

การตอบสนองทางสรีรวิทยาของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลัง  
ต่อปรากฏการณ์ทะเลกรด  
Physiological Responses of Marine Invertebrates  
to Ocean Acidification

ยุทธนากร สุขจันทร์, วันวิวาห์ ตุ่มน้อย\*

Yuttanagon Sookjuntra, Wanwiwa Tumnoi\*

หน่วยวิจัยการประเมินผลกระทบทางสิ่งแวดล้อม ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์  
มหาวิทยาลัยศิลปากร จ.นครปฐม ประเทศไทย

Environmental Assessment Research Unit, Department of Biology, Faculty of Science,  
Silpakorn University, Nakhon Pathom, Thailand

ชญาดา โชติศรีสุภรัตน์

Chayada Chotsrisurat

หน่วยวิจัยประสาทวิทยาศาสตร์ ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์  
มหาวิทยาลัยศิลปากร จ.นครปฐม ประเทศไทย

Neuroscience Research Unit, Department of Biology, Faculty of Science,  
Silpakorn University, Nakhon Pathom, Thailand

ยุทธนา ตุ่มน้อย

Yutthana Tumnoi

สำนักงานปรมาณูเพื่อสันติ จังหวัดกรุงเทพฯ ประเทศไทย

Office of Atoms for Peace, Bangkok, Thailand

\*Corresponding author E-mail: tumnoi\_w@su.ac.th

Received 9 May 2024; Revised 29 August 2024; Accepted 23 September 2024

## บทคัดย่อ

**ความเป็นมาและวัตถุประสงค์ :** ปรากฏการณ์ทะเลกรดเกิดจากปริมาณของคาร์บอนไดออกไซด์ที่สูงขึ้นในอากาศละลายลงไปในมหาสมุทรได้มากขึ้น ส่งผลให้ค่าพีเอชของน้ำทะเลลดลงและเกิดการเปลี่ยนแปลงทางเคมีของคาร์บอเนตที่สำคัญในน้ำทะเล ซึ่งส่งผลต่อสิ่งมีชีวิตในทะเล โดยเฉพาะสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่มีความหลากหลายและความซับซ้อนสูง สิ่งมีชีวิตกลุ่มนี้มีบทบาทสำคัญในระบบนิเวศ และมีคุณค่าทางเศรษฐกิจ บทความนี้จึงรวบรวมข้อมูลเพื่อให้ข้อมูลเชิงลึกของปรากฏการณ์ทะเลกรดและการตอบสนองทางสรีรวิทยาของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลัง

**เนื้อหา :** มหาสมุทรจัดเป็นระบบนิเวศที่มีบทบาทสำคัญในการดูดซับและเก็บกักคาร์บอนไดออกไซด์จากบรรยากาศ เมื่อแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากบรรยากาศละลายลงในทะเลจะทำปฏิกิริยากับน้ำแล้วแตกตัวให้ไฮโดรเจนไอออน ( $H^+$ ) ซึ่งเป็นตัวการสำคัญที่ทำให้ค่าพีเอชของน้ำทะเลลดลง ปฏิกิริยานี้ผันกลับได้ ปริมาณไฮโดรเจนไอออนจึงถูกควบคุมให้คงที่อยู่เสมอ ค่าพีเอชจึงไม่เปลี่ยนแปลงมากนัก อย่างไรก็ตาม

การปลดปล่อยแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากกิจกรรมมนุษย์ที่เพิ่มสูงขึ้นมากในปัจจุบัน ทำให้ปริมาณไฮโดรเจนไอออนในมหาสมุทรเพิ่มสูงขึ้น ส่งผลให้ค่าพีเอชลดลง และปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์และสถานะความอึดตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตลดลงด้วย ปรากฏการณ์ทะเลกรดส่งผลกระทบต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังหลายประการดังนี้ (i) การเสียสมดุลของฟิโอสในร่างกาย ของเหลวทั้งภายในและนอกเซลล์มีความเป็นกรดเพิ่มสูงขึ้น ก่อให้เกิดความผิดปกติของกระบวนการทำงานต่าง ๆ ของเซลล์ สัตว์จึงพยายามรักษาสมดุลโดยเพิ่มการกำจัดไฮโดรเจนไอออนหรือเพิ่มปริมาณสารที่ทำหน้าที่บัฟเฟอร์ ซึ่งเป็นกระบวนการที่สิ้นเปลืองพลังงาน (ii) เมแทบอลิซึมแบบใช้ออกซิเจนลดลง ซึ่งมีสาเหตุมาจากการลดลงของค่าพีเอชของเลือดที่ทำให้ความสามารถในการจับออกซิเจนของฮีโมโกลบินหรือฮีโมไซยานินลดลงและการหมุนเวียนเลือดในร่างกายลดลง นอกจากนี้ ยังพบว่าสัตว์เปลี่ยนกระบวนการเมแทบอลิซึมจากแบบใช้ออกซิเจนไปเป็นแบบไม่ใช้ออกซิเจนมากขึ้น แต่ได้พลังงานจากแบบไม่ใช้ออกซิเจนลดลง อีกทั้งยังพบการใช้โปรตีนเป็นสารตั้งต้นของกระบวนการแคแทบอลิซึมแทนคาร์โบไฮเดรตและไขมัน (iii) ปริมาณพลังงานในร่างกายลดลงเมื่อเผชิญสถานะทะเลกรด สัตว์มักมีปริมาณพลังงานในร่างกายลดลง ซึ่งเป็นผลจากการที่กินอาหารได้น้อยลงหรือประสิทธิภาพการย่อยและการดูดซึมอาหารลดต่ำลง ส่งผลให้ค่าขอบเขตการเติบโตลดลงหรือพลังงานที่ใช้ในการสืบพันธุ์ลดต่ำลง หอยหลายชนิด เช่น *Crepidula fornicata* และ *Mytilus edulis* จัดสรรพลังงานไปในการสร้างเปลือกเพื่อทดแทนการสลายตัวของเปลือกจากทะเลกรด อย่างไรก็ตาม *Hexaplex trunculus* ปล่อยให้เปลือกบางลงแต่มวลของร่างกายกลับเพิ่มขึ้น ในขณะที่ *Musculista senhousia* ทุ่มเทพพลังงานให้กับการสืบพันธุ์มากกว่าการเจริญเติบโต (iv) ประสิทธิภาพการย่อยและการดูดซึมอาหารลดลง การที่ค่าพีเอชในระบบทางเดินอาหารลดลงส่งผลให้เอนไซม์ย่อยอาหารต่าง ๆ ทำงานลดลงและก่อให้เกิดความเสียหายของเนื้อเยื่อในระบบทางเดินอาหาร เช่น ต่อมย่อยอาหารและลำไส้ เป็นสาเหตุสำคัญที่ทำให้สัตว์ได้รับพลังงานจากอาหารลดลง และ (v) การสร้างโครงสร้างของร่างกายที่เป็นหินปูนลดลงหรือโครงสร้างหินปูนมีการละลายที่สูงขึ้น โครงสร้างหินปูน เช่น เปลือกหรือโครงสร้างแข็งของปะการังเป็นโครงสร้างสำคัญที่ใช้ปกป้องร่างกายของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังจากการเปลี่ยนแปลงปัจจัยสิ่งแวดล้อมและผู้ล่า หรือช่วยในการคงรูปร่างหรือยึดเกาะพื้น การที่คาร์บอนไดออกไซด์ ซึ่งเป็นสารตั้งต้นของการสร้างหินปูนในน้ำทะเลลดต่ำลง ส่งผลให้อัตราการสร้างหินปูนลดลง นอกจากนี้ สถานะการอึดตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตในน้ำทะเลที่ต่ำลงยังส่งผลให้อัตราการสร้างหินปูนลดลงเช่นเดียวกัน อีกทั้งทำให้โครงสร้างหินปูนเกิดการละลายได้เพิ่มขึ้น จากผลกระทบทางสรีรวิทยาหลายด้านที่กล่าวมาข้างต้นแสดงให้เห็นชัดเจนว่าปรากฏการณ์ทะเลกรดส่งผลกระทบต่อสรีรวิทยาของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลัง ซึ่งอาจส่งผลกระทบต่อความอยู่รอดของสัตว์เหล่านั้น ดังนั้นเพื่อลดผลกระทบเหล่านี้ ทุกคนจึงควรมีความตระหนักและมีส่วนร่วมในการลดการปล่อยแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์เพื่อชะลอผลกระทบต่อทรัพยากรทางทะเล

**คำสำคัญ :** คาร์บอนไดออกไซด์, ค่าพีเอช, เมแทบอลิซึม, สมดุลของฟิโอสในร่างกาย, กระบวนการสร้างหินปูน

## Abstract

**Background and Objectives:** Ocean acidification, driven by the dissolution of increasing atmospheric carbon dioxide into the ocean, has led to a decrease in pH and alterations in seawater's crucial carbonate chemistry. This phenomenon significantly affects marine organisms, in particular the diverse and abundant marine invertebrates. These creatures not only have important functions in ecosystem, but are also commercially important. Due to their importance, the present review article compiles information aiming at providing detailed insights into ocean acidification and physiological responses of marine invertebrates.

**Content:** Ocean is a crucial ecosystem that plays a vital role in the absorption and sequestration of atmospheric carbon dioxide. When carbon dioxide from the atmosphere is absorbed by the ocean, it undergoes a reaction with seawater, resulting in the breakdown into hydrogen ions ( $H^+$ ), leading to a decrease in seawater pH value. Due to the reversible nature of the reaction, the hydrogen ion concentration is well regulated by the buffer capacity of the ocean, resulting in a reasonably stable pH. However, since the current levels of anthropogenic carbon dioxide emissions are elevated, an increase in hydrogen ion concentration in the ocean is observed, leading to the pH reduction. Such a condition leads to a decreased abundance of carbonate ions and a reduction in the saturation of calcium carbonate minerals. Ocean acidification has a potential also to disrupt several physiological processes in marine invertebrates: (i) acid-base imbalance: ocean acidification can cause acid-base imbalances within organisms, resulting in acidosis in both intra- and extracellular fluids, potentially causing cellular dysfunction. Invertebrates strive to maintain homeostasis either by the elimination of surplus hydrogen ions or by enhancing buffering capacity, both of which necessitate energy expenditure; (ii) aerobic metabolic depression, which results from a lower pH in hemolymph, in turn impairing the oxygen-binding capacity of hemoglobin and hemocyanin, as well as diminishing hemolymph circulation. In addition, regular metabolism undergoes a transition from aerobic to anaerobic pathways, resulting in a significant decrease in energy release and altering the catabolism from carbohydrates and fats to proteins; (iii) energy budget constraints: marine invertebrates experiencing ocean acidification have reduced energy budgets as a result of decreased ingestion rates or deficits in digestion and absorption. Available evidences indicate that there are constraints on the scope for growth or energy reserves for reproduction. In addition, the energy acquired reallocates in various

strategies. Several molluscs such as *Crepidula fornicata* and *Mytilus edulis* reallocate their energy toward calcification to counteract shell dissolution caused by ocean acidification. On the other hand, *Hexaplex trunculus* increases its body mass as its shell thickness decreases. *Musculista senhousia* allocates more energy to reproduction rather than growth; (iv) digestive impairments: reduced pH level in the digestive system poses negative impact on the activities of digestive enzymes and can damage the structure of such digestive organs as the digestive gland and intestine. This suggests that the organisms may acquire a reduced amount of energy from their feed; (v) calcification and calcareous structure dissolution: carbonate structures, such as mollusc shells and coral skeletons, which play crucial roles in protecting soft tissues from environmental changes and predators, providing structural support and offering attachment substrates, are compromised. The reduction in carbonate ions, essential for calcification, along with decreased calcium carbonate saturation, diminishes calcification and causes dissolution of these structures. Ocean acidification clearly has detrimental impacts on the physiology of marine invertebrates, which is likely to impact the survival of these animals. Therefore, to mitigate these impacts, it is imperative for individuals to be aware of their contributions to carbon dioxide emissions and to work towards reducing them to slow the impacts on marine resources.

**Keywords:** Carbon Dioxide, pH, Metabolism, Acid-base Balance, Calcification

## Introduction

การเพิ่มขึ้นในกิจกรรมต่าง ๆ ของมนุษย์ เช่น การเผาไหม้เชื้อเพลิงฟอสซิล การขนส่งคมนาคมโรงงานอุตสาหกรรม การตัดไม้ทำลายป่า และการทำเกษตรกรรม ล้วนส่งผลให้แก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ถูกปลดปล่อยสู่ชั้นบรรยากาศเพิ่มมากขึ้น โดยปกติการดูดซึมแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากชั้นบรรยากาศของมหาสมุทรเป็นกระบวนการทางธรรมชาติที่ช่วยควบคุมวัฏจักรคาร์บอนของโลก ซึ่งการเพิ่มความเข้มข้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในชั้นบรรยากาศอย่างต่อเนื่องจากกิจกรรมของมนุษย์ ยิ่งทำให้น้ำทะเลมีปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มสูงขึ้นอย่างมีนัยสำคัญ จนนำไปสู่ปรากฏการณ์ทะเลกรด โดยปรากฏการณ์ทะเลกรด (Ocean acidification) เป็นปรากฏการณ์ที่น้ำทะเลของมหาสมุทรมีสภาพความเป็นกรดสูงขึ้น (Acidity) จากผลพวงจากการเพิ่มขึ้นของแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในชั้นบรรยากาศที่ละลายลงในน้ำทะเลมากขึ้น ส่งผลให้น้ำทะเลมีค่าพีเอชลดลง และเกิดการเปลี่ยนแปลงทางเคมีของคาร์บอเนตในน้ำทะเล (Carbonate chemistry) [1-2] ปรากฏการณ์ทะเลกรดสามารถส่งผลให้เกิดการเปลี่ยนแปลงในสิ่งมีชีวิตทางทะเลหลากหลายกลุ่ม เช่น แพลงก์ตอนพืช [3-4]

แพลงก์ตอนสัตว์ [5-6] สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง [7-8] สัตว์มีกระดูกสันหลัง [9-10] รวมถึงสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมทางทะเล [11-12] โดยผลกระทบมีด้วยกันหลายระดับ ตั้งแต่ระดับโมเลกุลไปจนถึงระบบนิเวศ ซึ่งทั้งหมดอาจส่งผลเสียต่อระบบนิเวศทางทะเล ความมั่นคงทางอาหาร เศรษฐกิจจากการประมงและการเพาะเลี้ยงทางทะเล ทั้งนี้สรีรวิทยาเป็นศาสตร์ที่มีความน่าสนใจเนื่องจากแสดงถึงหน้าที่และระบบการทำงานของร่างกายสิ่งมีชีวิต ซึ่งสามารถบ่งชี้ให้เห็นผลกระทบของการเปลี่ยนแปลงปัจจัยสิ่งแวดล้อมรวมถึงมลพิษในแหล่งที่อยู่อาศัยของสิ่งมีชีวิต นอกจากนี้ ผลกระทบทางด้านสรีรวิทยายังสามารถช่วยคาดการณ์ถึงผลกระทบในระดับสูงที่จะเกิดขึ้นต่อไปได้ เช่น ผลกระทบระดับประชากร ตลอดจนระบบนิเวศได้

สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังเป็นกลุ่มสัตว์ที่มีความหลากหลายมากที่สุดในมหาสมุทร โดยประมาณ 92% [13] สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังไม่เพียงมีบทบาทสำคัญหลายอย่างในระบบนิเวศ เช่น ช่วยหมุนเวียนธาตุอาหาร เป็นแหล่งที่อยู่อาศัย และช่วยกรองสารแขวนลอยในน้ำ แต่ยังมีประโยชน์แก่มนุษย์ในด้านต่าง ๆ มากมาย เช่น แหล่งอาหาร สร้างอาชีพ สร้างรายได้ตั้งแต่ระดับครัวเรือนถึงระดับประเทศ ยารักษาโรค ตลอดจนก่อประโยชน์ทางด้านการท่องเที่ยวและันทนาการ ทั้งนี้เมื่อพิจารณาถึงผลกระทบของปรากฏการณ์ทะเลกรดที่มีต่อค่าพีเอชของน้ำทะเลแล้ว สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังจึงเป็นกลุ่มที่มีความเสี่ยงสูงที่จะได้รับผลกระทบจากปรากฏการณ์ทะเลกรดมากกว่าสัตว์กลุ่มอื่น ๆ โดยเฉพาะหากเทียบกับกลุ่มปลาทะเลที่ส่วนใหญ่พบว่าได้รับผลกระทบทางสรีรวิทยาจากปรากฏการณ์ทะเลกรดน้อย เนื่องจากสามารถควบคุมสมดุลพีเอชของเหลวในร่างกายได้เป็นอย่างดีในขณะที่อยู่ในน้ำทะเลที่มีสถานะเป็นกรดมากขึ้น [14-17] อีกทั้งผลกระทบที่มีต่อความอึดตัวของคาร์บอนเตในน้ำทะเล จะยิ่งทำให้สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่มีโครงสร้างหินปูน (Calcifying invertebrates) เช่น ปะการัง หอย กุ้ง ปู ดาวทะเล และเม่นทะเล มีแนวโน้มที่จะได้รับผลกระทบหนักที่สุด ฉะนั้นหากยังปล่อยให้ปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่อง จะยิ่งส่งผลให้เกิดปรากฏการณ์ทะเลกรดมีความรุนแรงมากยิ่งขึ้น

ข้อมูลจากทางกรมอุทกศาสตร์ระบุว่า ประเทศไทยมีอาณาเขตทางทะเลกว่า 320,000 ตารางกิโลเมตร ซึ่งมากกว่า 2 ใน 3 ของอาณาเขตทางบก ที่มีอยู่ประมาณ 500,000 ตารางกิโลเมตร โดยมีความยาวของชายฝั่งทะเล ทั้งฝั่งอ่าวไทยและอันดามัน รวมถึงช่องแคบมะละกาตอนเหนือ รวมความยาวชายฝั่งทะเลในประเทศไทยทั้งสิ้นกว่า 3,010 กิโลเมตร ครอบคลุม 23 จังหวัด [18] ทั้งนี้พื้นที่เหล่านี้ล้วนอุดมไปด้วยความหลากหลายทางชีวภาพ ทำให้มีทรัพยากรทางทะเลที่สามารถสร้างมูลค่าทางเศรษฐกิจสูง ซึ่งทางคณะกรรมการจัดการองค์ความรู้เพื่อผลประโยชน์แห่งชาติทางทะเลได้ระบุว่า การใช้ประโยชน์จากทะเลของไทยได้สร้างมูลค่าให้ประเทศมากถึงปีละประมาณ 24 ล้านล้านบาท ซึ่งเป็นมูลค่าจากทรัพยากรที่มีชีวิตถึง 20.5 ล้านล้านบาท การขนส่งทางทะเลประมาณ 1.54 ล้านล้านบาท การท่องเที่ยวและนันทนาการทางทะเลประมาณ 1.0 ล้านล้านบาทและอื่น ๆ อีกล้านล้านบาท [19] ฉะนั้นการศึกษาถึงสถานการณ์และผลกระทบของปรากฏการณ์ทะเลกรดต่อทรัพยากรทางทะเลของไทยจึงมีความสำคัญอย่างยิ่ง ที่ผ่านมามีประเทศไทยมีการศึกษาถึงสถานการณ์การเปลี่ยนแปลงสภาพสิ่งแวดล้อมทางทะเล อันเนื่องจากปรากฏการณ์ทะเลกรด ตั้งแต่ปี พ.ศ. 2558 เป็นต้นมา โดยสถาบันวิจัยและพัฒนาทรัพยากรทางทะเลและชายฝั่ง กรมทรัพยากรทางทะเลและชายฝั่ง ภายใต้โครงการ

ศึกษาการเปลี่ยนแปลงความเป็นกรดของน้ำทะเลอันเนื่องมาจากการเปลี่ยนแปลงสภาวะภูมิอากาศ ซึ่งติดตามตรวจวัดคุณภาพน้ำทะเลชายฝั่ง สถานการณ์ความเป็นกรดของน้ำทะเลจากการตรวจวัดปัจจัยในระบบคาร์บอนในน้ำทะเล ได้แก่ ค่าพีเอช ค่าอัลคาไลน์ทั้งหมด (Total Alkalinity:  $A_T$ ) สารประกอบอนินทรีย์คาร์บอน (Dissolved Inorganic Carbon: DIC) ความดันย่อย  $CO_2$  ในน้ำทะเล ( $pCO_2$ ) และความอึดตัวของคาร์บอน ( $\Omega$ ) ของน้ำทะเลชายฝั่งอ่าวไทยฝั่งตะวันออก ฝั่งตะวันตก ฝั่งอันดามัน [20] ที่ผ่านมาเริ่มมีการรายงานถึงผลกระทบของปรากฏการณ์ที่มีต่อสิ่งมีชีวิตทางทะเลของไทย เช่น ทำให้เกิดการลดลงของอัตราการงอกและเกิดความล่าช้าในการพัฒนาตัวของตัวอ่อนปะการังดอกกะหล่ำ *Pocillopora damicornis* (ค่าพีเอช 8.1, 7.9, 7.6) [21] และ สาหร่ายที่มีการสะสมหินปูน *Halimeda macroloba* และ *H. borneensis* ค่าพีเอช < 7.7 จะมีการสร้างโครงสร้างของร่างกายที่เป็นหินปูนลดลง [22] เป็นต้น ปรากฏการณ์ทะเลกรดเป็นปรากฏการณ์ที่มองไม่เห็นด้วยตาเปล่า เป็นการเปลี่ยนแปลงที่เกิดขึ้นอย่างช้า ๆ ทำให้อาจต้องใช้เวลายาวนานจึงจะเห็นผลกระทบที่ชัดเจนในวงกว้าง อย่างไรก็ตาม องค์การสหประชาชาติเล็งเห็นความสำคัญจึงบรรจุปรากฏการณ์นี้เป็นประเด็นสำคัญที่ต้องเร่งติดตามและประเมินผลกระทบต่อสิ่งมีชีวิตทางทะเล โดยอยู่ในหัวข้อเป้าหมายการพัฒนาที่ยั่งยืน (Sustainable Development Goal; SDG) ที่ 14; Life below water ทั้งนี้เพื่อช่วยเพิ่มความเข้าใจถึงปรากฏการณ์ทะเลกรดและผลกระทบที่อาจเกิดกับสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลัง บทความนี้จึงมีวัตถุประสงค์ที่จะนำเสนอความเข้าใจเกี่ยวกับปรากฏการณ์ทะเลกรดและการตอบสนองทางสรีรวิทยาบางประการของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลัง ได้แก่ การรักษาสมดุลของพีเอชในร่างกาย เมแทบอลิซึม ปริมาณพลังงานที่มีในร่างกาย การจัดสรรพลังงาน การย่อยอาหาร และการสร้างโครงสร้างของร่างกายที่เป็นหินปูน เพื่อชี้ให้เห็นความสำคัญของปรากฏการณ์นี้และผลกระทบที่อาจเกิดขึ้นต่อระบบนิเวศทางทะเลรวมถึงมนุษย์ ซึ่งอาจก่อให้เกิดความตระหนักร่วมกันในการลดการปล่อยแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ผ่านกิจกรรมต่าง ๆ เพื่อมีส่วนร่วมในการรักษาสีเขียวและทรัพยากรทางทะเลให้อยู่ยั่งยืนต่อไป

## Ocean acidification

มหาสมุทรนอกจากเป็นแหล่งรองรับแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ที่ปลดปล่อยจากการหายใจของสิ่งมีชีวิตในทะเลและจากกระบวนการย่อยสลายของสารอินทรีย์ในทะเลแล้ว ยังรองรับแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ที่ละลายลงมาจากชั้นบรรยากาศด้วย ซึ่งหากดูอย่างผิวเผินมหาสมุทรคงมีการสะสมของปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์อยู่เป็นจำนวนมาก แต่อันที่จริงกลับไม่เป็นเช่นนั้น เนื่องจากคาร์บอนไดออกไซด์ที่อยู่ในมหาสมุทรจะถูกทำให้มีปริมาณลดลงอยู่ตลอดเวลา ทั้งจากการถูกดึงมาใช้ในกระบวนการสังเคราะห์แสงของผู้ผลิตในทะเล และการทำปฏิกิริยาทางเคมีกับน้ำทะเลจนเกิดเป็นสารที่สิ่งมีชีวิตทางทะเลสามารถดึงมาใช้เป็นองค์ประกอบในการสร้างโครงสร้างหินปูนของร่างกาย ยิ่งไปกว่านั้นเมื่อสิ่งมีชีวิตเหล่านี้ตายลง โครงสร้างนี้อาจจมลงสู่พื้นมหาสมุทรสะสมเป็นตะกอนหินปูน (Limestone) (Figure 1) ซึ่งสามารถเก็บกักคาร์บอนไว้ในทะเลปริมาณมหาศาล เช่นดังในช่วง ค.ศ. 1800-1994 มีการประเมินว่ามากถึง  $118 \pm 19$  Pg (Petagrams) [23] และในช่วงต้นทศวรรษที่ 2000 ประมาณ 135 Pg [24] ด้วยเหตุนี้จึงนับได้ว่ามหาสมุทรนั้นมีบทบาทสำคัญทั้งในการดูดซับและกักเก็บ



คาร์บอนไดออกไซด์ไปในขณะเดียวกัน ทั้งนี้มีการประเมินว่ามหาสมุทรนั้นสามารถดูดซับแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์จากชั้นบรรยากาศโลกได้มากถึง ~30% [25] ฉะนั้นการเปลี่ยนแปลงของปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในชั้นบรรยากาศย่อมมีผลกระทบต่อปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในมหาสมุทร ทั้งนี้คาร์บอนไดออกไซด์จากชั้นบรรยากาศที่ละลายลงสู่น้ำทะเลในมหาสมุทรมนอกจากจะมีการคงอยู่ในรูปคาร์บอนไดออกไซด์อิสระแล้วยังเข้าทำปฏิกิริยากับน้ำทะเลเกิดเป็นกรดคาร์บอนิก ( $H_2CO_3$ ) จากนั้นกรดคาร์บอนิกที่เป็นกรดอ่อนจะเกิดการแตกตัวเป็นไบคาร์บอเนตไอออน ( $HCO_3^-$ ) และไฮโดรเจนไอออน ( $H^+$ ) ทั้งนี้อีกทั้งไบคาร์บอเนตไอออนยังแตกตัวให้คาร์บอเนตไอออน ( $CO_3^{2-}$ ) และไฮโดรเจนไอออนตามมาได้ด้วย แต่การแตกตัวของไบคาร์บอเนตไอออนเกิดขึ้นน้อยเพียงแค่ประมาณ 9% เท่านั้น ซึ่งส่วนใหญ่ 90% ของปฏิกิริยาระหว่างคาร์บอนไดออกไซด์กับน้ำทะเลจะจบลงที่การได้ผลิตภัณฑ์เป็นไบคาร์บอเนตไอออนและไฮโดรเจนไอออน [1, 2] ยิ่งไปกว่านั้นปฏิกิริยาข้างต้นทั้งหมดเป็นปฏิกิริยาที่เกิดไม่สมบูรณ์ สามารถเกิดปฏิกิริยาย้อนกลับ เมื่อเกิดผลิตภัณฑ์มากเกินไป (Figure 1) ด้วยเหตุนี้ตัวที่ทำให้เกิดสภาพความเป็นกรด อย่างไฮโดรเจนไอออน จึงถูกควบคุมปริมาณให้ค่อนข้างคงที่อยู่เสมอ สภาพความเป็นกรดของน้ำทะเลจึงไม่มีการเพิ่มขึ้นจากเดิม ด้วยการรักษาสมดุลของปฏิกิริยาเคมีที่เกิดในน้ำทะเลดังกล่าวนี้ จึงนับว่าน้ำทะเลนั้นมีความสามารถในการควบคุมพีเอชไม่ให้เกิดการเปลี่ยนแปลงไปจากเดิม (Buffer capacity) หรือเรียกว่ามีสถานะบัฟเฟอร์ ที่ผ่านมารอบบ่งบอกถึงสภาพพีเอชของสารละลายนั้น นิยมระบุด้วยการใช้มาตราส่วนของค่าพีเอช (pH scale) ซึ่งเมื่อใช้เทียบกับน้ำทะเลในปัจจุบัน พบค่าพีเอชเฉลี่ยอยู่ที่ประมาณ 8.1 [26] กล่าวคือ มีสภาพเป็นเบสเล็กน้อย โดยแท้จริงแล้วค่าพีเอชคือค่าที่แสดงถึงความเข้มข้นของไฮโดรเจนไอออนในสารละลาย โดยค่าพีเอชยิ่งน้อยลง จะยิ่งสะท้อนถึงปริมาณไฮโดรเจนไอออนที่เพิ่มขึ้น หรือในทางเดียวกันก็คือสารละลายนั้นจะยิ่งมีสภาพความเป็นกรดมากขึ้น ซึ่งก่อนยุคปฏิวัติอุตสาหกรรม น้ำทะเลมีค่าพีเอชเฉลี่ยอยู่ที่ประมาณ 8.2 [27] เมื่อเทียบกับค่าพีเอชของน้ำทะเลปัจจุบัน พบว่าลดลงมาประมาณ 0.1 หน่วย แม้ตัวเลขอาจดูน้อยมาก แต่ในความเป็นจริงค่าพีเอชของสารละลาย เป็นค่าลอการิทึมฐานสิบของส่วนกลับความเข้มข้นของไฮโดรเจนไอออน ( $pH = \log_{10} \left( \frac{1}{[H^+]} \right)$  หรือ  $-\log_{10} [H^+]$ ) ซึ่งจากการกลับสมการจะเห็นได้ว่า พีเอชเป็นค่าของตัวเลขยกกำลังของฐานสิบ ( $[H^+] = 10^{-pH}$ ) กล่าวคือ ค่าพีเอชที่ลดลงจากเดิมเพียง 0.1 หน่วย จะหมายถึงการเพิ่มขึ้นของปริมาณไฮโดรเจนไอออนหรือสภาพความเป็นกรดมากขึ้นถึง 26% ทั้งนี้เนื่องด้วยความสัมพันธ์ของปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในมหาสมุทรที่แปรผันตามปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในชั้นบรรยากาศ อีกทั้งค่าพีเอชและปริมาณคาร์บอเนตไอออนในน้ำทะเลที่ผันผวนกับปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในน้ำทะเล [2, 28-29] หากมีการเพิ่มขึ้นของปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในชั้นบรรยากาศ จะส่งผลให้น้ำทะเลในมหาสมุทรมีปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มมากขึ้นตามไปด้วย ซึ่งปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ในน้ำทะเลที่มากเกินไปซึ่งมีชีวิตทางทะเลจะดึงมาใช้ทัน จะก่อให้เกิดสมดุลเคมีของปฏิกิริยาระหว่างคาร์บอนไดออกไซด์กับน้ำทะเลเลื่อนไปทางขวามากขึ้น (Forward reaction) จนทำให้เกิดการเพิ่มขึ้นของปริมาณไฮโดรเจนไอออนในน้ำทะเล (Figure 1) น้ำทะเลจึงกลายเป็นกรดมากขึ้น กล่าวคือ ค่าพีเอชจะต่ำลงกว่าเดิม ซึ่งเรียกว่าเกิดปรากฏการณ์น้ำทะเลเป็นกรด ยิ่งไปกว่านั้นด้วยปริมาณไฮโดรเจนไอออนและคาร์บอนไดออกไซด์อิสระที่เพิ่มมากขึ้นในน้ำทะเล ยังส่งผลให้มีการเข้าจับคาร์บอเนต

ไอออน ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) เกิดไบคาร์บอเนตไอออนเพิ่มมากขึ้นทำให้ปริมาณคาร์บอเนตไอออนในน้ำทะเลลดลงอย่างต่อเนื่อง จนนำไปสู่การลดลงของสถานะความอิ่มตัว (Saturation state;  $\Omega$ ) ของแคลเซียมคาร์บอเนตในน้ำทะเล ส่งผลให้เกิดการสลายตัวของโครงสร้างที่เป็นหินปูนของสิ่งมีชีวิตทางทะเลเมื่อสถานะความอิ่มตัว  $< 1.0$  ในขณะเดียวกันยังส่งผลให้สิ่งมีชีวิตทางทะเลสร้างโครงสร้างที่เป็นหินปูนได้ลำบากมากขึ้น เพราะคาร์บอเนตไอออนในน้ำทะเลหายาก ทำให้สิ่งมีชีวิตทางทะเลต้องใช้พลังงานในการดึงคาร์บอเนตไอออนมาสร้างโครงสร้างหินปูนมากขึ้นด้วย [1-2] ซึ่งอาจกระทบต่อระดับพลังงานที่สิ่งมีชีวิตทางทะเลใช้ในกิจกรรมด้านอื่น ๆ

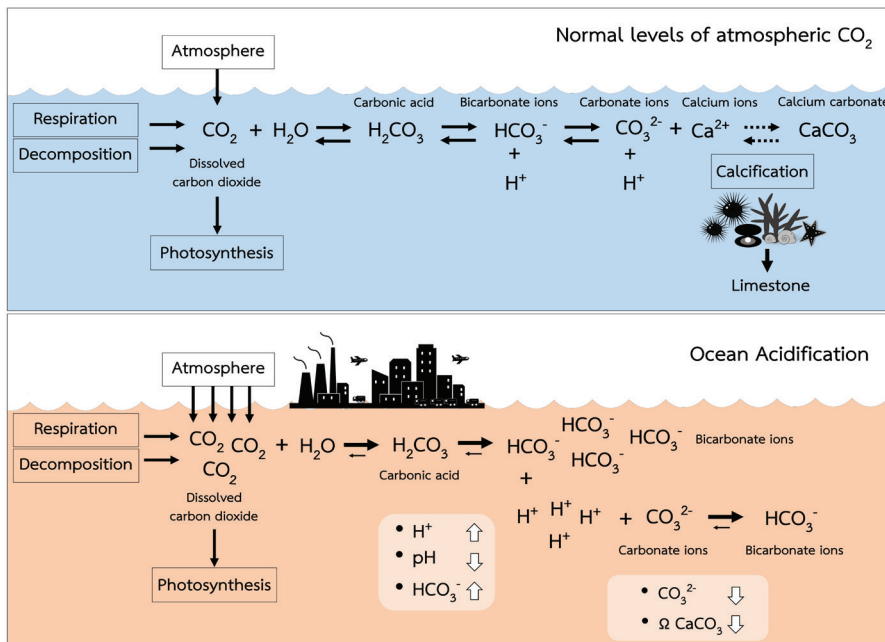


Figure 1 Comparison of the  $\text{CO}_2$ -carbonate system under normal ocean conditions and ocean acidification

ฉะนั้นด้วยการประจักษ์ถึงการขยายตัวของกิจกรรมต่าง ๆ ของมนุษย์ที่จะเพิ่มมากขึ้นอย่างต่อเนื่อง จึงทำให้ปริมาณแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์ในชั้นบรรยากาศมีแนวโน้มที่จะเพิ่มขึ้นในอนาคตอย่างแน่นอน ทางคณะกรรมการระหว่างรัฐบาลว่าด้วยการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ (IPCC) จึงได้คาดการณ์ว่า ภายในปี ค.ศ. 2100 และ 2300 ค่าพีเอชของน้ำทะเลจะมีการลดลงจากปัจจุบันถึง 0.3-0.4 และ 0.7-0.8 หน่วย ตามลำดับ [30] ยิ่งไปกว่านั้นยังมีการคาดการณ์ถึงการลดลงของปริมาณคาร์บอเนตไอออนในน้ำทะเลจากเดิมถึง 50% ภายในปี ค.ศ. 2100 [29] ด้วยเหตุนี้จึงก่อให้เกิดความกังวลถึงผลกระทบที่อาจเกิดขึ้นกับสิ่งมีชีวิตต่าง ๆ ในทะเลที่ต้องเผชิญกับปรากฏการณ์นี้ เนื่องจากปรากฏการณ์ทะเลกรดไม่ใช่เพียงแค่การที่น้ำทะเลสูญเสียความสามารถของสถานะอิ่มตัวของการลดลงของค่าพีเอช แต่หากยังรวมถึงการเพิ่มขึ้นของปริมาณของคาร์บอนไดออกไซด์ ไบคาร์บอเนตไอออน และไฮโดรเจนไอออน ตลอดจนการลดลงของปริมาณคาร์บอเนต



ไอออนและสถานะความอึดตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตด้วย ซึ่งการเปลี่ยนแปลงเหล่านี้ อาจส่งผลกระทบต่อสิ่งมีชีวิตทางทะเลได้อย่างมากมาย โดยเฉพาะอย่างยิ่งในกลุ่มสิ่งมีชีวิตทางทะเลที่มีเปลือกและโครงสร้างหินปูน

## Physiological responses to ocean acidification of marine invertebrates

### การรักษาสมดุลของพีเอชในร่างกาย (Acid-base balance)

ตามปกติสัตว์ทะเลส่วนใหญ่ควบคุมค่าพีเอชของภายในเซลล์ (Intracellular pH) ต่ำกว่านอกเซลล์ (Extracellular pH) และคงค่าพีเอชของของเหลวภายนอกเซลล์ต่ำกว่าน้ำทะเล [31] สถานะเช่นนี้จึงเป็นการสะท้อนให้เห็นว่า ค่าพีเอชของภายในเซลล์และนอกเซลล์ต้องมีความสำคัญต่อสัตว์ทะเลเป็นอย่างมากจึงจำเป็นต้องมีการควบคุมไว้โดยทั่วไปแล้วสัตว์ทะเลจะควบคุมค่าพีเอชภายในเซลล์และนอกเซลล์ของร่างกายให้อยู่ในช่วงที่เหมาะสมอยู่ตลอดเวลา เพราะค่าพีเอชที่เหมาะสมจะทำให้การทำงานของสรีรวิทยาต่าง ๆ มีประสิทธิภาพสูงสุด ซึ่งการควบคุมค่าพีเอชของภายในเซลล์และนอกเซลล์ของสัตว์จะอาศัยกระบวนการของสมดุลพีเอชในการคงค่าพีเอชที่เหมาะสม ที่ผ่านมามีการรายงานว่า สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังมีกลไกหลายอย่างในการรักษาสมดุลของพีเอช [7, 32-33] เช่น (1) กลไกการสร้างและการใช้ไฮโดรเจนไอออนภายในเมแทบอลิซึมของเซลล์ (2) ระบบบัฟเฟอร์ เช่น Bicarbonate Buffer, Non-bicarbonate Buffer, Non-phosphate Buffer เป็นต้น (3) การขนส่งและการแลกเปลี่ยนไอออน เป็นต้น ซึ่งจากรายงานการศึกษาในสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่ได้เผชิญกับปรากฏการณ์ทะเลกรดที่ผ่านมา [34-43] พบว่าจะทำให้ของเหลวที่ล้อมรอบเซลล์หรือเนื้อเยื่อมีการเพิ่มขึ้นของปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ และไบคาร์บอเนตไอออน แต่ในทางกลับกันปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ และความอึดตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตจะลดลง อีกทั้งทำให้ภายในเซลล์และภายนอกเซลล์มีความเป็นกรดสูงขึ้น (Figure 2) ดังที่พบ (1) เลือด (Hemolymph) (2) ของเหลวที่อยู่ระหว่างเยื่อแมนเทิลกับเปลือกชั้นใน (Extrapallial fluid) (3) ของเหลวที่อยู่ภายในช่องว่างในลำตัว มีความเข้มข้นของคาร์บอนไดออกไซด์ ไบคาร์บอเนตไอออนเพิ่มสูงขึ้น และมีการลดลงของค่าพีเอช ปริมาณคาร์บอนไดออกไซด์ และความอึดตัวของแคลเซียมคาร์บอเนต (4) การลดลงของค่าพีเอชภายในเซลล์ของเนื้อเยื่อต่าง ๆ

การเป็นกรด (Acidosis) ของภายในเซลล์และนอกเซลล์ที่เกิดจากการที่เสียสมดุลพีเอชของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลัง สามารถนำไปสู่ความผิดปกติของกระบวนการทำงานต่าง ๆ ของเซลล์ และความผิดปกติของการทำหน้าที่ของระบบการทำงานต่าง ๆ ของร่างกาย ตลอดจนนำไปสู่ความตายในท้ายที่สุด [33] ซึ่งที่ผ่านมามีการรายงานผลกระทบของการเพิ่มขึ้นของความเป็นกรดในของเหลวของร่างกายในสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังอย่างหลากหลาย เช่น ทำให้หนอนตัว *Sipunculus nudus* มีอัตราการแลกเปลี่ยนไอออนของตัวขนส่งไอออนลดลง [44] เปลี่ยนแปลงของความเข้มข้นของไอออนนอกเซลล์ อาทิ โซเดียมและแมกนีเซียมที่เพิ่มขึ้นในปู *Carcinus maenas* ซึ่งอาจนำไปสู่ผลกระทบของการทำงานทางระบบประสาท [45] อีกทั้งทำให้เพรียงหัวหอม *Ciona robusta* มีการทำงานของไมโทคอนเดรียที่ลดลง [35] ยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับเมแทบอลิซึมหลายชนิด เช่น Alkaline phosphatase ในหอยแมลงภู *Mytilus coruscus* หรือ Glutamate-pyruvate transaminase ในหอยเซลล์ *Patinopecten yessoensis*

[46-47] รวมถึงลดประสิทธิภาพการทำงานของโปรตีนที่ทำหน้าที่แลกเปลี่ยนแก๊สในระบบหายใจในหมึกยักษ์ *Dosidicus gigas* และหมึกกล้วย *Doryteuthis pealeii* [48] ซึ่งอาจส่งผลกระทบต่อระดับของเมแทบอลิซึม นอกจากนี้ ทำให้หมึกกระดอง *Sepia officinalis* เกิดภาวะของการสะสมแร่ธาตุที่มากเกินไปในร่างกาย อาจนำไปสู่ปัญหาการลอยตัวในน้ำ [49] ยิ่งไปกว่านั้นยังพบว่า ค่าพีเอชของเลือดที่ลดลงจากเดิมเพียง 0.25 สามารถทำให้หมึกกล้วย *Illex illecebrosus* ตายได้ [50] เป็นต้น ฉะนั้นเพื่อที่จะหลีกเลี่ยงผลกระทบต่าง ๆ ดังกล่าว เมื่อสมดุลพีเอชของร่างกายเกิดการเปลี่ยนแปลงจนค่าพีเอชลดลง สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังหลายชนิดจึงให้ความสำคัญกับการรักษาสมดุลพีเอชเป็นอันดับสูงสุด โดยมีการใช้กลยุทธ์หลายอย่างในกอบกู้สมดุลของพีเอชให้กลับมาเป็นแบบเดิม (Figure 2) โดยขึ้นอยู่กับชนิดของสัตว์ [36, 39, 50-53] เช่น (1) การเพิ่มการกำจัดไฮโดรเจนไอออนออกจากร่างกายที่เหงือกและการขับถ่ายในรูปของแอมโมเนีย ไอออน บ่งชี้ได้จากการที่พบการเพิ่มขึ้นของการทำงานของโปรตีนขนส่งไอออนและเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการขนส่งไฮโดรเจนไอออนขณะที่ร่างกายมีความเป็นกรดสูงขึ้น เช่น  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  exchangers, V-type  $\text{H}^+$ -ATPase, NBC; Sodium-Bicarbonate Cotransporter ตลอดจนบ่งชี้จากอัตราการขับแอมโมเนียออกจากร่างกาย ตามลำดับ (2) การเพิ่มปริมาณสารที่ทำหน้าที่บัฟเฟอร์อย่างไบคาร์บอเนตไอออนให้มากขึ้น ด้วยกลยุทธ์ต่าง ๆ เช่น (2.1) การเพิ่มอัตราการดูดซึมไบคาร์บอเนตไอออนจากน้ำ (2.2) การสลายกรดอะมิโน (Amino acid catabolism) และ (2.3) เพิ่มการสลายของแคลเซียมคาร์บอเนตจากเปลือก เป็นต้น บ่งชี้ได้จากการที่พบการเพิ่มขึ้นของการทำงานของโปรตีนขนส่งไอออนและการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับการผลิตไบคาร์บอเนตไอออนที่เหงือก เช่น  $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$  exchangers, Carbonic anhydrase บ่งชี้จากอัตราส่วนระหว่างออกซิเจนและไนโตรเจน (O:N ratio) และจากความเข้มข้นของแคลเซียมไอออนและไบคาร์บอเนตไอออนในเลือดที่เพิ่มสูงขึ้นของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ภายใต้สภาวะทะเลกรด ตามลำดับ

นอกจากนี้ การศึกษาที่ผ่านมายังพบอีกว่า สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ในเซลล์และภายนอกเซลล์มีความเป็นกรดสูงขึ้นจากสภาวะปรากฏการณ์ทะเลกรด สามารถทำให้ค่าพีเอชของภายในเซลล์และภายนอกเซลล์กลับมาเป็นปกติได้ภายในระยะเวลาอันรวดเร็ว เช่น ดังที่พบการเพิ่มขึ้นของค่าพีเอชกลับมาเท่าเดิมในเซลล์เนื้อเยื่อต่าง ๆ ของหอยแมลงภู่ง่ายใน 48 ชั่วโมง [39] และเลือดของปูทะเลภายใน 24 ชั่วโมง [40] เป็นต้น อย่างไรก็ตาม การรักษาสมดุลของพีเอชในร่างกายเป็นกระบวนการที่ต้องใช้พลังงาน ซึ่งจากการประเมินพบว่า สัตว์น้ำอาจต้องใช้พลังงานที่ได้จากเมแทบอลิซึมมากกว่า 50 % สำหรับการควบคุมสมดุลพีเอชภายใต้สภาวะที่สิ่งแวดล้อมไม่ปกติ [50] ด้วยต้นทุนทางพลังงานของการควบคุมสมดุลพีเอชที่เพิ่มขึ้น จึงอาจเป็นผลให้พลังงานที่จะมีไว้ใช้ในด้านอื่น ๆ ลดลง เช่น การเคลื่อนที่ การเจริญเติบโต และการสืบพันธุ์ เป็นต้น

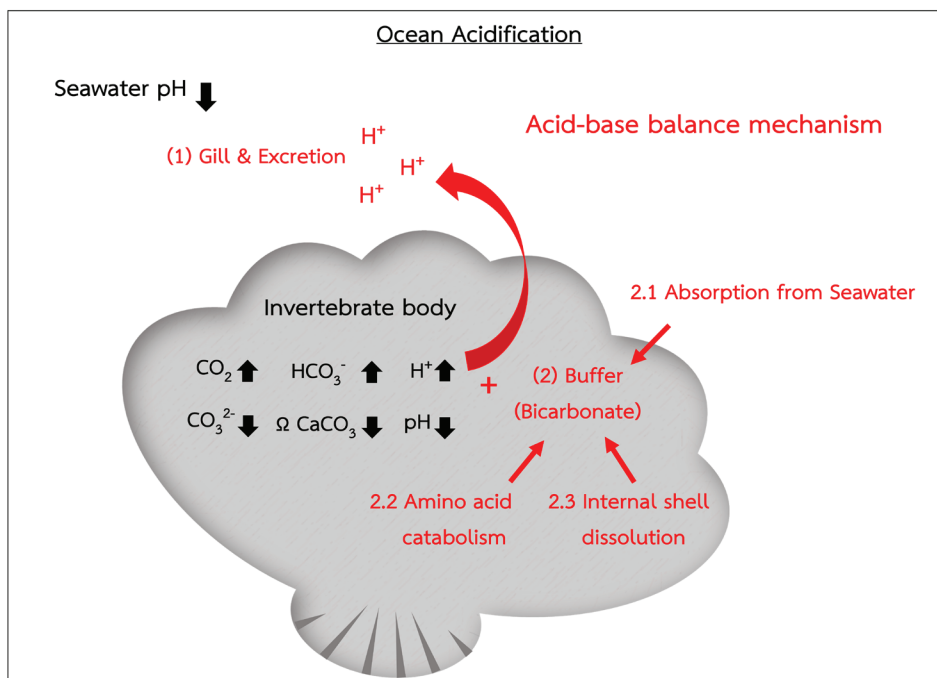


Figure 2 Mechanisms of acid-base balance in marine invertebrates under ocean acidification

## เมแทบอลิซึม (Metabolism)

ปกติภายในเซลล์ของสิ่งมีชีวิตจะมีการเกิดปฏิกิริยาเคมีต่าง ๆ มากมายในระหว่างการดำรงชีวิตของเซลล์ ซึ่งปฏิกิริยาเคมีทั้งหมดที่เกิดขึ้นภายในเซลล์จะถูกเรียกรวมกันว่า เมแทบอลิซึม โดยปฏิกิริยาเคมีทั้งหมดเหล่านี้สามารถจำแนกออกเป็นปฏิกิริยาของการสร้างหรือสังเคราะห์โมเลกุลเชิงซ้อนขนาดใหญ่จากโมเลกุลขนาดเล็ก ที่เรียกว่า แอนาบอลิซึม (Anabolism) และปฏิกิริยาของการสลายโมเลกุลขนาดใหญ่ที่ซับซ้อนให้เป็นโมเลกุลที่เล็กลง ที่เรียกว่า แคแทบอลิซึม (Catabolism) ซึ่งแอนาบอลิซึมเป็นปฏิกิริยาที่ต้องใช้พลังงาน ส่วนปฏิกิริยาของแคแทบอลิซึมจะมีการปลดปล่อยพลังงานออกมา โดยทั่วไปแคแทบอลิซึมสามารถเกิดขึ้นผ่านสองเส้นทาง คือ แบบใช้ออกซิเจน (Aerobic metabolism) และแบบไม่ใช้ออกซิเจน (Anaerobic metabolism) ซึ่งขึ้นอยู่กับความเพียงพอของออกซิเจน โดยแบบใช้ออกซิเจนให้จำนวนพลังงาน (ATP) มากกว่าแบบไม่ใช้ออกซิเจนมาก จึงทำให้เป็นแบบที่นิยมมากที่สุดสำหรับสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังส่วนใหญ่ ที่ผ่านมามีการรายงานว่าการเปลี่ยนแปลงของสมดุลพีเอชภายในและภายนอกเซลล์ จากปรากฏการณ์ทะเลกรดสามารถชักนำให้สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังมีเมแทบอลิซึมที่ลดลง ซึ่งการพบว่าสัตว์ทะเลที่เผชิญกับสภาวะทะเลกรดนั้นมีเมแทบอลิซึมที่ลดลง เกิดจากสัตว์มีเมแทบอลิซึมแบบใช้ออกซิเจนที่ลดลงทั้งสภาวะที่อัตราเมแทบอลิซึมอยู่ในระดับพื้นฐานและอยู่ในระดับสูง (Figure 3) เห็นได้จากการลดลงของอัตราการใช้ออกซิเจน เช่น ในหอยฝาเดียว *Littorina littorea* [54] หอยลาย *Ruditapes decussatus* [55] หอยแมลงภู่มะพร้าว *Mytilus galloprovincialis*, *M. chilensis*, *M. coruscus* [39, 56-57] หอยเชลล์ *Pecten maximus* [58]

หอยหลอด *Sinonovacula constricta* [59] หอยแครง *Tegillarca granosa* [42] หมึกกล้วย *Dosidicus gigas* [60] ปู *Petrolisthes cinctipes* [61] ดาวเปราะ *Amphiura filiformis* [62] ซึ่งมีสาเหตุมาจาก (Figure 3) (1) การลดลงของค่าพีเอชของเลือดที่ทำให้ความสามารถในการจับออกซิเจนของฮีโมโกลบินหรือฮีโมไซยานินลดลง สถานการณ์ดังกล่าวนอกจากความเป็นไปได้ที่จะส่งผลให้ออกซิเจนที่หายใจผ่านเข้ามาทางเหงือกถูกจับได้น้อย ยังทำให้กระบวนการขนส่งไม่มีประสิทธิภาพ ซึ่งทำให้ออกซิเจนที่จะใช้ในกระบวนการเมแทบอลิซึมลดลง [7, 33, 63] ดังที่ประสิทธิภาพการจับออกซิเจนในหมึก *Illex illecebrosus* ลดลงได้ถึง 50% เมื่อค่าพีเอชของเลือดลดลงเพียง 0.25 หน่วย [50] (2) การลดลงของการหมุนเวียนเลือด เห็นได้จากอัตราการเต้นของหัวใจ (Heart rate) ในสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่เผชิญกับปรากฏการณ์ทะเลกรดลดลง เช่น ในหอยฝาเดียว *Littorina obtusata* [64] ปูแมงมุม *Hyas araneus* และปู *Petrolisthes cinctipes* [65-66] ซึ่งอัตราการเต้นของหัวใจที่ลดลง อาจเกิดจากการที่สัตว์มีการดึงพลังงานสำหรับการเต้นของหัวใจไปใช้ในการแก้ปัญหาสถานะเลือดเป็นกรด หรือเกิดจากการที่กล้ามเนื้อหัวใจเกิดความผิดปกติของการหดตัว จากผลกระทบของการที่เซลล์หัวใจได้รับความเสียหาย [65] ด้วยผลพวงของปรากฏการณ์ทะเลกรดที่ทำให้เซลล์ของสัตว์ทะเลได้รับออกซิเจนลดลงดังที่กล่าวทั้งหมดข้างต้น จึงทำให้สัตว์ทะเลสร้างพลังงานจากเมแทบอลิซึมแบบใช้ออกซิเจนได้ยากขึ้น สัตว์ทะเลจึงหันมาสร้างพลังงานจากเมแทบอลิซึมแบบไม่ใช้ออกซิเจนเพิ่มขึ้น (Figure 3) เห็นได้จากพบการทำงานของเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับเมแทบอลิซึมแบบไม่ใช้ออกซิเจนสูงกว่าเอนไซม์ที่เกี่ยวข้องกับเมแทบอลิซึมแบบใช้ออกซิเจน [47, 67-68] และสอดคล้องกับการพบระดับของ Lactate และ Succinate ที่เป็นผลจากเมแทบอลิซึมแบบไม่ใช้ออกซิเจนสูงขึ้น [37, 54, 69-70] อย่างไรก็ตาม ระดับพลังงานที่ได้ของเมแทบอลิซึมแบบไม่ใช้ออกซิเจนยังต่ำกว่าเมแทบอลิซึมแบบใช้ออกซิเจนมาก [71]

ตามปกติแล้วสารตั้งต้นที่ใช้ในกระบวนการแคแทบอลิซึมของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังมีด้วยกันหลายตัว ได้แก่ คาร์โบไฮเดรต ไขมัน และโปรตีน โดยส่วนใหญ่สัตว์จะใช้คาร์โบไฮเดรตและไขมันเป็นสารตั้งต้นหลักของกระบวนการ ทำให้อัตราส่วนระหว่างออกซิเจนและไนโตรเจน (O:N ratios) มีค่าสูง ซึ่งอาจสูงได้มากกว่า 30 ทั้งนี้เพราะไนโตรเจน (ในรูปแอมโมเนีย) ที่เป็นผลผลิตของโปรตีนแคแทบอลิซึมน้อยกว่าออกซิเจนที่ถูกใช้ สำหรับเมแทบอลิซึม ส่วนการใช้โปรตีนเป็นสารตั้งต้นของกระบวนการแคแทบอลิซึม จะทำให้อัตราส่วนระหว่างออกซิเจนและไนโตรเจนลดต่ำลงมา [57] เพราะไนโตรเจน (ในรูปแอมโมเนีย) ที่เป็นผลผลิตของโปรตีนแคแทบอลิซึมมีมากขึ้น ในสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่เผชิญกับปรากฏการณ์ทะเลกรดนั้นมีการใช้โปรตีนเป็นสารตั้งต้นของกระบวนการแคแทบอลิซึมมากขึ้น เห็นได้จากอัตราส่วนระหว่างออกซิเจนและไนโตรเจนต่ำกว่ากลุ่มควบคุมอย่างมีนัยสำคัญในหอยสองฝา *Mytilus galloprovincialis*, *Ruditapes decussatus*, *Spisula solidissima*, *Tegillarca granosa* [39, 42, 55, 72] ดาวเปราะ *Amphiura filiformis* [62] ตามปกติการเกิดโปรตีนแคแทบอลิซึม จะเริ่มจากการสลายโปรตีนให้เป็นกรดอะมิโน โดยกรดอะมิโนเหล่านี้จะถูกใช้เป็นสารตั้งต้นในกระบวนการแคแทบอลิซึม ซึ่งผลผลิตที่ได้จะออกมาเป็นพลังงาน (ATP) ไบคาร์บอเนตไอออน และแอมโมเนีย [50, 72] ไบคาร์บอเนตไอออนและพลังงานสามารถนำไปช่วยรักษาสมดุลพีเอชของของเหลวในร่างกายได้ ส่วนแอมโมเนียจะถูกขับออกจากร่างกาย ทั้งนี้การเพิ่มขึ้นของการใช้โปรตีนเป็นสารตั้งต้นของกระบวนการ

แคแทบอลิซึม นับได้ว่าเป็นอีกหนึ่งกลยุทธ์ในการรักษาสมดุลของพีเอชของสัตว์บางชนิด [50] แต่ผลพวงของกลยุทธ์นี้อาจทำให้เกิดการลดลงของการสังเคราะห์โปรตีน เนื่องจากเป็นกระบวนการที่ต้องการกรดอะมิโนและพลังงานที่สูง [61] ซึ่งการสังเคราะห์โปรตีนที่ลดลงสามารถนำไปสู่การเจริญเติบโตที่ช้าและการลดลงของการสืบพันธุ์

นอกจากนี้ กลยุทธ์การลดระดับเมแทบอลิซึม (Metabolic suppression) เป็นกลยุทธ์การสงวนพลังงานให้ร่างกายมีการใช้พลังงานที่น้อยลง ระหว่างรอให้สภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมกลับสู่สภาวะปกติ ซึ่งวิธีการนี้ นอกจากนิยมใช้เพื่อให้มีชีวิตอยู่รอดภายใต้สภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมอย่างรุนแรงแบบชั่วคราวของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่อาศัยในเขตน้ำขึ้นน้ำลงหรือเขตที่มีความผันแปรของปัจจัยทางสิ่งแวดล้อมสูงอย่าง ออกซิเจน ความเค็ม อุณหภูมิ ความอุดมสมบูรณ์ของอาหาร เป็นต้น ยังพบการใช้ในสัตว์ที่อยู่ในสภาวะทะเลกรดได้ ซึ่งกลยุทธ์นี้เป็นการลดการทำงานของระบบการทำงานต่าง ๆ ในร่างกายลง ผ่านการทำงานของอะดีโนซีน ซึ่งเป็นสารที่ควบคุมการทำงานของระบบประสาท (Neuromodulator) และกลไกของระบบประสาทส่วนกลาง [50, 73-74] ทว่าด้วยปรากฏการณ์ทะเลกรดนั้นกินระยะเวลาที่ยาวนาน สัตว์ที่เลือกใช้กลยุทธ์นี้จึงอาจตายในท้ายที่สุด

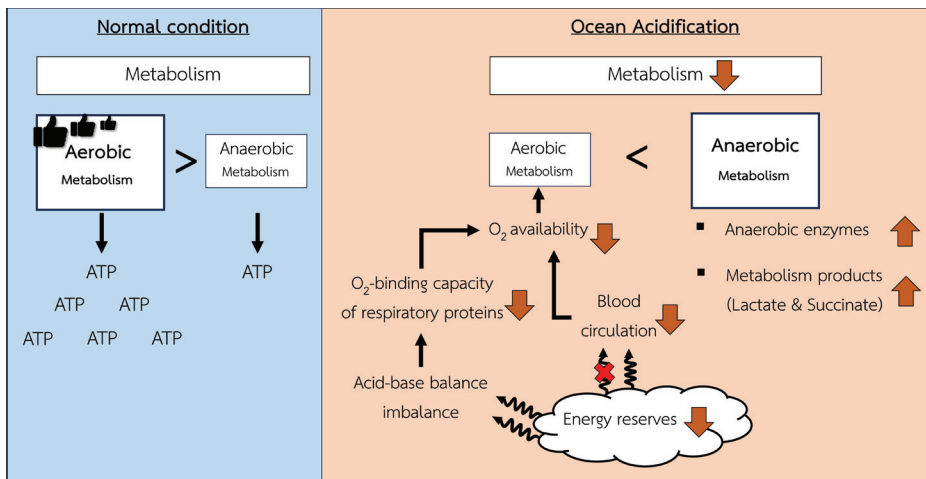


Figure 3 Comparison of marine invertebrate metabolism under normal conditions and ocean acidification

**ปริมาณพลังงานที่มีในร่างกาย (Energy budget) และการจัดสรรพลังงาน (Energy allocation)**

พลังงานนอกจากเป็นสิ่งจำเป็นสำหรับสิ่งมีชีวิตทุกชนิด ยังเป็นส่วนสำคัญในขับเคลื่อนสรีรวิทยาต่าง ๆ ของร่างกาย พลังงานที่สัตว์ได้รับจากอาหารและการจัดสรรพลังงานอย่างมีประสิทธิภาพจะทำให้สัตว์มีสุขภาพที่แข็งแรง เจริญเติบโตและสืบพันธุ์ได้ดี พลังงานที่สัตว์ได้รับและการจัดสรรพลังงานแสดงได้ในรูปสมการดังนี้

$$I \text{ (Ingestion)} = A \text{ (Assimilation)} + E \text{ (Egestion)} \tag{1}$$

$$A \text{ (Assimilation)} = R \text{ (Respiration)} + P \text{ (Production)} + U \text{ (Excretion)} \tag{2}$$



โดยทั่วไปเมื่อสัตว์ได้รับอาหาร (I) อาหารจะถูกย่อยให้มีขนาดโมเลกุลเล็กและถูกดูดซึมเข้าสู่ร่างกาย (A) เป็นพลังงานที่ร่างกายนำไปใช้ได้ ส่วนอาหารที่ย่อยไม่ได้จะถูกขับออกจากร่างกาย (E) (สมการที่ 1) ซึ่งพลังงานทั้งหมดที่สัตว์ได้รับจากการดูดซึม (A; สมการที่ 2) จะถูกจัดสรรสำหรับการทำงานทางสรีรวิทยาขั้นพื้นฐานในด้านต่าง ๆ ได้แก่ 1) พลังงานสำหรับกระบวนการหายใจ (R) 2) พลังงานสำหรับการเติบโตและการสืบพันธุ์ (P) 3) พลังงานเพื่อการกำจัดของเสียหรือสารที่เป็นพิษออกจากร่างกาย (U) (Figure 4) ซึ่งการกลับสมการจะทำให้ทราบถึงที่มาของปริมาณพลังงานที่ใช้ในกระบวนการนั้น ๆ เช่น  $P = A - (R + U)$  ทั้งนี้พลังงานที่ใช้ในกระบวนการทำงานทางสรีรวิทยาขั้นพื้นฐานในด้านต่าง ๆ จะขึ้นอยู่กับ 1) ปริมาณพลังงานที่มีในร่างกาย ซึ่งที่ผ่านมามีพบว่า พลังงานเหลือน้อยลงเมื่อสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังเผชิญกับปรากฏการณ์ทะเลกรด โดยอาจเป็นผลจากการที่สัตว์มีการกินน้อยลง (Figure 4) ดังที่หอยฝาเดียว *Austrocochlea concamerata* มีพลังงานในร่างกายลดลงควบคู่ไปกับการลดลงของอัตราการกินอาหาร [75] หรือมาจากการลดลงของประสิทธิภาพการย่อยและการดูดซึม (Figure 4) ดังจะกล่าวถัดไปในหัวข้อผลกระทบต่อการย่อยอาหาร 2) กระบวนการจัดสรรพลังงาน ปรากฏการณ์ทะเลกรดทำให้สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังมีพลังงานในร่างกายลดลง จึงส่งผลให้สัตว์จัดสรรพลังงานให้ด้านต่าง ๆ ลดลง (Figure 4) เช่น การลดลงของอัตราการหายใจในหอยฝาเดียว *Littorina littorea* [54, 76] หอยลาย *Ruditapes decussatus*, *R. philippinarum* [53, 55] หอยแครง *Tegillarca granosa* [42] การขับแอมโมเนียที่ลดลงในหอยเชลล์ *Chlamys nobilis* หอยแมลงภู่ *Mytilus chilensis*, *M. coruscus*, *Perna viridis* หอยมุก *Pinctada fucata* [56-57, 77] หอยหลอด *Sinonovacula constricta* [59] และการทำงานของกล้ามเนื้อหัวใจและกล้ามเนื้อเท้าที่ลดลงในหอยฝาเดียว *L. obtusata* [64] หอยสองฝา *S. constricta* [59] และปู *Hyas araneus*, *Petrolisthes cinctipes* [65-66] เป็นต้น สอดคล้องกับที่พบการลดลงของระดับ ATP ในกล้ามเนื้อเท้าและในแมนเทิลของหอยฝาเดียว *L. littorea* หอยเชลล์ *Patinopecten yessoensis* หอยนางรม *Crassostrea gigas* ที่เผชิญกับทะเลกรด [37, 47, 54] การที่กล้ามเนื้อทำงานน้อยลงอาจส่งผลให้ การออกค่า การกินอาหาร ลดต่ำลงไปด้วย [65] อีกทั้งยังพบว่า พลังงานสำหรับใช้ในการเจริญเติบโตของร่างกาย (ค่าขอบเขตการเติบโต) ลดต่ำลง [53, 72, 78-79] และพลังงานสำหรับใช้ในการสืบพันธุ์ก็ลดลง ดังที่พบการเคลื่อนที่ของอสุจิลดลง ทั้งในปะการัง *Acropora digitifera* [80] หอยแครง *T. granosa* [81] หอยแมลงภู่ *M. galloprovincialis* [82] และหอยนางรม *C. gigas* [83] ประสิทธิภาพการป้องกันการผสมของอสุจิมากกว่า 1 ตัวของเซลล์ไข่หอยแครง *T. granosa* ลดลง [84] การลดลงของจำนวนไข่และจำนวนตัวที่วางไข่ใน Pteropod; *Limacina helicina antarctica* [85] หอยสองฝา *R. philippinarum*, *Musculista senhousia* [53, 79] หมึก *Idiosepius pygmaeus* [86] ซึ่งการลดลงของความสามารถในการสืบพันธุ์อาจจะส่งผลกระทบต่อระดับประชากรและระบบนิเวศได้

เมื่อปรากฏการณ์ทะเลกรดทำให้สัตว์มีพลังงานจำกัดจึงต้องมีการจัดสรรพลังงานให้กับเรื่องที่สำคัญที่สุดก่อน ซึ่งการจัดสรรพลังงานจะมีความแตกต่างกันออกไปในสัตว์แต่ละชนิด ส่วนใหญ่พบว่าหอยหลายชนิดจัดสรรพลังงานให้กับการสร้างเปลือกเพื่อทดแทนการสลายตัวของเปลือกจากทะเลกรด เช่น หอยหมวกเจ๊ก *Crepidula fornicata* หอยตาวิ้ว *Subnina undulata* และหอยแมลงภู่ *Mytilus edulis*



ดั่งที่พบอัตราการสร้างเปลือกเพิ่มสูงขึ้น [87-89] แต่สัตว์บางชนิด เช่น หอยหนาม *Hexaplex trunculus* พบมวลของร่างกายเพิ่มขึ้น ในขณะที่ปล่อยให้เปลือกสลายไปจนเปลือกบางลงกว่าปกติ [90] ส่วนหอยกะพง *Musculista senhousia* ลดอัตราการเจริญเติบโตของร่างกาย เพื่อทุ่มเทพลังงานให้กับการสืบพันธุ์ ดังบ่งชี้ได้จากการพบไขขนาดที่ใหญ่ขึ้น แต่ความยาวเปลือกและพลังงานสำหรับใช้ในการเจริญเติบโตของร่างกายมีน้อยกว่าปกติ [79] และดาวเปราะ *Amphiura filiformis* มีการทุ่มเทพลังงานให้กับการซ่อมแซมเนื้อเยื่อจากการพบแขนที่ถูกตัดขาดมีการงอกยาวขึ้นและมีโครงสร้างหินปูนที่แข็งแรงมากกว่าเดิม แต่มวลกล้ามเนื้อกลับลดลง [91] ซึ่งตัวอย่างการตอบสนองเหล่านี้เป็นการสะท้อนให้เห็นถึงจากการจัดสรรพลังงานที่เปลี่ยนแปลงไปในสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่เผชิญปรากฏการณ์ทะเลกรด ซึ่งอาจเป็นกลยุทธ์การรับมือกับปรากฏการณ์ทะเลกรด เพื่อให้ตัวเองอยู่รอดได้นานขึ้น หรือแพร่พันธุ์ให้ยังคงดำรงเผ่าพันธุ์ต่อไปได้ภายใต้สภาวะกีดกันของทะเลกรด

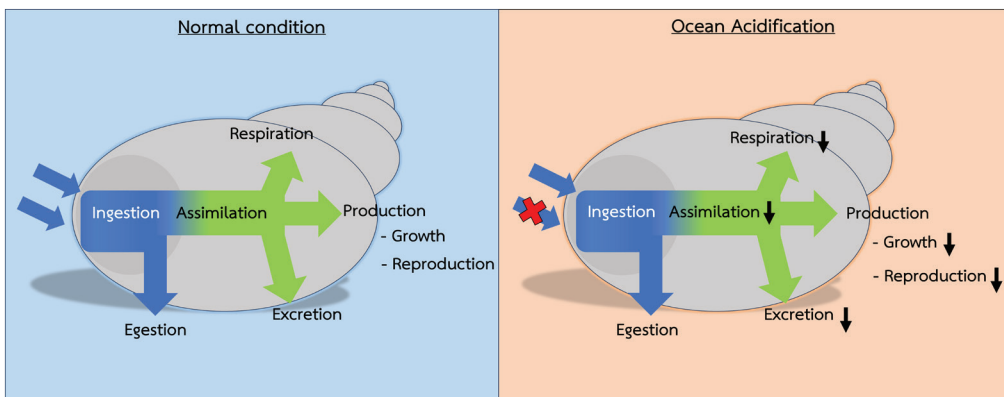


Figure 4 Energy budget of marine invertebrates as affected by ocean acidification

## การย่อยอาหาร (Digestion)

ระบบย่อยอาหารมีบทบาทสำคัญในการย่อยและการดูดซึมสารอาหารเพื่อเป็นแหล่งพลังงานของร่างกาย การมีประสิทธิภาพการย่อยอาหารที่ดีจึงนับเป็นอีกหนึ่งในปัจจุบันที่สำคัญในการนำพาให้สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังได้รับสารอาหารที่ต้องการจากอาหารที่กินเข้าไปอย่างเต็มที่ ทว่าที่ผ่านมาได้มีการรายงานว่าปรากฏการณ์ทะเลกรดอาจทำให้สัตว์ทะเลมีประสิทธิภาพของการย่อยอาหารที่ลดลง (Figure 5) ผ่านช่องทาง (1) การทำงานของเอนไซม์ย่อยอาหารต่าง ๆ ลดลง ได้แก่ Protease, Lipase, Amylase, Trypsin และ Trehalase ในต่อมย่อยอาหาร (Digestive gland) [92-93] Protease ในกระเพาะอาหาร [94] และ Cellulase Lipase Trypsin Amylase ในลำไส้ [68, 95] ซึ่งการที่เอนไซม์ทำงานลดลงอาจเป็นผลมาจากค่าพีเอชในอวัยวะที่เกี่ยวข้องกับการย่อยอาหารลดลง เพราะการทำงานของเอนไซม์จะขึ้นอยู่กับค่าพีเอช [96] ดั่งที่เม่นทะเล *Strongylocentrotus droebachiensis* มีการทำงานของเอนไซม์ลดลงควบคู่ไปกับการลดของค่าพีเอชในกระเพาะอาหาร [94] (2) ความเสียหายของเนื้อเยื่ออวัยวะย่อยอาหาร (Figure 5) เช่น ในต่อมย่อยอาหาร [93, 97-98] และการอักเสบของลำไส้ [68, 95] ซึ่งเหตุการณ์นี้อาจเป็นผลพวงมาจากการที่ภายในอวัยวะ

ย่อยอาหารมีความเป็นกรดมากขึ้น [94, 96] นอกจากนี้ ความเสียหายของเนื้อเยื่อและการอักเสบอาจนำไปสู่การหลั่งและการไหลของน้ำย่อยที่ลดลง [93]

สัตว์ที่มีความสามารถในการดูดซึมสารอาหารที่สูงจะทำให้ร่างกายได้รับพลังงานอย่างเพียงพอที่ผ่านมาพบการลดลงของอัตราการดูดซึมสารอาหารในสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ภายใต้สภาวะปรากฏการณ์ทะเลกรด [56] ซึ่งอาจเกิดจากการลดลงของประสิทธิภาพการย่อยอาหาร หรือการอักเสบของเนื้อเยื่อที่ทำหน้าที่ดูดซึมสารอาหาร [68, 95] ส่งผลให้สัตว์ได้รับพลังงานในดำรงชีวิตและการเจริญเติบโต ตลอดจนการสืบพันธุ์ของสัตว์ลดลง การลดลงของการทำงานในระบบย่อยอาหาร ยังอาจเป็นอีกหนึ่งสาเหตุที่ทำให้สัตว์ทะเลมีการกินอาหารที่ลดลงขณะที่เผชิญกับปรากฏการณ์ทะเลกรด [68] ซึ่งสอดคล้องกับที่พบการลดลงของอัตราการกรองกินอาหาร (Clearance rate) ของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ในสภาวะที่น้ำทะเลเป็นกรด [42, 53, 55-57, 72, 77]

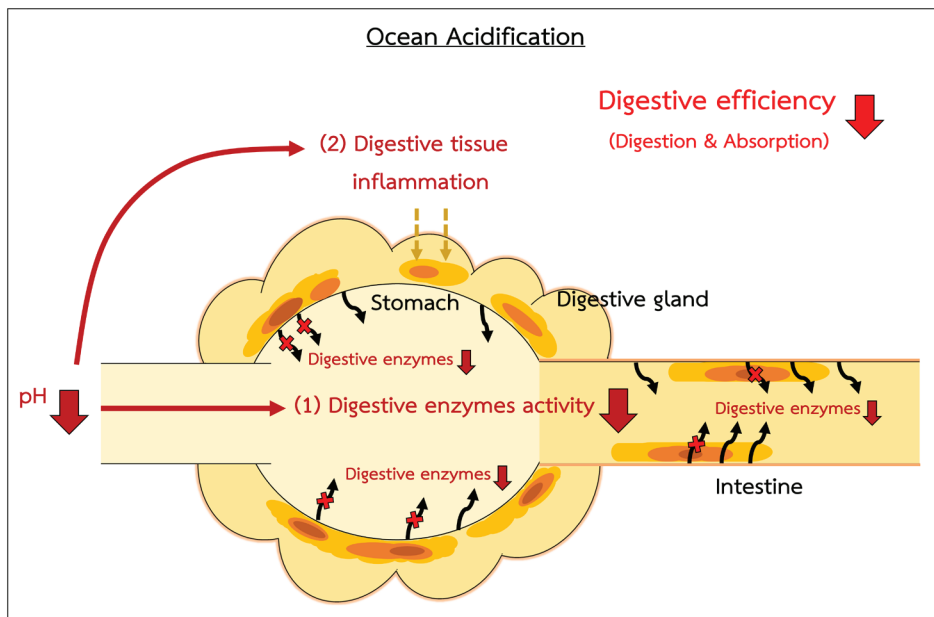


Figure 5 Impact of ocean acidification on digestive systems of marine invertebrates

### การสร้างโครงสร้างของร่างกายที่เป็นหินปูน (Calcification)

กระบวนการสร้างหินปูน (Calcification) เป็นกระบวนการที่สำคัญต่อสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่ใช้แคลเซียมและคาร์บอเนตในการสร้างโครงสร้างแข็งของร่างกาย เช่น เปลือกของหอย และโครงสร้างหินปูนของปะการัง เป็นต้น ซึ่งโครงสร้างเหล่านี้มีความสำคัญต่อการอยู่รอดของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังเหล่านี้เป็นอย่างมาก เพราะนอกจากจะทำหน้าที่ในการป้องกันอันตราย ยังมีบทบาทสำคัญอีกหลายประการ เช่น การคงรูปร่าง และการยึดเกาะกับพื้นผิว เป็นต้น ทั้งนี้กระบวนการสร้างหินปูนเป็นกระบวนการที่แคลเซียมไอออน ( $\text{Ca}^{2+}$ ) และคาร์บอเนตไอออน ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) รวมกันเกิดเป็นแคลเซียมคาร์บอเนต ( $\text{CaCO}_3$ ) (Figure 6) ตามปกติ

แคลเซียมไอออนและคาร์บอเนตไอออน เป็นไอออนที่พบได้ทั่วไปในน้ำทะเลอยู่แล้ว แต่ไฮโดรเจนไอออนที่เพิ่มสูงขึ้นจากปรากฏการณ์ทะเลกรด เข้าจับคาร์บอเนตไอออน ทำให้เกิดการลดลงของปริมาณคาร์บอเนตไอออนในน้ำทะเล [25] ซึ่งปริมาณคาร์บอเนตไอออนที่ลดลง นอกจากจะหมายถึงการลดลงของปริมาณสารตั้งต้นของการสร้างหินปูน (คาร์บอเนตไอออน) ยังเป็นผลพวงที่นำไปสู่การลดลงของสถานะการอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนต ( $\text{CaCO}_3$  saturation state;  $\Omega$ ) ในน้ำทะเล [1] (Figure 6) โดยสถานะการอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนต คำนวณได้จากสมการดังต่อไปนี้ [2]

$$\Omega \text{ CaCO}_3 = [\text{Ca}^{2+}] [\text{CO}_3^{2-}] / K'_{sp}$$

$$K'_{sp} = [\text{Ca}^{2+}] \times [\text{CO}_3^{2-}]$$

โดยที่  $\Omega \text{ CaCO}_3$  คือ สถานะการอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนต

$[\text{Ca}^{2+}]$  คือ ความเข้มข้นของแคลเซียมไอออน

$[\text{CO}_3^{2-}]$  คือ ความเข้มข้นของคาร์บอเนตไอออน

$K'_{sp}$  (Solubility Product Constant) คือ ค่าคงที่สมดุลของการละลาย

สถานการณ์อิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตที่สูงในน้ำทะเล จะทำให้สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่มีโครงสร้างหินปูนมีการสร้างโครงสร้างสูงไปด้วย เพราะอัตราการสร้างแคลเซียมคาร์บอเนตจะขึ้นอยู่กับสถานะความอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตในน้ำทะเล [1] ฉะนั้นจากผลของปรากฏการณ์ทะเลกรดที่ทำให้เกิดการลดลงของปริมาณคาร์บอเนตไอออน (ขาดวัตถุดิบในการสร้าง) และการลดลงของสถานะการอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตในน้ำทะเล (สภาวะที่ไม่เอื้ออำนวยต่อการก่อตัวของหินปูน) จึงอาจเป็นสาเหตุที่ทำให้เกิดการลดลงของการสร้างหินปูนในสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่เผชิญกับปรากฏการณ์ทะเลกรด (Figure 6) ดังบ่งชี้ได้จากรายงานการลดลงของอัตราการสร้างหินปูน (Calcification rate) ของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่อยู่ในน้ำทะเลที่เกิดปรากฏการณ์ทะเลกรด เช่น Foraminiferan [99] Pteropod [100] ปะการัง [101-102] หอยฝาเดียว-สองฝา [42, 89, 102-106] และปู [107] เป็นต้น ซึ่งการลดลงของอัตราการสร้างหินปูน จะเป็นผลให้มีการสร้างโครงสร้างหินปูนได้น้อยลง ดังที่พบการสร้างเปลือกได้น้อยในกลุ่ม Foraminiferan หอยฝาเดียว และหอยสองฝาที่อยู่ในน้ำทะเลที่สถานะความอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตลดลง [99, 108-110] สถานการณ์นี้จะส่งผลเสียต่อความสมบูรณ์แข็งแรงของเปลือก และทำให้สัตว์มีความเสี่ยงต่อการอยู่รอด

ทั้งนี้การลดลงของสถานะการอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตในน้ำทะเล นอกจากทำให้อัตราการสร้างหินปูนลดลงแล้ว ยังทำให้โครงสร้างหินปูนที่มีอยู่เกิดการละลาย (Dissolution) ได้ด้วย เพราะอัตราการสลายตัวของหินปูนจะขึ้นอยู่กับสถานะความอิ่มตัวของแคลเซียมคาร์บอเนตในน้ำทะเลเช่นกัน (Figure 6) [1] โดยสถานะความอิ่มตัวน้อยลง อัตราการสลายตัวของหินปูนจะเพิ่มมากขึ้น ซึ่งสอดคล้องกับรายงานที่พบการเพิ่มขึ้นของอัตราการละลายของโครงสร้างหินปูนใน Foraminiferan *Haynesina germanica* [111]

Pteropod *Clio pyramidata*, *Limacina retroversa* [29, 112] ปะการัง *Montipora* spp. [113] หอยฝาเดี่ยว *Nucella lamellose*, *N. concinna*, *Phorcus sauciatu*s [114-116] หอยสองฝา *Crassostrea virginica*, *Laternula elliptica*, *Mytilus edulis*, *Pinctada fucata*, *Yoldia eightsi* [115, 117-119] และปู *Metacarcinus magister* [120] ที่อยู่ภายใต้ น้ำทะเลที่มีการลดลงของสถานะอ็อกซิเจนของแคลเซียมคาร์บอเนตจากปรากฏการณ์ทะเลกรด จากผลกระทบข้างต้น สัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังที่มีโครงสร้างหินปูนจึงอาจได้รับผลกระทบในด้านการเจริญเติบโตและการอยู่รอดมากกว่าสัตว์ที่ไม่มีการสร้างหินปูน

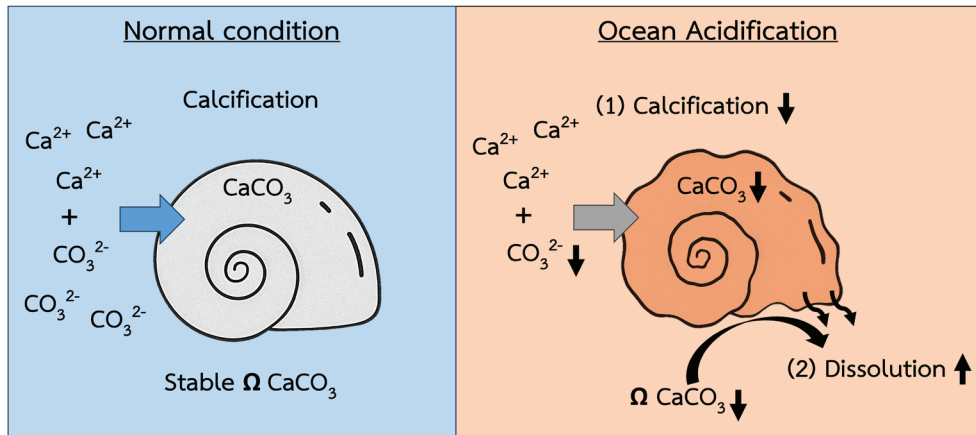


Figure 6 Calcium carbonate formation of marine invertebrates under normal ocean conditions and ocean acidification

## Conclusion

จากการรวบรวมการศึกษาผลกระทบของปรากฏการณ์ทะเลกรดที่มีต่อสรีรวิทยาของสัตว์ทะเลไม่มีกระดูกสันหลังในด้านการรักษาสมดุลของพีเอชในร่างกาย เมแทบอลิซึม ปริมาณพลังงานที่มีในร่างกาย การจัดสรรพลังงาน (Energy allocation) การย่อยอาหาร และการสร้างโครงสร้างของร่างกายที่เป็นหินปูน ผลที่ได้บ่งชี้ได้อย่างชัดเจนว่า ปรากฏการณ์ทะเลกรดทำให้เกิดผลกระทบทางลบต่อสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง ซึ่งสอดคล้องกันในทุกกระบวนการทำงานทางสรีรวิทยาที่ถูกพิจารณา โดยผลกระทบเหล่านี้นอกจากจะนำไปสู่ผลกระทบต่อสุขภาพของสัตว์ในแต่ละตัว สถานการณ์ค่าพีเอชค่าของน้ำทะเลที่ลดลงอาจส่งผลกระทบต่อสิ่งมีชีวิตในระดับประชากร ตลอดจนระบบนิเวศในที่สุด ซึ่งจะส่งผลต่อการใช้ประโยชน์จากทรัพยากรทางทะเลโดยมนุษย์ ทั้งนี้เราสามารถมีส่วนร่วมในการลดผลกระทบเหล่านี้ โดยการช่วยกันเปิดเผยถึงผลกระทบของปรากฏการณ์ทะเลกรดในทุกด้าน เพื่อให้ทุกคนตระหนักถึงผลร้ายของการปล่อยแก๊สคาร์บอนไดออกไซด์เพิ่มมากขึ้น เพราะนอกจากผลกระทบจากปรากฏการณ์ทะเลกรด สัตว์ทะเลยังต้องเผชิญกับผลกระทบของการเปลี่ยนแปลงสิ่งแวดล้อมทางทะเลอีกหลายอย่างไปพร้อมกัน เช่น การที่น้ำทะเลมีการเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิ การลดลงของปริมาณออกซิเจน การลดลงของความเค็ม (น้ำแข็งขั้วโลกละลาย) และการลดลงของความอุดมสมบูรณ์ของอาหาร ตลอดจนผลกระทบจากสารมลพิษต่าง ๆ ที่ปนเปื้อนมากขึ้นในน้ำทะเลของมหาสมุทร

ซึ่งทั้งหมดอาจจะมีทั้งความรุนแรงเมื่อสัตว์ทะเลเผชิญความเครียดเหล่านี้ร่วมกับปรากฏการณ์ทะเลกรด

## References

1. Doney, S.C., Fabry, V.J., Feely, R.A. and Kleypas, J.A., 2009, "Ocean Acidification: The Other CO<sub>2</sub> Problem," *Annual Review of Marine Science*, 1 (1), pp. 169-192.
2. Feely, R., Doney, S. and Cooley, S., 2009, "Ocean Acidification: Present Conditions and Future Changes in a High-CO<sub>2</sub> World," *Oceanography*, 22 (4), pp. 36-47.
3. Alcaraz-Rocha, P., Puig-Fàbregas, J., Garrido, J.L. and Sobrino, C., 2023, "Ocean Acidification Affects Pigment Concentration and Photoprotection of Marine Phytoplankton," *Limnology and Oceanography*, 68 (4), pp. 831-844.
4. Andrew, S.M., Strzepek, R.F., Branson, O. and Ellwood, M.J., 2022, "Ocean Acidification Reduces the Growth of Two Southern Ocean Phytoplankton," *Marine Ecology Progress Series*, 682, pp. 51-64.
5. Hammill, E., Johnson, E., Atwood, T.B., Harianto, J., Hinchliffe, C., Calosi, P. and Byrne, M., 2018, "Ocean Acidification Alters Zooplankton Communities and Increases Top-Down Pressure of a Cubozoan Predator," *Global Change Biology*, 24 (1), pp. 128-138.
6. Wang, M., Jeong, C.B., Lee, Y.H. and Lee, J.S., 2018, "Effects of Ocean Acidification on Copepods," *Aquatic Toxicology*, 196, pp. 17-24.
7. Melzner, F., Mark, F.C., Seibel, B.A. and Tomanek, L., 2020, "Ocean Acidification and Coastal Marine Invertebrates: Tracking CO<sub>2</sub> Effects from Seawater to the Cell," *Annual Review of Marine Science*, 12 (1), pp. 499-523.
8. Shi, Y. and Li, Y., 2023, "Impacts of Ocean Acidification on Physiology and Ecology of Marine Invertebrates: A Comprehensive Review," *Aquatic Ecology*, 58 (1), pp. 1-20.
9. Esbaugh, A.J., 2018, "Physiological Implications of Ocean Acidification for Marine Fish: Emerging Patterns and New Insights," *Journal of Comparative Physiology B*, 188 (1), pp. 1-13.
10. Heuer, R.M. and Grosell, M., 2014, "Physiological Impacts of Elevated Carbon Dioxide and Ocean Acidification on Fish," *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 307 (9), pp. 1061-1084.
11. Brewer, P. and Hester, K., 2009, "Ocean Acidification and the Increasing Transparency of the Ocean to Low-Frequency Sound," *Oceanography*, 22 (4), pp. 86-93.

12. Sehgal, A., Tumar, I. and Schönwälder, J., 2010, "Effects of Climate Change and Anthropogenic Ocean Acidification on Underwater Acoustic Communications," *Proceedings of Oceans'10 IEEE Conference*, Sydney, Australia, pp. 1-6
13. Chen, E.Y.S., 2021, "Often Overlooked: Understanding and Meeting the Current Challenges of Marine Invertebrate Conservation," *Frontiers in Marine Science*, 8, pp. 1-20.
14. Brauner, C., Shartau, R., Damsgaard, C., Esbaugh, A., Wilson, R. and Grosell, M., 2019, "Acid-Base Physiology and CO<sub>2</sub> Homeostasis: Regulation and Compensation in Response to Elevated Environmental CO<sub>2</sub>," *Fish Physiology*, 37, pp. 69-132.
15. Heinrich, D.D.U., Rummer, J.L., Morash, A.J., Watson, S.-A., Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R. and Munday, P.L., 2014, "A Product of Its Environment: The Epaulette Shark (*Hemiscyllium ocellatum*) Exhibits Physiological Tolerance to Elevated Environmental CO<sub>2</sub>," *Conservation Physiology*, 2 (1), pp. 1-12.
16. Munday, P.L., Donelson, J.M., Dixon, D.L. and Endo, G.G., 2009, "Effects of Ocean Acidification on the Early Life History of a Tropical Marine Fish," *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276 (1671), pp. 3275–3283.
17. Sundin, J., Amcoff, M., Mateos-González, F., Raby, G.D. and Clark, T.D., 2019, "Long-Term Acclimation to near-Future Ocean Acidification Has Negligible Effects on Energetic Attributes in a Juvenile Coral Reef Fish," *Oecologia*, 190 (3), pp. 689-702.
18. Hydrographic Department, 2012, *Maritime Law Handbook for Military Oceanographers*, Royal Thai Navy, Bangkok, 118 p. (In Thai)
19. Marine Knowledge Management Subcommittee, 2019, *Sea and Ocean and Maritime National Interests*, Office of the National Security Council, Bangkok, 152 p. (In Thai)
20. Marine and Coastal Resources Research and Development Institute, 2021, *The Acidity of Seawater in Thailand's Maritime Zones*, Born To Be Publishing Company Limited, Samut Sakhon, 83 p. (In Thai)
21. Viyakarn, V., Lalitpattarakit, W., Chinfak, N., Jandang, S., Kuanui, P., Khokiattiwong, S. and Chavanich, S., 2015, "Effect of Lower pH on Settlement and Development of Coral, *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758)," *Ocean Science Journal*, 50 (2), pp. 475-480.
22. Kaewsrihaw, R., Prathep, A., Darakrai, A. and Beer, S., 2016, "Photosynthesis and Calcification in Two *Halimeda* Species from Phuket, Thailand," *Botanica Marina*, 59 (2-3), pp. 187-192.
23. Sabine, C.L., Feely, R.A., Gruber, N., Key, R.M., Lee, K., Bullister, J.L., Wanninkhof, R.,



- Wong, C.S., Wallace, D.W., Tilbrook, B., Millero, F.J., Peng, T.H., Kozyr, A., Ono, T. and Rios, A.F., 2004, "The Oceanic Sink for Anthropogenic CO<sub>2</sub>," *Science*, 305 (5682), pp. 367-371.
24. Sabine, C.L. and Tanhua, T., 2010, "Estimation of Anthropogenic CO<sub>2</sub> Inventories in the Ocean," *Annual review of marine science*, 2 (1), pp. 175-198.
  25. Martins Medeiros, I.P. and Souza, M.M., 2023, "Acid Times in Physiology: A Systematic Review of the Effects of Ocean Acidification on Calcifying Invertebrates," *Environmental Research*, 231, p. 116019.
  26. Garcia-Soto, C., Cheng, L., Caesar, L., Schmidtko, S., Jewett, E.B., Cheripka, A., Rigor, I., Caballero, A., Chiba, S., Báez, J.C., Zielinski, T. and Abraham, J.P., 2021, "An Overview of Ocean Climate Change Indicators: Sea Surface Temperature, Ocean Heat Content, Ocean pH, Dissolved Oxygen Concentration, Arctic Sea Ice Extent, Thickness and Volume, Sea Level and Strength of the Amoc (Atlantic Meridional Overturning Circulation)," *Frontiers in Marine Science*, 8, pp. 1-24.
  27. Caldeira, K. and Wickett, M.E., 2003, "Anthropogenic Carbon and Ocean pH," *Nature*, 425 (6956), pp. 365-365.
  28. Caldeira, K. and Wickett, M.E., 2005, "Ocean Model Predictions of Chemistry Changes from Carbon Dioxide Emissions to the Atmosphere and Ocean," *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110 (9), pp. 1-12.
  29. Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R.M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R.G., Plattner, G.K., Rodgers, K.B., Sabine, C.L., Sarmiento, J.L., Schlitzer, R., Slater, R.D., Totterdell, I.J., Weirig, M.F., Yamanaka, Y. and Yool, A., 2005, "Anthropogenic Ocean Acidification over the Twenty-First Century and Its Impact on Calcifying Organisms," *Nature*, 437 (7059), pp. 681–686.
  30. Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014, *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC, Geneva, 151 p.
  31. National Research Council, 2010, *Ocean Acidification: A National Strategy to Meet the Challenges of a Changing Ocean*, The National Academies Press, Washington DC, 200 p.
  32. Ivanina, A.V. and Sokolova, I.M., 2015, "Interactive Effects of Metal Pollution and Ocean Acidification on Physiology of Marine Organisms," *Current Zoology*, 61 (4), pp. 653-668.

33. Seibel, B. and Walsh, P., 2003, "Biological Impacts of Deep-Sea Carbon Dioxide Injection Inferred from Indices of Physiological Performance," *The Journal of Experimental Biology*, 206 (4), pp. 641-650.
34. Auzoux-Bordenave, S., Chevret, S., Badou, A., Martin, S., Di Giglio, S. and Dubois, P., 2021, "Acid–Base Balance in the Hæmolymph of European Abalone (*Haliotis tuberculata*) Exposed to CO<sub>2</sub>-Induced Ocean Acidification," *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 259, pp. 1-9.
35. Gallo, A., Boni, R., Buia, M.C., Monfrecola, V., Esposito, M.C. and Tosti, E., 2019, "Ocean Acidification Impact on Ascidian *Ciona robusta* Spermatozoa: New Evidence for Stress Resilience," *Science of The Total Environment*, 697, pp. 1-12.
36. Gutowska, M.A., Melzner, F., Langenbuch, M., Bock, C., Claireaux, G. and Pörtner, H.O., 2010, "Acid–Base Regulatory Ability of the Cephalopod (*Sepia officinalis*) in Response to Environmental Hypercapnia," *Journal of Comparative Physiology B*, 180 (3), pp. 323-335.
37. Lannig, G., Eilers, S., Pörtner, H.O., Sokolova, I. and Bock, C., 2010, "Impact of Ocean Acidification on Energy Metabolism of Oyster, *Crassostrea gigas* Changes in Metabolic Pathways and Thermal Response," *Marine Drugs*, 8 (8), pp. 2318-2339.
38. Mangan, S., Urbina, M.A., Findlay, H.S., Wilson, R.W. and Lewis, C., 2017, "Fluctuating Seawater pH/pCO<sub>2</sub> Regimes Are More Energetically Expensive Than Static pH/pCO<sub>2</sub> Levels in the Mussel *Mytilus edulis*," *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284 (1865), pp. 1-8.
39. Michaelidis, B., Ouzounis, C., Paleras, A. and Pörtner, H.O., 2005, "Effects of Long-Term Moderate Hypercapnia on Acid-Base Balance and Growth Rate in Marine Mussels *Mytilus galloprovincialis*," *Marine Ecology Progress Series*, 293, pp. 109-118.
40. Pane, E. and Barry, J., 2007, "Extracellular Acid-Base Regulation During Short-Term Hypercapnia Is Effective in a Shallow-Water Crab, but Ineffective in a Deep-Sea Crab," *Marine Ecology Progress Series*, 334, pp. 1-9.
41. Spicer, J.I., Raffo, A. and Widdicombe, S., 2007, "Influence of CO<sub>2</sub>-Related Seawater Acidification on Extracellular Acid–Base Balance in the Velvet Swimming Crab *Necora puber*," *Marine Biology*, 151 (3), pp. 1117-1125.
42. Zhao, X., Shi, W., Han, Y., Liu, S., Guo, C., Fu, W., Chai, X. and Liu, G., 2017, "Ocean Acidification Adversely Influences Metabolism, Extracellular pH and Calcification of an Economically Important Marine Bivalve, *Tegillarca granosa*," *Marine Environmental*

*Research*, 125, pp. 82-89.

43. Zlatkin, R. and Heuer, R., 2019, "Ocean Acidification Affects Acid–Base Physiology and Behaviour in a Model Invertebrate, the California Sea Hare (*Aplysia californica*)," *Royal Society Open Science*, 6 (10), pp. 1-10.
44. Pörtner, H.O., Bock, C. and Reipschläger, A., 2000, "Modulation of the Cost of pH<sub>i</sub> Regulation During Metabolic Depression: A 31p-NMR Study in Invertebrate (*Sipunculus nudus*) Isolated Muscle," *The Journal of Experimental Biology*, 203 (16), pp. 2417-2428.
45. Maus, B., Bock, C. and Pörtner, H.-O., 2018, "Water Bicarbonate Modulates the Response of the Shore Crab *Carcinus maenas* to Ocean Acidification," *Journal of Comparative Physiology B*, 188 (5), pp. 1-16.
46. Khan, F.U., Chen, H., Gu, H., Wang, T., Dupont, S., Kong, H., Shang, Y., Wang, X., Lu, W., Hu, M. and Wang, Y., 2021, "Antioxidant Responses of the Mussel *Mytilus coruscus* Co-Exposed to Ocean Acidification, Hypoxia and Warming," *Marine Pollution Bulletin*, 162, pp. 1-12.
47. Liao, H., Yang, Z., Dou, Z., Sun, F., Kou, S., Zhang, Z., Huang, X. and Bao, Z., 2019, "Impact of Ocean Acidification on the Energy Metabolism and Antioxidant Responses of the Yesso Scallop (*Patinopecten yessoensis*)," *Frontiers in Physiology*, 9, pp. 1-10.
48. Birk, M., McLean, E. and Seibel, B., 2018, "Ocean Acidification Does Not Limit Squid Metabolism via Blood Oxygen Supply," *Journal of Experimental Biology*, 221 (19), pp. 1-11.
49. Gutowska, M., Melzner, F., Pörtner, H.-O. and Meier, K.J.S., 2010, "Cuttlebone Calcification Increases During Exposure to Elevated Seawater pCO<sub>2</sub> in the Cephalopod *Sepia officinalis*," *Marine Biology*, 157, pp. 1653-1663.
50. Pörtner, H.O., Langenbuch, M. and Reipschläger, A., 2004, "Biological Impact of Elevated Ocean CO<sub>2</sub> Concentrations: Lessons from Animal Physiology and Earth History," *Journal of Oceanography*, 60, pp. 705-718.
51. Henry, R.P., Lucu, C., Onken, H. and Weihrauch, D., 2012, "Multiple Functions of the Crustacean Gill: Osmotic/Ionic Regulation, Acid-Base Balance, Ammonia Excretion, and Bioaccumulation of Toxic Metals," *Frontiers in Physiology*, 3, pp. 1-33.
52. Ip, Y., Loong, A., Hiong, K.C., Wong, W., Chew, S., Reddy, K., Sivaloganathan, B. and Ballantyne, J., 2006, "Light Induces an Increase in the pH of and a Decrease in the Ammonia Concentration in the Extrapallial Fluid of the Giant Clam *Tridacna squamosa*,"

*Physiological and Biochemical Zoology*, 79 (3), pp. 656-64.

53. Xu, X., Yang, F., Zhao, L. and Yan, X., 2016, "Seawater Acidification Affects the Physiological Energetics and Spawning Capacity of the Manila Clam *Ruditapes philippinarum* During Gonadal Maturation," *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 196, pp. 20-29.
54. Melatunan, S., Calosi, P., Rundle, S.D., Moody, A.J. and Widdicombe, S., 2011, "Exposure to Elevated Temperature and pCO<sub>2</sub> Reduces Respiration Rate and Energy Status in the Periwinkle *Littorina littorea*," *Physiological and Biochemical Zoology*, 84 (6), pp. 583-594.
55. Fernández-Reiriz, M.-J., Range, P., Alvarez-Salgado, X.A. and Labarta, U., 2011, "Physiological Energetics of Juvenile Clams *Ruditapes decussatus* in a High CO<sub>2</sub> Coastal Ocean," *Marine Ecology Progress Series*, 433, pp. 97-105.
56. Navarro, J.M., Torres, R., Acuña, K., Duarte, C., Manriquez, P.H., Lardies, M., Lagos, N.A., Vargas, C. and Aguilera, V., 2013, "Impact of Medium-Term Exposure to Elevated pCO<sub>2</sub> Levels on the Physiological Energetics of the Mussel *Mytilus chilensis*," *Chemosphere*, 90 (3), pp. 1242-1248.
57. Wang, Y., Li, L., Hu, M. and Lu, W., 2015, "Physiological Energetics of the Thick Shell Mussel *Mytilus coruscus* Exposed to Seawater Acidification and Thermal Stress," *Science of The Total Environment*, 514, pp. 261-272.
58. Schalkhauser, B., Bock, C., Stemmer, K., Brey, T., Pörtner, H.-O. and Lannig, G., 2013, "Impact of Ocean Acidification on Escape Performance of the King Scallop, *Pecten maximus*, from Norway," *Marine Biology*, 160, pp. 1995-2006.
59. Peng, C., Zhao, X., Liu, S., Shi, W., Han, Y., Peng, X., Chai, X. and Liu, G., 2017, "Seawater Carbonate Chemistry and Burrowing Behaviour, Ca<sup>2+</sup>/Mg<sup>2+</sup>-ATPase Activity, Metabolism, and Gene Expression of a Bivalve Species, *Sinonovacula constricta*," *Marine Ecology Progress Series*, 575, pp. 107-117.
60. Rosa, R. and Seibel, B.A., 2008, "Synergistic Effects of Climate-Related Variables Suggest Future Physiological Impairment in a Top Oceanic Predator," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (52), pp. 20776-20780.
61. Carter, H., Ceballos, L., Miller, N. and Stillman, J., 2013, "Impact of Ocean Acidification on Metabolism and Energetics During Early Life Stages of the Intertidal Porcelain Crab *Petrolisthes cinctipes*," *The Journal of Experimental Biology*, 216 (8), pp. 1412-1422.
62. Hu, M., Casties, I., Stumpp, M., Ortega-Martinez, O. and Dupont, S., 2014, "Energy

- Metabolism and Regeneration Impaired by Seawater Acidification in the Infaunal Brittlestar, *Amphiura filiformis*," *Journal of Experimental Biology*, 217 (3), pp. 2411-2421.
63. Fabry, V.J., Seibel, B.A., Feely, R.A. and Orr, J.C., 2008, "Impacts of Ocean Acidification on Marine Fauna and Ecosystem Processes," *ICES Journal of Marine Science*, 65 (3), pp. 414-432.
  64. Ellis, R., Bersey, J., Rundle, S., Hall-Spencer, J. and Spicer, J., 2009, "Subtle but Significant Effects of CO<sub>2</sub> Acidified Seawater on Embryos of the Intertidal Snail, *Littorina obtusata*," *Aquatic Biology*, 5 (1), pp. 41-48.
  65. Ceballos, L., Carter, H., Miller, N. and Stillman, J., 2013, "Effects of Ocean Acidification on Early Life-History Stages of the Intertidal Porcelain Crab *Petrolisthes cinctipes*," *The Journal of Experimental Biology*, 216 (8), pp. 1405-1411.
  66. Walther, K., Pörtner, H.-O. and Anger, K., 2010, "Impact of Ocean Acidification and Warming on the Larval Development of the Spider Crab *Hyas araneus* from Different Latitudes (54° vs 79°N)," *Marine Ecology Progress Series*, 417, pp. 159-170.
  67. Cao, R., Liu, Y., Wang, Q., Yang, D., Liu, H., Ran, W., Qu, Y. and Zhao, J., 2018, "Seawater Acidification Reduced the Resistance of *Crassostrea gigas* to *Vibrio splendidus* Challenge: An Energy Metabolism Perspective," *Frontiers in Physiology*, 9, pp. 1-14.
  68. Zhan, Y., Cui, D., Xing, D., Zhang, J., Zhang, W., Li, Y., Li, C. and Chang, Y., 2020, "CO<sub>2</sub>-Driven Ocean Acidification Repressed the Growth of Adult Sea Urchin *Strongylocentrotus intermedius* by Impairing Intestine Function," *Marine Pollution Bulletin*, 153, pp. 1-9.
  69. Prakash, S., Kumar, A., Okla, M.K., Ahmad, A., Abbas, Z.K., Al-ghamdi, A.A., Beemster, G. and AbdElgawad, H., 2022, "Physiological Responses of the Symbiotic Shrimp *Ancyllocaris brevicarpalis* and Its Host Sea Anemone *Stichodactyla haddoni* to Ocean Acidification," *Marine Pollution Bulletin*, 175, pp. 1-8.
  70. Shi, W., Li, Y., Dong, Y., Xin, M., Zhang, X. and Xu, Q., 2021, "The Effect of Ocean Acidification on the Enzyme Activity of *Apostichopus japonicus*," *Fish & Shellfish Immunology*, 108, pp. 1-6.
  71. Lighton, J.R.B., 2008, *Measuring Metabolic Rates: A Manual for Scientists*, Oxford University Press, 216 p.
  72. Pousse, E., Poach, M.E., Redman, D.H., Sennefelder, G., White, L.E., Lindsay, J.M., Munroe, D., Hart, D., Hennen, D., Dixon, M.S., Li, Y., Wikfors, G.H. and Meseck, S.L., 2020, "Energetic Response of Atlantic Surfclam *Spisula solidissima* to Ocean Acidification,"

Marine Pollution Bulletin, 161, pp. 1-10.

73. Pörtner, H.O., 2008, "Ecosystem Effects of Ocean Acidification in Times of Ocean Warming: A Physiologist's View," *Marine Ecology Progress Series*, 373, pp. 203-217.
74. Pörtner, H.O., Langenbuch, M. and Michaelidis, B., 2005, "Synergistic Effects of Temperature Extremes, Hypoxia, and Increases in CO<sub>2</sub> on Marine Animals: From Earth History to Global Change," *Journal of Geophysical Research*, 110 (9), pp. 1-15.
75. Leung, J.Y.S., Russell, B.D. and Connell, S.D., 2020, "Linking Energy Budget to Physiological Adaptation: How a Calcifying Gastropod Adjusts or Succumbs to Ocean Acidification and Warming," *Science of The Total Environment*, 715, pp. 1-8.
76. Bibby, R., Cleall-Harding, P., Rundle, S., Widdicombe, S. and Spicer, J., 2007, "Ocean Acidification Disrupts Induced Defences in the Intertidal Gastropod *Littorina littorea*," *Biology Letters*, 3 (6), pp. 699-701.
77. Liu, W. and He, M., 2012, "Effects of Ocean Acidification on the Metabolic Rates of Three Species of Bivalve from Southern Coast of China," *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 30 (2), pp. 206-211.
78. Appelhans, Y., Thomsen, J., Opitz, S., Pansch, C., Melzner, F. and Wahl, M., 2014, "Juvenile Sea Stars Exposed to Acidification Decrease Feeding and Growth with No Acclimation Potential," *Marine Ecology Progress Series*, 509, pp. 227-239.
79. Zhao, L., Liu, B., An, W., Deng, Y., Lu, Y., Liu, B., Wang, L., Cong, Y. and Sun, X., 2019, "Assessing the Impact of Elevated pCO<sub>2</sub> within and across Generations in a Highly Invasive Fouling Mussel (*Musculista senhousia*)," *Science of The Total Environment*, 689, pp. 322-331.
80. Nakamura, M. and Morita, M., 2012, "Sperm Motility of the Scleractinian Coral *Acropora digitifera* under Preindustrial, Current, and Predicted Ocean Acidification Regimes," *Aquatic Biology*, 15 (3), pp. 299-302.
81. Shi, W., Zhao, X., Han, Y., Guo, C., Liu, S., Su, W., Wang, Y., Zha, S., Chai, X., Fu, W., Yang, H. and Liu, G., 2017, "Effects of Reduced pH and Elevated pCO<sub>2</sub> on Sperm Motility and Fertilisation Success in Blood Clam, *Tegillarca granosa*," *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 51 (4), pp. 543-554.
82. Vihtakari, M., Hendriks, I., Holding, J., Renaud, P., Duarte, C. and Havenhand, J., 2013, "Effects of Ocean Acidification and Warming on Sperm Activity and Early Life Stages of the Mediterranean Mussel (*Mytilus galloprovincialis*)," *Water*, 5 (4), pp. 1890-1915.



83. Barros, P., Sobral, P., Range, P., Chícharo, L. and Matias, D., 2013, "Effects of Sea-Water Acidification on Fertilization and Larval Development of the Oyster *Crassostrea gigas*," *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 440, pp. 200-206.
84. Han, Y., Shi, W., Tang, Y., Zhao, X., Du, X., Sun, S., Zhou, W. and Liu, G., 2021, "Ocean Acidification Increases Polyspermy of a Broadcast Spawning Bivalve Species by Hampering Membrane Depolarization and Cortical Granule Exocytosis," *Aquatic Toxicology*, 231, pp. 1-11.
85. Manno, C., Peck, V. and Tarling, G., 2016, "Pteropod Eggs Released at High pCO<sub>2</sub> Lack Resilience to Ocean Acidification," *Scientific Reports*, 6 (1), pp. 1-10.
86. Spady, B.L., Munday, P.L. and Watson, S.A., 2020, "Elevated Seawater pCO<sub>2</sub> Affects Reproduction and Embryonic Development in the Pygmy Squid, *Idiosepius pygmaeus*," *Marine Environmental Research*, 153, pp. 1-9
87. Coleman, D., Byrne, M. and Davis, A., 2014, "Molluscs on Acid: Gastropod Shell Repair and Strength in Acidifying Oceans," *Marine Ecology Progress Series*, 509, pp. 203-211.
88. Fitzner, S.C., Vittert, L., Bowman, A., Kamenos, N.A., Phoenix, V.R. and Cusack, M., 2015, "Ocean Acidification and Temperature Increase Impact Mussel Shell Shape and Thickness: Problematic for Protection?," *Ecology and Evolution*, 5 (21), pp. 4875-4884.
89. Ries, J., Cohen, A. and McCorkle, D., 2009, "Marine Calcifiers Exhibit Mixed Responses to CO<sub>2</sub>-Induced Ocean Acidification," *Geology*, 37 (12), pp. 1131-1134.
90. Harvey, B.P., McKeown, N.J., Rastrick, S.P.S., Bertolini, C., Foggo, A., Graham, H., Hall-Spencer, J.M., Milazzo, M., Shaw, P.W., Small, D.P. and Moore, P.J., 2016, "Individual and Population-Level Responses to Ocean Acidification," *Scientific Reports*, 6 (1), pp. 1-7.
91. Wood, H., Spicer, J. and Widdicombe, S., 2008, "Ocean Acidification May Increase Calcification Rates, but at a Cost," *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275 (1644), pp. 1767-1773.
92. Khan, F.U., Hu, M., Kong, H., Shang, Y., Wang, T., Wang, X., Xu, R., Lu, W. and Wang, Y., 2020, "Ocean Acidification, Hypoxia and Warming Impair Digestive Parameters of Marine Mussels," *Chemosphere*, 256, pp. 1-8.
93. Xu, M., Sun, T., Tang, X., Lu, K., Jiang, Y., Cao, S. and Wang, Y., 2020, "Title: CO<sub>2</sub> and HCl-Induced Seawater Acidification Impair the Ingestion and Digestion of Blue Mussel *Mytilus edulis*," *Chemosphere*, 240, pp. 1-10.

94. Stumpp, M., Hu, M., Casties, I., Saborowski, R., Bleich, M., Melzner, F. and Dupont, S., 2013, "Digestion in Sea Urchin Larvae Impaired under Ocean Acidification," *Nature Climate Change*, 3 (12), pp. 1044-1049.
95. Cheng, F., Vasquez, H.E., Yang, S., Wu, X., Xing, Y. and Tang, X., 2023, "Will Ocean Acidification Affect the Digestive Physiology and Gut Microbiota of Whelk *Brunneifusus ternatanus*?" *Israeli Journal of Aquaculture - Bamidgeh*, 75 (1), pp. 1-16.
96. Hu, M., Tseng, Y.-C., Su, Y.-H., Lein, E., Lee, H.-G., Lee, J.-R., Dupont, S. and Stumpp, M., 2017, "Variability in Larval Gut pH Regulation Defines Sensitivity to Ocean Acidification in Six Species of the *Ambulacraria superphylum*," *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284 (1864), pp. 1-10.
97. Cao, R., Liu, Y., Wang, Q., Dong, Z., Yang, D., Liu, H., Ran, W., Qu, Y. and Zhao, J., 2018, "Seawater Acidification Aggravated Cadmium Toxicity in the Oyster *Crassostrea gigas*: Metal Bioaccumulation, Subcellular Distribution and Multiple Physiological Responses," *Science of The Total Environment*, 642, pp. 809-823.
98. Liang, J., Liu, Y., Zhu, F., Li, Y., Liang, S. and Guo, Y., 2022, "Impact of Ocean Acidification on the Physiology of Digestive Gland of Razor Clams *Sinonovacula constricta*," *Frontiers in Marine Science*, 9, pp. 1-8.
99. Moy, A., Howard, W., Bray, S. and Trull, T., 2009, "Reduced Calcification in Modern Southern Ocean Planktonic Foraminifera," *Nature Geoscience*, 2 (4), pp. 276–280.
100. Comeau, S., Gorsky, G., Jeffree, R., Teyssié, J.L. and Gattuso, J.P., 2009, "Impact of Ocean Acidification on a Key Arctic Pelagic Mollusc (*Limacina helicina*)," *Biogeosciences*, 6 (9), pp. 1877-1882.
101. Jokiel, P., Rodgers, K.u., Kuffner, I., Andersson, A.J., Cox, E. and Mackenzie, F., 2008, "Ocean Acidification and Calcifying Reef Organisms: A Mesocosm Investigation," *Coral Reefs*, 27, pp. 473-483.
102. Rodolfo-Metalpa, R., Houlbreque, F., Tambutté, E., Boisson, F., Baggini, C., Patti, F., Jeffree, R., Fine, M., Foggo, A., Gattuso, J.-P. and Hall-Spencer, J., 2011, "Coral and Mollusc Resistance to Ocean Acidification Adversely Affected by Warming," *Nature Climate Change*, 1 (6), pp. 308-312.
103. Gazeau, F., Quiblier, C., Jansen, J., Gattuso, J.-P., Middelburg, J. and Heip, C., 2007, "Impact of Elevated CO<sub>2</sub> on Shellfish Calcification," *Geophysical Research Letters*, 34 (7), pp. 1-5.

104. Noisette, F., Bordeyne, F., Davoult, D. and Martin, S., 2015, "Assessing the Physiological Responses of the Gastropod *Crepidula fornicata* to Predicted Ocean Acidification and Warming," *Limnology and Oceanography*, 61 (2), pp. 430-444.
105. Waldbusser, G., Bergschneider, H. and Green, M., 2010, "Size-Dependent pH Effect on Calcification in Post-Larval Hard Clam *Mercenaria* spp.," *Marine Ecology Progress Series*, 417, pp. 171-182.
106. Waldbusser, G., Voigt, E., Bergschneider, H., Green, M. and Newell, R., 2011, "Biocalcification in the Eastern Oyster (*Crassostrea virginica*) in Relation to Long-Term Trends in Chesapeake Bay pH," *Estuaries and Coasts*, 34, pp. 221-231.
107. Long, W., Swiney, K., Harris, C., Page, H. and Foy, R., 2013, "Effects of Ocean Acidification on Juvenile Red King Crab (*Paralithodes camtschaticus*) and Tanner Crab (*Chionoecetes bairdi*) Growth, Condition, Calcification, and Survival," *PloS one*, 8 (4), pp. 1-10.
108. Hüning, A.K., Melzner, F., Thomsen, J., Gutowska, M.A., Krämer, L., Frickenhaus, S., Rosenstiel, P., Pörtner, H.-O., Philipp, E.E. and Lucassen, M., 2013, "Impacts of Seawater Acidification on Mantle Gene Expression Patterns of the Baltic Sea Blue Mussel: Implications for Shell Formation and Energy Metabolism," *Marine Biology*, 160, pp. 1845-1861.
109. Auzoux-Bordenave, S., Wessel, N., Badou, A., Martin, S., Mzoudi, S., Avignon, S., Roussel, S., Huchette, S. and Dubois, P., 2020, "Ocean Acidification Impacts Growth and Shell Mineralization in Juvenile Abalone (*Haliotis tuberculata*)," *Marine Biology*, 167, pp. 1-14.
110. Guamán-Guevara, F., Austin, H., Hicks, N., Streeter, R. and Austin, W.E., 2019, "Impacts of Ocean Acidification on Intertidal Benthic Foraminiferal Growth and Calcification," *PloS one*, 14 (8), pp. 1-21.
111. Khanna, N., Godbold, J., Austin, W. and Paterson, D., 2014, "The Impact of Ocean Acidification on the Functional Morphology of Foraminifera," *PloS one*, 9 (12), pp. 1-4.
112. Manno, C., Morata, N. and Primicerio, R., 2012, "*Limacina retroversa*'s Response to Combined Effects of Ocean Acidification and Sea Water Freshening," *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 113, pp. 163-171.
113. Van Woesik, R., Van Woesik, K., Van Woesik, L. and Van Woesik, S., 2013, "Effects of Ocean Acidification on the Dissolution Rates of Reef-Coral Skeletons," *PeerJ*, 1, pp. 1-15.
114. Nienhuis, S., Palmer, A.R. and Harley, C.D., 2010, "Elevated CO<sub>2</sub> Affects Shell Dissolution Rate but Not Calcification Rate in a Marine Snail," *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277 (1693), pp. 2553–2558.

115. McClintock, J., Angus, R., McDonald, M., Amsler, C., Catledge, S. and Vohra, Y., 2009, "Rapid Dissolution of Shells of Weakly Calcified Antarctic Benthic Macroorganisms Indicates High Vulnerability to Ocean Acidification," *Antarctic Science*, 21 (5), pp. 449-456.
116. Viotti, S., Sangil, C., Hernández, C.A. and Hernández, J.C., 2019, "Effects of Long-Term Exposure to Reduced pH Conditions on the Shell and Survival of an Intertidal Gastropod," *Marine Environmental Research*, 152, pp. 1-12.
117. Melzner, F., Stange, P., Trübenbach, K., Thomsen, J., Casties, I., Panknin, U., Gorb, S. and Gutowska, M., 2011, "Food Supply and Seawater pCO<sub>2</sub> Impact Calcification and Internal Shell Dissolution in the Blue Mussel *Mytilus edulis*," *PloS one*, 6 (9), pp. 1-9.
118. Waldbusser, G., Steenson, R. and Green, M., 2011, "Oyster Shell Dissolution Rates in Estuarine Waters: Effects of pH and Shell Legacy," *Journal of Shellfish Research*, 30 (3), pp. 659-669.
119. Welladsen, H., Southgate, P. and Heimann, K., 2010, "The Effects of Exposure to near-Future Levels of Ocean Acidification on Shell Characteristics of *Pinctada fucata* (Bivalvia: Pteriidae)," *Molluscan Research*, 30 (3), pp. 125-130.
120. Bednaršek, N., Feely, R.A., Beck, M.W., Alin, S.R., Siedlecki, S.A., Calosi, P., Norton, E.L., Saenger, C., Štrus, J., Greeley, D., Nezlin, N.P., Roethler, M. and Spicer, J.I., 2020, "Exoskeleton Dissolution with Mechanoreceptor Damage in Larval Dungeness Crab Related to Severity of Present-Day Ocean Acidification Vertical Gradients," *Science of The Total Environment*, 716, pp. 1-12.