรือยูเรีย ที่ร่างกายกุ้งไม่สามารถนำไปใช้ได้จะถูกขับออกสู่ภายนอกร่างกายรวมกับปัสสาวะ

พลังงานในส่วนของ metabolizable energy เป็นพลังงานส่วนที่ร่างกายกุ้งนำไปใช้ในกระบวนการเคมีและกระบวนการกลของกุ้ง พลังงานในส่วนนี้แบ่งออกเป็น พลังงานที่ใช้ในการเผาผลาญอาหารที่กุ้งกินเข้าไป หรือ “specific dynamic action” และพลังงานสุทธิ (net energy) ที่กุ้งนำไปใช้ในการดำรงชีพ ได้แก่พลังงานที่ใช้ในการหายใจ การซ่อมแซมส่วนที่สึกหรอของร่างกาย และการรักษาสมดุลของน้ำ เมื่อมีพลังงานเหลือจากส่วนนี้กุ้งนำไปใช้ในการเติบโตและการสืบพันธุ์ตามลำดับ สำหรับกุ้งเมื่อมีการเติบโตร่างกายจะมีขนาดใหญ่ขึ้นจำเป็นต้องลอกคราบเพื่อเพิ่มขนาดของตัว ดังนั้นจะมีพลังงานส่วนหนึ่งที่สูญเสียไปในรูปของคราบด้วย

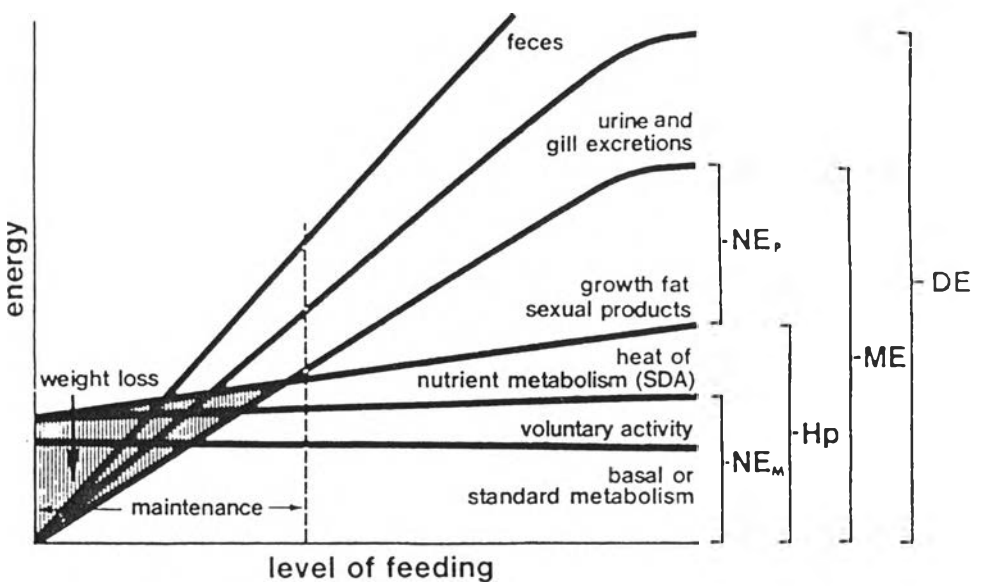


รูปที่ 2. ขั้นตอนการถ่ายทอดพลังงานของกุ้ง

ดัดแปลงจาก สมเกียรติ ปิยะธีรธิติวรกุล (2539), Jobling (1994) และ Smith (1989)

การนำพลังงานไปใช้ประโยชน์ของกุ้ง

เมื่อกุ้งได้รับพลังงาน พลังงานเหล่านี้จะถูกแบ่งออกเป็นหลายส่วนตามความต้องการพลังงานของแต่ละกระบวนการ เช่น Piyatiratitivorakul (1988) ศึกษาการจัดสรรพลังงานในกุ้ง *Palaemonetes pugio* ในระยะ pre-adult พบว่ากุ้งจะใช้พลังงานที่ได้ในการเติบโต 13.6 % สูญเสียในรูปของคราบ 2.3 % ขับถ่ายในรูปของแอมโมเนีย 0.6 % ขับถ่ายในรูปของอุจจาระ 58.2 % ใช้ในการหายใจ 25.4 % พลังงานที่ถูกแบ่งออกไปในแต่ละส่วนจะขึ้นอยู่กับลำดับความสำคัญ ปริมาณพลังงานที่ได้รับ ความสามารถในการย่อยและการนำพลังงานไปใช้ประโยชน์ Brett และ Groves (1979) ศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างการนำพลังงานไปใช้ประโยชน์ในรูปต่าง ๆ และปริมาณอาหารที่ให้ในปลากินเนื้อ (รูปที่ 3) ระดับการให้อาหารจะเพิ่มขึ้นจากซ้ายไปขวาโดยเริ่มที่ระดับ 0 จนถึงระดับสูงสุดที่ปลาสามารถจะกินได้ เส้นประในแนวตั้งแสดงระดับอาหารที่พอดีกับความต้องการพลังงานที่ใช้ในการซ่อมแซมส่วนที่สึกหรอภายในร่างกาย ถ้าระดับอาหารที่ให้ต่ำกว่าเส้นนี้พลังงานที่ได้รับจะน้อยกว่าความต้องการพลังงานที่ใช้ในการซ่อมแซมส่วนที่สึกหรอทำให้สัตว์มีน้ำหนักลดลง ถ้าระดับอาหารที่ให้มากกว่าเส้นประ สัตว์จะได้รับพลังงานที่มากเพียงพอที่ทำให้มีน้ำหนักตัวเพิ่มมากขึ้นหรือที่เรียกว่ามีการเติบโตนั่นเอง ระดับอาหารที่ให้มากขึ้นเท่าใดพลังงานที่ใช้ในการเติบโตย่อมมีมากขึ้นเท่านั้น เมื่อให้ระดับอาหารเข้าใกล้จุดอิ่มตัวที่สัตว์สามารถรับได้ ประสิทธิภาพของการย่อยอาหารจะลดลงซึ่งจะเป็นปัจจัยในการจำกัดการเติบโต ความต้องการพลังงานขั้นมูลฐานขึ้นอยู่กับชนิดของปลาและอุณหภูมิ พลังงานในส่วนของ voluntary activity ในบางครั้งจะพบว่า ปลาที่กินอาหารอย่างปกติจะมีพลังงานในส่วนนี้มากกว่าปลาที่มีการอดอาหาร และเมื่ออัตราการให้อาหารเพิ่มขึ้นพลังงานในส่วน volantary activity จะเพิ่มขึ้นด้วย พลังงานความร้อนที่เกิดขึ้นจากการเผาผลาญอาหาร และพลังงานที่ขับถ่ายออกมาในรูปของยูเรียและของเสียที่ขับถ่ายออกทางเหงือกจะเป็นสัดส่วนโดยตรงกับอัตราการให้อาหาร ประสิทธิภาพในการย่อยอาหารจะลดลงที่ระดับอัตราการให้อาหารที่สูง ๆ โดยพลังงานที่สูญเสียไปส่วนใหญ่จะอยู่ในรูปของอุจจาระ (Smith, 1989)



รูปที่ 3. ความสัมพันธ์ระหว่างพลังงานในรูปต่าง ๆ และระดับการให้อาหารของปลากินเนื้อ (จาก Smith,1976 อ้างถึงใน Smith, 1989);

DE (digestible energy) คือพลังงานที่ย่อยได้

ME (metabolizable energy) คือพลังงานที่ร่ายกายนำไปใช้ได้

NE_p (net energy;production) คือพลังงานสุทธิที่ใช้ในการเติบโตและสืบพันธุ์

NE_m (net energy; maintenance)) คือพลังงานสุทธิที่ใช้ในการดำรงชีพ

HP (heat production) คือพลังงานที่สูญเสียไปในรูปของความร้อน

ความสำคัญของโปรตีนต่อกุ้งกุลาดำ

โปรตีนเป็นองค์ประกอบหลักในเนื้อเยื่อกุ้งซึ่งมีมากถึง 65-75 % (น้ำหนักแห้ง) กุ้งได้รับโปรตีนจากการบริโภคเท่านั้น เมื่อโปรตีนถูกย่อยให้กลายเป็นโมเลกุลเล็ก ๆ ที่เรียกว่ากรดอะมิโน (amino acid) จะถูกดูดซึมเข้ากระแสเลือดที่บริเวณลำไส้เล็ก กรดอะมิโนที่ได้รับนี้จะถูกสังเคราะห์ขึ้นเป็นโปรตีนชนิดใหม่ โปรตีนหรือกรดอะมิโนนี้เป็นสิ่งจำเป็นที่จะต้องได้รับเพราะกุ้งต้องใช้ในการซ่อมแซมส่วนที่สึกหรอของร่างกาย และใช้ในการเติบโตและสืบพันธุ์ (Wilson, 1989)

โปรตีนเป็นสิ่งจำเป็นและสำคัญที่สุดต่อการเติบโตของกุ้งกุลาดำ และเมื่อพลังงานจากแหล่งโปรตีนที่จะนำไปใช้ไม่เพียงพอ กุ้งจะใช้แหล่งพลังงานจากไขมันและคาร์โบไฮเดรตตามลำดับ พลังงานที่ได้รับจากโปรตีนนี้จะนำไปใช้ในส่วนของการดำรงชีวิตเพื่อให้อยู่รอดก่อน หลังจากนั้นจะนำไปใช้ในการเติบโต Felicitas (1988) กล่าวว่าสำหรับกุ้งกุลาดำในระยะวัยอ่อนอาหารที่มีโปรตีนสูงจะทำให้มีอัตรารอดและการเติบโตที่ดี ได้แก่ สาหร่าย และอาร์ทีเมีย กุ้งกุลาดำในระยะวัยรุ่นมีความต้องการระดับของโปรตีนประมาณ 40 % และในการศึกษาของ Bautein (1986) ในการเลี้ยงกุ้งกุลาดำในระยะวัยรุ่นในระดับโปรตีน 40-50 % จะมีการเติบโตและอัตรารอดดีที่สุด ที่ระดับคาร์โบไฮเดรต 20 % และไขมัน 5-10 % ความต้องการโปรตีนของกุ้งวัยรุ่นมีมากกว่าในตัวเต็มวัย เนื่องจากกุ้งในช่วงก่อนถึงระยะตัวเต็มวัยจะมีการอพยพจากนอกฝั่งเข้ามายังชายฝั่ง ซึ่งมีการเปลี่ยนแปลงของความเค็มอยู่ตลอดเวลา ดังนั้นกุ้งจึงต้องการพลังงานในการปรับสมดุลของน้ำ กุ้งยังต้องการโปรตีนเพื่อเตรียมพร้อมสำหรับการสืบพันธุ์ และใช้ในการขยายและเพิ่มจำนวนเซลล์ของร่างกายให้ใหญ่และมากขึ้น ส่วนในระยะตัวเต็มวัยต้องการโปรตีนเพื่อใช้ในการซ่อมแซมส่วนที่สึกหรอของร่างกาย เพื่อการดำรงชีพ และสร้างเซลล์สืบพันธุ์

การศึกษาการจัดสรรพลังงานในกุ้งชนิดต่าง ๆ มีผู้ที่ศึกษาน้อยมากทำให้ข้อมูลพื้นฐานทางด้านนี้มีอยู่น้อย ดังนั้นจึงใช้ข้อมูลต่าง ๆ จากผู้ที่ได้ศึกษามาแล้วในปลาและสัตว์น้ำอื่น ๆ มาประยุกต์ใช้การศึกษาครั้งนี้เป็นการศึกษาการจัดสรรพลังงานต่าง ๆ ของกุ้งกุลาดำในสภาวะที่มีระดับของโปรตีนและความเค็มแตกต่างกัน โดยใช้หลักการที่ว่าพลังงานจะไม่สูญหายไปตามกฎของเทอร์โมไดนามิกส์ ทำให้พลังงานที่กุ้งได้รับจากอาหารจะถูกนำไปใช้ดังสมการการนี้

$$C = P + R + U + F + M$$ (ดัดแปลงจาก Winberg, 1960)

เมื่อ

C = พลังงานที่ได้รับจากการบริโภค (Consumption)

P = พลังงานที่ใช้ในการเติบโต (Growth) และการสืบพันธุ์ (Reproduction)

R = พลังงานที่ใช้ในการหายใจ (Respiration)

U = พลังงานที่ขับถ่ายออกไปในรูปของแอมโมเนีย (Ammonia)

F = พลังงานที่สูญเสียไปในรูปของอุจจาระ (Feces)

M = พลังงานที่สูญเสียไปในรูปของคราบ (Molting)

พลังงานที่ได้รับจากการบริโภค (C)

เป็นค่าพลังงานที่ได้จากอาหารที่สิ่งมีชีวิตได้รับ วิธีการวัดค่าพลังงานที่จะประมาณจากพลังงานที่มีอยู่ในอาหาร สิ่งมีชีวิตในระยะวัยอ่อนจะกินอาหารบ่อยครั้งและเป็นจำนวนมาก ในขณะเดียวกันจะมีการขับถ่ายออกมามากเช่นกัน เพราะประสิทธิภาพในการย่อยและการดูดซึมอาหารต่ำ พลังงานที่มีอยู่ในอาหารจึงสูญเสียไปกับอุจจาระมาก แต่ในสิ่งมีชีวิตที่โตเต็มวัยหรือสิ่งมีชีวิตที่มีอายุมากขึ้นความถี่ในการกินอาหารจะลดลง และระยะเวลาของอาหารที่อยู่ในทางเดินอาหารมากขึ้น ทำให้ความสามารถในการย่อยและการดูดซึมอาหารดีกว่าในระยะวัยอ่อน การสูญเสียพลังงานไปกับอุจจาระจึงมีน้อย อุณหภูมิเป็นปัจจัยหนึ่งที่มีผลต่อการกิน พบว่าในสัตว์น้ำอุณหภูมิมีความสัมพันธ์โดยตรงกับการย่อยอาหาร โดยที่อุณหภูมิสูงขึ้นจะมีการย่อยอาหารได้เร็วจึงทำให้กินอาหารได้มากขึ้น

พลังงานที่ใช้ในการเติบโตและการสืบพันธุ์ (P)

เมื่อกุ้งได้รับพลังงานจากอาหารกุ้งนำไปใช้ประโยชน์ในส่วนต่าง ๆ แล้วพลังงานที่เหลือในขั้นตอนสุดท้ายกุ้งจะนำไปใช้ในการเติบโต เป็นการเปลี่ยนอาหารไปในรูปของเนื้อเยื่อในร่างกายของสิ่งมีชีวิต สภาพร่างกายของสิ่งมีชีวิตเป็นตัวบ่งชี้การเปลี่ยนแปลงของธาตุอาหาร สมการในรูปของการเติบโตเป็นดังนี้

$$P = A - (R + U)$$ (Winberg, 1960 อ้างถึงใน Widdows, 1984)

เมื่อ

P = พลังงานที่ใช้ในการเติบโตและการสืบพันธุ์

A = พลังงานที่ได้รับจากอาหาร (assimilated energy, = C - F)

R = พลังงานที่ใช้ในการหายใจ

U = พลังงานที่ขับถ่ายออกมา

ในแต่ละส่วนทางขวามือของสมการ เป็นกระบวนการทางสรีระที่สามารถวัด ค่าพลังงานในหน่วย จูลต่อชั่วโมง (J/h) ในสมการการจัดสรรพลังงานนี้เป็นการรวมกระบวนการพื้นฐาน (การกิน การดูดซึมอาหาร และการขับถ่าย) บอกถึงพลังงานที่หามาได้ในการเจริญเติบโตและการสืบพันธุ์ ขอบเขตของการเติบโตจะใช้เป็นตัวบ่งบอกถึงความเครียด เพราะสิ่งมีชีวิตทุกชนิดจะตอบสนองต่อสภาพแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลงไป ทั้งจากธรรมชาติและที่มนุษย์สร้างขึ้น ศักยภาพในการเจริญเติบโต บ่งบอกได้จากสรีระของสิ่งมีชีวิตในสภาพที่แตกต่างกัน คือในสภาพที่เหมาะสม ในสภาพที่เรื้อรัง และในสภาพที่ทำให้ใกล้ตาย ตัวอย่างเช่น ค่าของการเติบโตเป็นบวก เมื่อพลังงานที่มีอยู่สามารถทำให้เจริญเติบโตและสืบพันธุ์ได้ ค่าของการเติบโตเป็นลบเมื่อสิ่งมีชีวิตเกิดความเครียด และนำพลังงานสำรองที่สะสมไว้ในร่างกายมาใช้ในการซ่อมแซม ในการทดลองของ Kurmaly (1989) พบว่ามีค่าพลังงานที่ใช้ในการเติบโตของกุ้งกุลาดำในระยะ postlavae 9 % ของอาหารที่ให้ต่อหนึ่งตัว ส่วนในกุ้ง *Palaemonetes pugio* โดยจากการศึกษาของ Piyatiratitivorakul (1988) พบว่ามีค่าพลังงานที่ใช้ในการเติบโต 13.6 % Higgin (1985) กล่าวว่าการเปลี่ยนแปลงขนาดในส่วนต่างๆอาจเกิดจากผลของอัตราการพัฒนาที่แตกต่างกันในแต่ละส่วนภายในตัว หรือการแบ่งของพลังงานไปในส่วนต่าง ๆ ของเนื้อเยื่อที่แตกต่างกัน ในการวัดอัตราการเติบโต นอกจากดูน้ำหนักที่เปลี่ยนไปแล้ว การแบ่งพลังงานในการเติบโตไปใช้ในส่วนอื่นควรนำมาพิจารณาเช่นกัน จากที่ได้กล่าวมาทั้งหมดนี้จะเห็นได้ว่าพลังงานที่ใช้ในการเติบโตเป็นพลังงานที่เหลือจากการที่ร่างกายนำไปใช้ประโยชน์ในส่วนต่าง ๆ ภายในร่างกายแล้ว ดังนั้นพลังงานในส่วนนี้จะขึ้นอยู่กับการจัดสรรพลังงานในส่วนต้น ๆ ซึ่งอาจมีปัจจัยจากภายนอกเข้ามาเกี่ยวข้องเช่น ความเค็ม และสารอาหารที่ได้รับ เป็นต้น ทำให้มีการใช้พลังงานในส่วนต้น ๆ มากหรือน้อยขึ้นอยู่กับภาวะที่แตกต่างกันไป จึงทำให้ค่าพลังงานที่ใช้ในการเติบโตแตกต่างตามภาวะที่เปลี่ยนแปลงไปด้วย

พลังงานที่ใช้ในการหายใจ (R)

ในการทดลองของ Dalla Via (1986) พบว่าเมื่อความเค็มลดลงอัตราการบริโภคออกซิเจนของกุ้ง *Penaeus japonicus* จะเพิ่มขึ้นและลดลงในระดับหนึ่ง โดยในการทดลองเริ่มต้นที่ความเค็ม 37 ppt มีการบริโภคออกซิเจน 0.2 mg/h/g หลังจากนั้นลดความเค็มลงมาที่ 10 ppt อัตราการบริโภคออกซิเจนเพิ่มขึ้นเป็น 0.6 mg/h/g ภายในเวลา 5 ชั่วโมง หลังจากนั้นประมาณ 2 ชั่วโมง อัตราการบริโภคออกซิเจนลดลงเป็น 0.35 mg/h/g McNamara and Moreira (1987) กล่าวว่าในการปรับตัวของกุ้งน้ำจืด (*Macrobrachium olfersii*) ต่อความเค็มที่เปลี่ยนแปลงไป จะมีผลต่ออัตราการบริโภคออกซิเจน และการปรับสมดุลของน้ำภายในร่างกาย โดยเมื่อมีการเปลี่ยนความเค็มอย่างรวดเร็วภายใน 1 ชั่วโมง จากความเค็มที่ระดับ 0, 7, 14, 21, 28 เป็น 35 ppt การบริโภคออกซิเจนมีค่า 1.72, 2.30, 2.44, 2.39, 2.39, 2.39 และ 2.39 μl/mg dry wt./h ตามลำดับ แต่เมื่อมีการเปลี่ยนความเค็มภายในเวลา 12 ชั่วโมงการบริโภคออกซิเจนเป็น 1.56, 2.92, 2.24, 2.39, 1.84 และ 1.82 μl/mg dry wt./h ตามลำดับ ซึ่งสรุปได้ว่าเมื่อความเค็มเพิ่มขึ้นภายในระยะเวลาอันสั้นการบริโภคออกซิเจนจะเพิ่มขึ้นและคงที่ แต่ถ้าปล่อยให้กุ้งมีเวลาในการปรับตัว การบริโภคออกซิเจนในช่วงแรกจะเพิ่มขึ้นและลดลงมาอยู่ในระดับหนึ่ง Dall and Smith (1986) พบว่ากุ้ง *Penaeus esculentus* (น้ำหนัก 17.7 กรัม) ที่ได้รับการอดอาหารจะมีการบริโภคออกซิเจนน้อยกว่ากุ้งที่ได้รับอาหารตามปกติ โดยในหนึ่งวันกุ้งที่ได้รับการอดอาหารมีการบริโภคออกซิเจน 175 μl/mg wet wt. และกุ้งที่ได้รับอาหารตามปกติมรการบริโภคออกซิเจน 250 μl/mg wet wt. แต่จะมีการขับถ่ายแอมโมเนียสูงกว่ากุ้งที่ได้รับอาหารตามปกติ โดยกุ้งที่ได้รับการอดอาหารมีการขับถ่ายแอมโมเนีย 28 μg atoms Nitrogen/g wet wt. และกุ้งที่ได้รับการอดอาหารจะนำโปรตีนในกล้ามเนื้อมาใช้เป็นแหล่งของพลังงาน นอกจากนี้ Parado-Estepa et al. (1987) ทำการทดลองในกุ้ง *P. japonicus* และพบว่าที่ความเค็มต่ำจะมีเปอร์เซ็นต์ของน้ำภายในร่างกายมากกว่าที่ความเค็มสูง โดยที่ความเค็ม 40 ppt จะมีน้ำภายในร่างกาย 72.9 % และที่ความเค็ม 8 ppt จะมีน้ำภายในร่างกาย 79.3 % พุทธ ส่องแสงจินดา (2537) กล่าวว่า การบริโภคออกซิเจนของกุ้งกุลาดำ *Penaeus monodon* ในกุ้งที่มีขนาดต่ำกว่า 10 g จะเพิ่มขึ้นเมื่อปริมาณแอมโมเนียเพิ่มขึ้น และในกุ้งกุลาดำขนาด 20 g ขึ้นไปพบว่า เมื่อมีปริมาณของแอมโมเนียในน้ำเพิ่มขึ้นจะมีการบริโภคของออกซิเจนลดลงประมาณ 20 - 40 % เพื่อลดปริมาณแอมโมเนียในเลือด การควบคุมการไหลเข้าออกของของเหลวภายในเซลล์และนอกเซลล์ จะต้องใช้พลังงานมากกว่าที่ได้รับจากการบริโภค ทำให้ metabolic ของเซลล์เกิดกระบวนการออกซิเดชั่น (oxidation) ขึ้นทำให้ค่าพลังงานและสัด

ส่วนมีการเปลี่ยนแปลงไป ดังนั้นพลังงานในส่วนต่าง ๆ ของสมการการจัดสรรพลังงานจะมีการเปลี่ยนแปลงเมื่อความเค็มเปลี่ยนไป โดยมีการใช้พลังงานในการปรับสมดุลของน้ำต่อความเค็มที่เปลี่ยนไป ซึ่งพลังงานที่ได้มาจากการบริโภคเท่านั้น พลังงานในการหายใจมาจากพลังงานในส่วนของอาหารที่ได้รับ หรือจากพลังงานที่ร่างกายสะสมไว้ สิ่งมีชีวิตต้องใช้พลังงานส่วนนี้เพื่อให้มีชีวิตอยู่รอด พลังงานที่สูญเสียไปโดยกระบวนการหายใจ สามารถแสดงผลได้ในรูปของการใช้ของออกซิเจน คาร์บอนไดออกไซด์ที่ปลดปล่อยออกมา หรือจากความร้อนที่เกิดขึ้น โดยทั่วไปวิธีการวัดพลังงานที่สูญเสียไปในรูปของความร้อนจะไม่ใช้กับสัตว์หรือสิ่งมีชีวิตขนาดเล็ก ๆ วิธีที่สะดวกมากในการวัดพลังงานที่ใช้ในการหายใจ คือวัดอัตราการบริโภคของออกซิเจนการหายใจได้ (โดยที่ 1 mg O_2 ที่ใช้ไป = 14.06 J ; Gnaiger, 1983 อ้างถึงใน Kurmaly *et al.*, 1989) ในการทดลองของ Kurmaly (1989) พบว่ามีการใช้พลังงานในการหายใจของกุ้งกุลาดำในระยะ postlavae 5.12 % ของอาหารที่ให้ต่อหนึ่งตัว ส่วนในกุ้ง *Palaemonetes pugio* โดยจากการศึกษาของ Piyatiratitivorakul (1988) พบว่ามีการใช้พลังงานในการหายใจถึง 25.4 % การวัดการบริโภคออกซิเจนเป็นส่วนสำคัญทางด้านสรีรวิทยา โดยเฉพาะในส่วนของสมการของพลังงาน เพราะการวัดออกซิเจนในส่วนนี้เป็นพลังงานที่ต้องการในการเลี้ยงดูและดำรงชีวิต

การเผาผลาญอาหารในร่างกายที่ระดับต่าง ๆ สามารถประมาณค่าได้โดยวิธีการวัดอัตราการหายใจ ระดับที่ใช้วัดโดยทั่วไปมี 3 ระดับคือ ระดับที่อยู่ปกตินิ่ง ๆ (resting) โดยที่ไม่มีการกินอาหาร ระดับที่ทำกิจวัตร (routine) และระดับที่มีการตื่นตัว (active) (Fry, 1947,1984 อ้างถึงใน Widdows, 1984) อัตราการเผาผลาญอาหารมาตรฐานคือ พลังงานที่ต้องการต่ำสุดสำหรับการซ่อมแซมและใช้ไปในส่วนที่จำเป็น โดยถูกกำหนดว่าไม่มีการเคลื่อนไหว ส่วนระดับการเผาผลาญอาหารในระดับตื่นตัวหรือว่องไว เป็นระดับที่มีการบริโภคออกซิเจนภายใต้สภาพการเคลื่อนไหวสูงสุด

พลังงานที่สูญเสียไปในรูปของแอมโมเนีย (U)

เป็นพลังงานที่มีค่าไม่มากนักเมื่อเทียบกับพลังงานทั้งหมด เป็นส่วนที่ถูกขับออกมาในรูปของเสียที่เกิดจากกระบวนการเผาผลาญสารอาหารจากไตหรือจากผิวหนัง พลังงานที่สูญเสียไปกับการขับถ่ายของเสียนี้จะมีค่าเป็นลบในสมการของพลังงาน

การขับถ่ายของเสียในรูปของไนโตรเจน เป็นผลที่เกิดจากการเผาผลาญสารอาหารประเภทโปรตีน ปริมาณของเสียในรูปของไนโตรเจนขึ้นอยู่กับการนำโปรตีนไปใช้เป็นพลังงาน และการสลายและการเกิดใหม่ของเซลล์ ไม่มีสิ่งมีชีวิตใดที่จะขับถ่ายของเสียในรูปของไนโตรเจนเป็นรูปแบบเดียว ในสัตว์น้ำ สัดส่วนของการขับถ่ายของเสียในรูปต่าง ๆ เป็นดังนี้ แอมโมเนีย (NH_3) ประมาณ 80-90 % ยูเรีย 5 % และอะมิโนไนโตรเจน 5-10 % (Bayne, 1975 อ้างถึงใน Widdows, 1985) ในการทดลองของ Kurmaly (1989) พบว่ามีการขับถ่ายของเสียในรูปของแอมโมเนียของกุ้งกุลาดำในระยะ postlavae 2.15 % ของอาหารที่ให้ต่อหนึ่งตัว ส่วนในกุ้ง *Palaemonetes pugio* โดยจากการศึกษาของ Piyatiratitivorakul (1988) พบว่ามีการขับถ่ายของเสียในรูปของแอมโมเนียเพียง 0.6 % Marangos et al. (1990) กล่าวว่าสัดส่วนต่าง ๆ ของผลผลิตไนโตรเจนที่ขับออกมาจะมีการเปลี่ยนแปลงตามรอบวัน ฤดูกาล ความเครียดที่เกิดขึ้น และอิทธิพลของสภาพแวดล้อม แอมโมเนียเป็นพิษต่อสัตว์น้ำ โดย Chen et al. (1990) กล่าวว่าแอมโมเนียมีความเป็นพิษสูงโดยเฉพาะเมื่ออยู่ในรูปไม่มีประจุ (NH_3) จะก่อให้เกิดความเครียดได้ ดังนั้นสิ่งมีชีวิตต้องขับออกจากร่างกายโดยเร็ว แอมโมเนียที่ขับออกมาสามารถเปลี่ยนค่าให้เป็นพลังงานได้สมการของพลังงานโดย 1 มิลลิกรัม NH_4-N เท่ากับ 24.87 จูล (Elliot and Davidson, 1975 อ้างถึงใน Widdows, 1984) หรือ 1 μmole NH_4 =0.34 J (Elliot and Davidson, 1975 อ้างถึงใน Deslous-Paoli *et al.*, 1990) โดยที่ 1 J = 0.239 cal หรือ 1 cal = 4.184 J

พลังงานที่สูญเสียไปในรูปของอุจจาระ (F)

เป็นพลังงานที่สูญเสียไปในรูปของอุจจาระของสิ่งมีชีวิต เกิดจากการย่อยอาหารในระบบทางเดินอาหาร ขั้นตอนสุดท้ายจะเหลือเป็นกากอาหาร ในกากอาหารนี้จะยังคงมีพลังงานที่หลงเหลืออยู่ เนื่องจากประสิทธิภาพในการย่อยและการดูดซึมอาหาร (absorption efficiency) ของสิ่งมีชีวิตไม่สมบูรณ์ ในการทดลองของ Kurmaly (1989) พบว่ามีการขับถ่ายของเสียในรูปของอุจจาระของกุ้งกุลาดำในระยะวัยรุ่น 83.71 % ของอาหารที่ให้ต่อหนึ่งตัว และในกุ้ง *Palaemonetes pugio* โดยจากการศึกษาของ Piyatiratitivorakul (1988) พบว่ามีการขับถ่ายของเสียในรูปของอุจจาระ 58.2 %

พลังงานที่สูญเสียไปในรูปของคราบ (M)

เปลือกนอกของครัสเตเชีย (exoskeleton) สามารถจำกัดการขยายตัวของร่างกายได้ ในระหว่างการเจริญเติบโตจะมีการลอกคราบเป็นระยะ ๆ อัตราการเจริญเติบโตจะขึ้นอยู่กับความถี่ในการลอกคราบ โดยมีการเพิ่มขนาดในแต่ละครั้งที่ลอกคราบ ในทางตรงกันข้าม ธาตุอาหาร หรือสภาพแวดล้อมสามารถเป็นปัจจัยจำกัดการลอกคราบได้ ความถี่ในการลอกคราบจะขึ้นอยู่กับธาตุอาหาร ขนาด และอายุ เช่น ในตัวอ่อน (larvae)จะลอกคราบทุก 2-3 วัน ในระยะวัยรุ่น จะลอกคราบทุก 3-25 วัน ขึ้นอยู่กับอุณหภูมิและชนิดของครัสเตเชีย (Lee and Wickins, 1992) การสูญเสียพลังงานไปในรูปของคราบในกุ้ง *Palaemonetes pugio* โดยจากการศึกษาของ Piyatiratitivorakul (1988) พบว่ามีค่าพลังงานที่สูญเสียไปในรูปของคราบ 2.3 % ส่วนในการทดลองของ Kurmaly (1989) ศึกษาการจัดสรรพลังงานของกุ้งกุลาดำในระยะ postlavae นั้นไม่ได้ศึกษาค่าพลังงานในส่วนนี้ พลังงานที่สูญเสียไปกับคราบที่ลอกออกไป มีค่าลบในสมการของพลังงาน

Smith et al. (1985) กล่าวว่าการเจริญเติบโตของกุ้ง P*enaeus vannamei* ในระยะวัยรุ่นจะขึ้นอยู่กับระดับของโปรตีนที่ให้มากกว่าแหล่งของโปรตีนที่ได้รับ โดยที่ระดับโปรตีน 36 % ให้การเติบโตสูงสุดและลดลงตามปริมาณโปรตีนในอาหาร (29 และ 22 %) ตามลำดับ ดังนั้นระดับโปรตีนในอาหารที่แตกต่างกันย่อมทำให้ค่าต่าง ๆ ของสมการของพลังงานแตกต่างกันเช่นกัน และคาดว่า ความเค็มและระดับโปรตีนของอาหารมีความสัมพันธ์กัน กล่าวคือกุ้งกุลาดำในระยะวัยรุ่นอยู่ในความเค็มที่เหมาะสม (5-15 ppt) เมื่อมีความเค็มเพิ่มขึ้นระดับโปรตีนของอาหารที่ต้องการย่อมมากขึ้นเช่นกัน เพื่อใช้พลังงานในการปรับสภาพต่างๆที่มาจากปัจจัย ความเค็ม

การเลี้ยงกุ้งในเชิงพาณิชย์ มีความจำเป็นจะต้องทราบความสามารถของการนำไปใช้ประโยชน์ เพื่อที่จะให้อาหารได้อย่างเหมาะสมกับการใช้ประโยชน์ (Kurmaly *et al.* 1980) ดังนั้นจึงนำระดับโปรตีนที่แตกต่างกันมาประยุกต์ใช้กับความเค็มที่เหมาะสมในบ่อเลี้ยง เพื่อที่จะทำให้ได้ผลผลิตที่สูงสุด จะเห็นได้ว่าตัวแปรต่าง ๆ ในสมการของพลังงานมีความสัมพันธ์ซึ่งกันและกัน ดังนั้นการศึกษาหาความสัมพันธ์ขององค์ประกอบในสมการพลังงานสมดุลย์จึงมีความสำคัญ