

Chương IV. SINH LÝ TIÊU HÓA VÀ HẤP THU

1. Các Hiểu Biết Chung

Để duy trì sự sống và hoạt động của cơ thể, ngoài oxygen ra, mọi sinh vật đều cần có thức ăn. Thức ăn là nguồn cung cấp nguyên liệu giúp cho cơ thể sinh trưởng và phát triển, là nguồn vật liệu tái tạo bổ sung những bộ phận hao mòn, hư hỏng của cơ thể trong quá trình sống. Hơn nữa, thức ăn còn cung cấp nguồn năng lượng cần cho cơ thể hoạt động. Cho nên trong quá trình sống động vật không ngừng lấy thức ăn từ môi trường bên ngoài. Thức ăn có thể có nguồn gốc là động vật hay thực vật và rất khác nhau, nhưng tựu chung lại chúng có thể bao gồm các thành phần chủ yếu sau: protid, glucid, lipid, chất vô cơ (bao gồm nước và muối khoáng) và vitamin.

Chất vô cơ và vitamin sau khi ăn vào trong ống tiêu hóa được cơ thể hấp thu một cách dễ dàng không cần phải biến đổi gì đặc biệt.

Các thành phần protid, glucid và lipid hiện diện trong thức ăn với kết cấu phức tạp, khác biệt tương đối nhiều so với của cơ thể động vật. Để hấp thu và sử dụng được các chất dinh dưỡng quan trọng này của thức ăn, cơ thể động vật phải biến chúng thành những chất có cấu tạo đơn giản. Đó là nhiệm vụ của cơ quan tiêu hóa.

Tiêu hóa là quá trình biến đổi những chất dinh dưỡng có cấu tạo phức tạp thành những vật chất dinh dưỡng có cấu tạo đơn giản mà cơ thể hấp thu được trong ống tiêu hóa.

Quá trình tiêu hóa của cá rất giống quá trình tiêu hóa của động vật xương sống cao đẳng, nhưng do cá là động vật biến nhiệt, có môi trường sống là nước nên cơ năng tiêu hóa của cá có nhiều điểm khác với động vật xương sống cao đẳng. Cơ năng tiêu hóa của cá có sự khác nhau rất lớn theo mùa. Vào mùa đông, việc bắt mồi của cá giảm xuống rõ rệt, thậm chí ngừng hẳn do đó cơ năng tiêu hóa của cá cũng thoái hóa theo, sự tiết của tuyến tiêu hóa cũng giảm xuống, trọng lượng cá tương ứng tự nhiên cũng tăng lên rất ít; ngược lại vào mùa hè, cá bắt được nhiều mồi cơ năng tiêu hóa mạnh lên, mùa hè chính là mùa sinh trưởng của cá. Cơ năng tiêu hóa của loài cá còn quan hệ mật thiết với việc sinh sản và di cư.

Cá có nhiều kiểu ăn mồi và thức ăn của cá thay đổi lớn lao. Theo *bản chất thức ăn* cá được phân chia thành:

- (1) Cá ăn thực vật và ăn mùn bã hữu cơ (herbivores và detritophage);
- (2) Cá ăn tạp (omnivores) ăn các động vật không xương sống nhỏ;
- (3) Cá ăn động vật (carnivores) ăn cá và các động vật không xương sống lớn hơn.

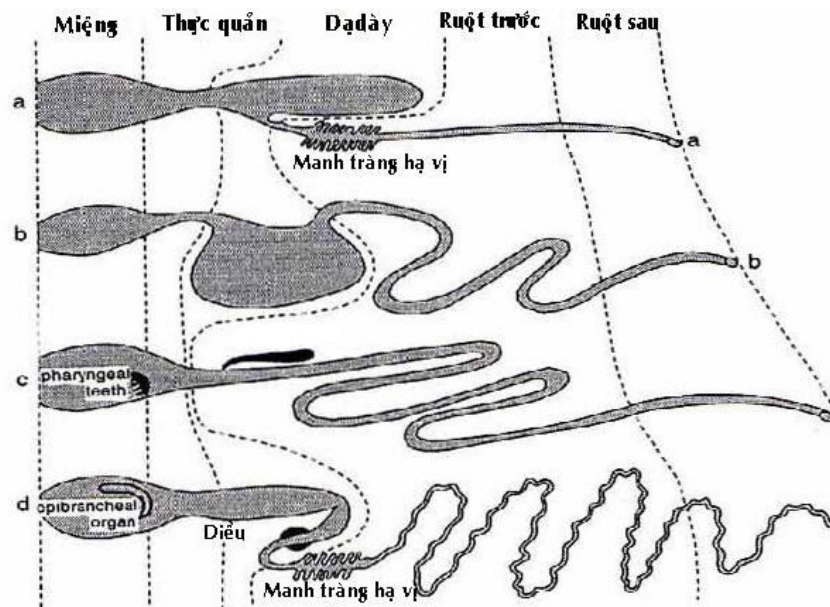
Cá ăn thực vật, động vật và ăn tạp có thể được tìm thấy trong cùng một họ. Hơn nữa, Greenwood (1964) tìm thấy các loài cá thuộc giống *Haplochromis* thuộc họ Cichlidae ở hồ Victoria có một phổ thức ăn rộng, vì thế giúp chúng sử dụng tốt nhất mỗi loại thức ăn có trong hồ. Chúng được chia thành các nhóm như sau:

- Một loài ăn côn trùng (*H. macrops* (Blgr));
- Một loài ăn nhuyễn thể (*H. sauvagei* (Blgr));

- Một loài ăn phôi và ấu trùng đang được ấp trong miệng cá khác (*H. parvidens* (Blgr));
- Một loài cá dữ ăn cá (*H. cavifrons* (Hild.)).

Tổng quát cá có tính thích ứng cao về tập tính dinh dưỡng và tính thích ứng này giúp cá có thể tồn tại trong những điều kiện không thuận lợi (thiếu thức ăn ưa thích). Ví dụ cá trê phi (*Clarias gariepinus* Burchell) bình thường là cá ăn cá (piscivore). Tuy nhiên trong sự khủng hoảng về thức ăn, nó có thể ăn động vật không xương sống dưới nước và trên cạn. Sự thích ứng về dinh dưỡng trên một khâu phần đặc biệt không duy trì ổn định trong suốt đời sống của cá, nó thay đổi khi cá sinh trưởng. Ví dụ: cá roach (*Rutilus rutilus*) ở giai đoạn đầu của sự phát triển cá thể ăn các sinh vật phù du nhỏ và di chuyển chậm như tảo và luân trùng (rotifers), rồi bắt đầu ăn giáp xác phù du, kể đến ăn ấu trùng của côn trùng sống đáy và cuối cùng là thức ăn cơ bản của cá trưởng thành là nhuyễn thể. Tính ăn của cá cũng thay đổi trong năm được liên hệ với sự hiện diện của thức ăn trong môi trường. Ví dụ: cá haddock (*Gadus* sp.) ăn lượng lớn cá trích mới được đẻ trong mùa xuân và ăn các động vật đáy vào mùa hè.

Tương ứng với những thay đổi về thành phần thức ăn, cấu trúc của cơ quan bắt mồi và tiêu hóa cũng thay đổi tương ứng. Ví dụ: cá nhám lớn (*Cetorhinus maximus*) ăn sinh vật phù du trong mùa xuân và hè và ăn sinh vật đáy ở nước sâu vào mùa đông. Các lược mang dài giúp cá lọc sinh vật phù du trong mùa hè sẽ biến mất trong mùa đông.



H.12 Tương quan chiều dài ống tiêu hóa của cá với tính ăn của cá: (a) cá ăn động vật (rainbow trout), (b) cá ăn tạp thiên về động vật (catfish), (c) cá ăn tạp thiên về thực vật (cá chép) và (d) cá ăn phiêu sinh vật (cá măng, milkfish) (Theo Smith, 1980)

Có một sự liên hệ giữa chiều dài tương đối của ruột và diện tích bề mặt của ruột với tính ăn của cá. Chiều dài ruột được liên hệ chính xác với tập tính ăn mồi ở họ cá chép Cyprinidae. Ruột dài nhất ở cá ăn mùn bã hữu cơ và tảo, mà thức ăn có chứa một tỉ lệ cao những hạt nhỏ không thể tiêu hóa (cát, bùn, cellulose, chitin, ...); các loài ăn thịt có ruột ngắn nhất.

Diện tích của bề mặt ruột cũng ảnh hưởng đến chiều dài ruột. Ví dụ: ruột của cá mè trắng và rô phi rất dài để bù đắp cho sự phát triển nghèo nàn của các nếp gấp; trái lại cá dừ (cá nheo *Silurus soldatovi*) có ruột ngắn vì ruột có những nếp gấp phân nhánh rất phức tạp.

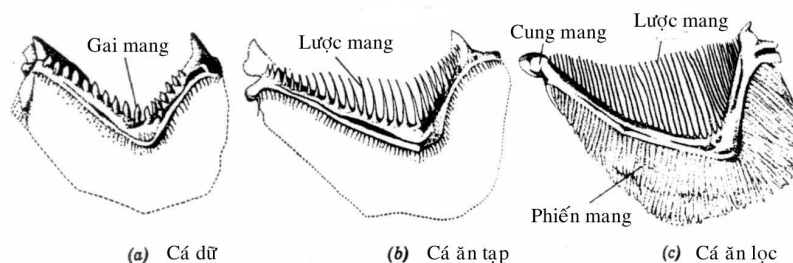
2. Cấu Trúc Ống Tiêu Hóa

2.1 Miệng và răng

Vị trí, hình dạng của miệng và kích thước của xoang miệng cá rất khác nhau; chúng có liên hệ mật thiết với tính ăn và phương thức bắt mồi. Cá ăn nổi như cá mè trắng (*Hypophthalmichthys molitrix*), tai tượng (*Osphronemus gouramy*) có miệng hướng lên trên, cá ăn đáy như cá chép (*Cyprinus carpio*) có miệng hướng xuống dưới. Kích thước miệng cá thay đổi giữa 2 cực sau:

- Miệng mở rộng và kéo dài dọc theo đầu, tiêu biểu cho cá dừ, giúp bắt con mồi một cách hiệu quả;
- Miệng dạng ống nhỏ giúp tối ưu hóa hoạt động hút.

Răng của loài cá xương mọc ở hàm trên và dưới, có loại mọc trên lưỡi, trên vòm miệng và trên xương khẩu cái (vomer). Phương thức sắp xếp và hình dạng của răng có liên hệ đến tính



H.13 Hình dạng lược mang của (a) cá dừ, (b) cá ăn tạp và (c) cá ăn lọc

ăn của cá nên rất khác nhau nhưng công dụng chủ yếu của nó là bắt và cắn giữ con mồi sống đã bắt được chứ không có tác dụng nghiền nát thức ăn. Xoang hầu của loài cá xương có răng hầu trên và dưới khiến thức ăn được xử lý bước đầu ở ngay trong xoang miệng nhưng chúng cũng chỉ có tác dụng biến đổi hình dạng mồi chứ không nghiền nát. Ví dụ: răng hầu hình lược của cá trắm cỏ có thể nghiền đứt cỏ, răng hầu hình cối của cá trắm đen có thể nghiền bề vỏ của các loại giáp xác và động vật thân mềm cỡ nhỏ.

Ở các loài cá ăn sinh vật phù du thì thường không có răng nhưng có lược mang rất phát triển, vừa nhỏ vừa dài lại có số lượng rất nhiều. Thức ăn theo nước vào miệng được lọc qua lược mang sau đó được nuốt vào thực quản.

2.2 Thực quản

Ở các loài cá, thực quản thường rất ngắn, vách của thực quản thường gấp nếp và đó là phương cách để thực quản gia tăng khả năng tiết chất nhầy với số lượng lớn. Phần lớn giới hạn giữa thực quản và dạ dày không rõ ràng, hơn nữa nếp gấp của dạ dày thường kéo dài đến thực quản nên có người coi thực quản là phần ở đầu trước của dạ dày. Về tổ chức học thì thực quản được cấu tạo bởi cơ vân. Thực quản của cá xương nước ngọt có nhiều lớp cơ hơn cá xương biển để giảm thiểu sự ngấm nước vào cơ thể từ thức ăn ăn vào.

2.3 Dạ dày

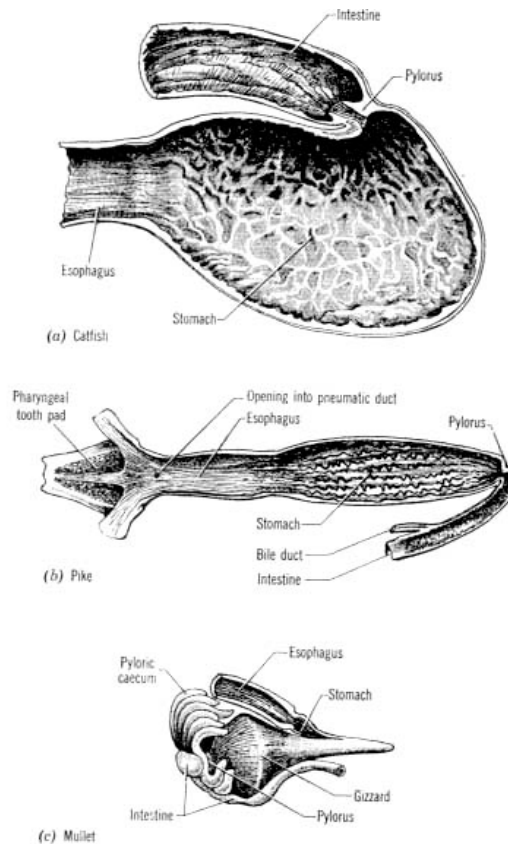
Về hình thái, dạ dày là một túi rỗng có thể chia thành nhiều loại sau: ở cá hiền thì dạ dày có dạng ‘ống tròn’, ‘xi-phông’..., còn ở cá dữ thì dạ dày có hình chữ ‘V’ hoặc hình chữ ‘U’. Vách dạ dày bao gồm một số lớp đặc trưng cho toàn thể động vật có xương sống, trong đó có một lớp màng nhày phân biệt. Bản chất của cơ dạ dày là cơ trơn. Lớp màng nhày dạ dày thay đổi độ dày ở các phần khác nhau của dạ dày là do mức độ phát triển của tuyến dạ dày. Không có sự liên hệ giữa sự hiện diện của tuyến dạ dày và tập tính ăn mồi hay thức ăn. Ở cá dữ ăn động vật, dạ dày có một lớp đặc (*stratum compactum*) là một lớp bảo vệ, chống đỡ và tăng cường cho sự mở rộng của vách dạ dày trong những giới hạn. Kích thước dạ dày có liên hệ với khoảng cách giữa các lần ăn mồi và kích thước phân tử thức ăn.

Một số loài cá không có dạ dày (phần lớn thuộc họ Cyprinidae và chiếm phần lớn các loài cá được nuôi ở vùng nhiệt đới, đồng thời cũng là nhóm cá chiếm đa số trong công nghệ cá cảnh).

Các nghiên cứu về tổ chức học cho thấy dạ dày cá được cấu tạo bởi nhiều lớp như các động vật có xương sống khác. Trong cùng là lớp tế bào biểu bì dạng cột tiết chất nhày và các tế bào tiết sản xuất cả pepsin và HCl. Các tế bào tiết có khuynh hướng phân bố ở phần trước (phần tâm vị) của dạ dày. Ở một số loài cá, các tế bào biểu bì ở gần môn vị (pylorus) không có chức năng tiết và có sự phân bố mạch máu phong phú, có lẽ cho chức năng hấp thu.

2.4 Ruột

Ruột là một ống đơn giản bắt đầu ở valve môn vị ở đầu nối với dạ dày và kết thúc ở valve hậu môn. Có một sự tương quan giữa chiều dài tương đối của ruột và tính ăn của cá



H.14 Hình dạng dạ dày của một số loài cá: (a) cá ăn tạp thiên động vật (catfish), (b) cá dữ (pike) và (c) cá ăn tạp và mùn bã hữu cơ

Bảng 1. Chiều dài tương đối của các loài cá liên hệ với tính ăn của chúng

Loài	Tập tính ăn	RLG (Relative length of gut, Li/Lo)
<i>Labeo calbasu</i>	Ăn thực vật (các hạt), ăn tảo	3,75 – 10,33
<i>Labeo lineatus</i>	Ăn tảo, mùn bã	16,1
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Phiêu sinh thực vật	13,0
<i>Catla catla</i>	Thực vật, tảo bám, ấu trùng côn trùng	4,68
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	Thực vật	2,5
<i>Chela bacaila</i>	Động vật	0,88

Nhìn chung chiều dài ruột tương đối cao ở nhóm cá ăn mùn bã và ăn tảo. Ở đây thức ăn chứa một phần các vật liệu không tiêu hóa được như cát, xơ.

Ở nhiều cá xương, các manh tràng ruột (manh tràng môn vị) tạo thành các phụ bộ của ruột. Chúng khác nhau về số lượng, hình thức, vị trí và sự liên hệ với ruột. Về mặt tổ chức học chúng tương tự với ruột. Sự hiện diện hay vắng mặt của manh tràng ruột không có quan hệ rõ rệt với bản chất thức ăn và tập tính ăn. Một số chức năng được đề nghị cho các manh tràng ruột:

- (1) Cơ quan dự trữ thức ăn bổ sung;
- (2) Bổ sung cho chức năng tiêu hóa của dạ dày;
- (3) Hấp thu carbohydrate và mỡ;
- (4) Hấp thu nước và các ion vô cơ;
- (5) Bổ sung cho chức năng tiêu hóa của ruột;
- (6) Gia tăng diện tích bề mặt của ruột cho sự tiêu hóa và hấp thu.

Miền trước của ruột có các tế bào thượng bì hấp thu dạng cột đơn giản và các tế bào dạng chén là những tế bào sản xuất chất nhầy với các enzyme tiêu hóa. Miền sau của ruột (rectal area) có thể phân biệt về tổ chức học với sự giảm số lượng các tế bào tiết (zymogen cells) và sự gia tăng số lượng các tế bào tiết nhầy.

2.5 Tụy tạng và túi mật

Tụy tạng giống loài cá mà tụy tạng của chúng khác nhau. Ở các loài cá xương, tụy tạng phần nhiều phân tán ở xung quanh ruột và lá lách hoặc lẫn với mỡ trên màng nhầy ruột hoặc phân bố ở hai bên tĩnh mạch cửa gan, thậm chí phát triển vào đến bên trong gan và trở thành gan tụy tạng. Vai trò của tụy tạng trong tiêu hóa phần lớn từ những nghiên cứu về mô học và cấu trúc hiển vi điện tử. Bản chất sự tiết của tụy tạng thì chưa rõ nhưng có lẽ tương tự với động vật hữu nhũ.

Túi mật (gall bladder) là một túi vách mỏng có thể co rút để chứa tạm thời mật từ các ống mật trong gan. Túi mật gắn vào, hay đôi khi được ấn vào trong một thùy của gan. Sự kiểm soát hoạt động tiết của túi mật thì không rõ nhưng có lẽ không khác với các động vật xương sống khác.

3. Sự Tiết trong Ống Tiêu Hóa

3.1 Miệng và thực quản

Ở hầu hết các loài cá, việc tiết ra chất nhầy nhằm bảo vệ lớp tế bào biểu mô và các nhận cảm vị giác ở miệng. Chất nhầy này được sử dụng như là một chất bôi trơn giúp cho việc nuốt được dễ dàng. Nhìn chung, thức ăn càng nhám thì chất nhầy được tiết càng nhiều. Ở một số loài cá chất nhầy này giữ vai trò như một loại thức ăn cung cấp cho cá con khi mới nở.

Vách thực quản thường gấp nếp và gợn sóng hay có cấu trúc phức tạp. Các cấu trúc phức tạp này thường sản xuất lượng lớn chất nhầy. Ở một số loài cá, thực quản có một túi (điều) có thể chứa, nghiền thức ăn và tiết chất nhầy. Các tế bào tiết giống-dạ dày-tuyến hiện diện ở phần sau thực quản của cá đối (*Mugil*).

3.2 Các chất tiết dịch vị

Các chất tiết ở dạ dày tiêu biểu gồm chất nhầy, acid clohydric (HCl) và enzyme thủy phân protein, pepsin. Khảo sát mô học tế bào biểu mô dạ dày cho thấy chỉ có 2 loại tế bào tiết: tế bào dạng ly (goblet) tiết chất nhầy và một loại tế bào chứa đầy các hạt tiết (secretory granule) được giả thiết sản xuất cả pepsin và HCl. Pepsin có hoạt động tối hảo ở pH khoảng 2 và ở một số cá có thể có pH tối hảo thứ hai khoảng 4. Ở một số loài cá số lượng pepsin được sản xuất ra phụ thuộc rất nhiều vào yếu tố nhiệt độ, nhưng bị giảm khi nhiệt độ quá cao hay quá thấp. Sự sản xuất HCl tỉ lệ với kích thước bữa ăn cũng như nhiệt độ. Sự hiện của thức ăn làm căng dạ dày sẽ kích thích sự tiết dịch dạ dày. Đối với nhóm cá không có dạ dày không có khả năng sản xuất ra HCl và pepsin.

Tính acid của dạ dày thay đổi tùy theo loại và số lượng thức ăn. Hầu hết các loại thức ăn đều có khả năng tạo ra phản ứng đệm (buffering reaction). Do vậy cần rất nhiều HCl để trung hòa các thức ăn có kích thước lớn. Đối với những loài cá ăn thức ăn là cá con... yêu cầu của pH phải đạt độ acid hóa cao, ít nhất là ở bề mặt ngoài của thức ăn, thì mới có khả năng tiêu hóa được.

Về phương diện tiêu hóa, acid HCl được tiết ra ở dạ dày giữ vai trò quan trọng hơn là lượng pepsin được tiết ra vì enzyme pepsin không thể hoạt động được khi pH của dạ dày chưa được hạ thấp ở mức tương ứng. Như vậy khi cá xương biển uống nước biển (có tính kiềm) sẽ cản trở hay ngăn chặn sự tiết dịch dạ dày.

Dạ dày có thể coi như một túi tiếp nhận và tiêu hóa ban đầu thức ăn, do đó dạ dày hoạt động như một nơi dự trữ thức ăn và điều hòa lượng thức ăn được tiêu hóa xuống ruột.

* Tác dụng của acid HCl

Thành phần dịch vị thay đổi theo mức độ tiết và có thể có độ acid cao và lỏng vào lúc dịch vị được tiết nhiều; có độ acid thấp và đặc khi con vật bị đói. Ở cá sụn có thể tiết HCl tới 0,6%, nhiều hơn động vật hữu nhũ (0,4–0,5%, pH = 0,91). pH của dịch vị cá xương thì không quá thấp như ở hữu nhũ và cá sụn.

Acid của dạ dày có tác dụng diệt khuẩn, giết chết các tế bào sống của thức ăn khi được nuốt vào và có thể hỗ trợ cho sự khử calci của thức ăn. Acid của dạ dày động vật xương sống cũng kích thích sự hấp thu sắt. Acid của dạ dày cũng kích thích sự hoạt hóa pepsinogen thành pepsin, enzyme chủ yếu của dạ dày, và cung cấp một pH tối hảo cho pepsin hoạt động.

* Pepsin

Pepsin là enzyme chính trong thủy phân protein do dạ dày tiết ra và được tổng hợp trong các tế bào tuyến với dạng tiền chất chưa hoạt động, pepsinogen. Pepsin chỉ có ở động vật có xương sống. Một số cá xương thiếu dạ dày thì không có pepsin, ví dụ: cá *Fundulus*. Pepsin tinh thể của cá hồi (salmon) và cá nhám (shark) có tính chuyên biệt khác với pepsin tinh thể hữu nhũ và chim. Pepsin của bò cừu, cừu và gà tác động trên benzoyl-1-glutamin-1-tyrosin cũng như trên zein, pepsin tinh thể cá hồi không tác dụng trên các cơ chất này mà tác dụng mạnh trên hemoglobin và edestin.

Tác dụng chủ yếu của pepsin là làm cho thành phần protid trong thức ăn thủy phân thành các peptides. Hỗn hợp này đi vào ruột để tiếp tục được tiêu hóa và hấp thu.

3.3 Chất tiết dịch ruột

Các chất tiết của ruột của các loài cá chứa một số lượng lớn các enzyme bao gồm 3 nhóm chính: các enzyme tiêu hóa chất đạm (proteases), các enzyme tiêu hóa chất mỡ (lipases) và các enzyme tiêu hóa chất đường (carbohydrases). Chất nhầy được tiết ra từ ruột cùng với ion HCO_3^- được tiết ra ở tụy tạng có tác dụng trung hòa HCl trong dạ dày và kích hoạt enzyme của ruột. Ruột cá không có vi nhung mao nhưng vách ruột có nhiều nếp gấp sâu. Các tế bào tiết hình thành trong các phần sâu của nếp gấp, rồi di chuyển đến phần đỉnh và giải phóng các chất tiết của chúng.

Trypsin là một enzyme thủy phân protein ưu thế trong hoạt động tiêu hóa của ruột. Trypsin hoạt động ở pH 7–11. Nguồn gốc của trypsin rất đa dạng thường được tiết ra từ các tế bào tụy tạng hoặc từ một số tế bào tiết ra ở vách của ruột bao gồm cả manh tràng môn vị. Có các enzyme thủy phân protein khác tìm thấy trong ruột bao gồm một exopeptidase và cathepsin. Hoạt động thủy phân protein mạnh nhất ở các loài ăn thịt và thấp nhất ở các loài ăn thực vật.

Trypsin được tiết vào trong dịch chất dưới dạng chưa hoạt hóa, trypsinogen, được biến đổi thành trypsin hoặc bằng cách tự hoạt hóa hoặc chịu tác động của enterokinase, một enzyme có trong dịch ruột. Hoạt động tự hoạt hóa biến đổi trypsinogen thành trypsin được gia tốc với sự hiện diện của ion canxi (Ca^{2+}). Chỉ có trong môi trường kiềm enzyme của tuyến tụy mới có tác dụng. Do kết quả bài tiết kiềm của dịch chất ở ruột làm cho phân ứng acid của dạ dày được thay thế bằng phản ứng kiềm trong ruột.

Trypsin ít có tác dụng trên protein nguyên trạng nhưng lại có tác dụng dễ dàng trên protein biến tính (chẳng hạn do dịch vị) thành các peptide ngắn hơn để tiếp tục được thủy phân thành các acid amin mà cơ thể có thể hấp thu được.

Ở những loài cá không có dạ dày, trypsin là enzyme thủy phân protein chính đã được tìm thấy. Trypsin, chẳng những tồn tại ở gan tụy, mà còn được tìm thấy trong các chất rút được từ ruột trước và ruột sau. Do đó, có thể thấy được rằng trypsin có vai trò hết sức quan trọng trong quá trình tiêu hóa của các loài cá này.

Hoạt động thủy phân mỡ trung tính thành glycerol và acid béo đã được ghi nhận với các chất ly trích khác nhau của tụy tạng, gan, ruột và manh tràng môn vị của cá tương tự như hoạt động của lipase trong dịch tụy ở các động vật hữu nhũ. Lipase của dịch tụy

thường được tìm thấy ở nhiều loài cá xương như cá diếc bạc, cá bơn dưới dạng hoạt hóa và có thể thủy phân mỡ thành acid béo tự do và glycerol. Nhiều yếu tố kích thích hoạt lực của lipase bao gồm ion canxi, peptidase và quan trọng nhất là các muối mật với tác dụng làm chất tẩy, chúng làm tăng diện tích của các chất béo cơ chất.

Mật được tiết vào phần trước của ruột từ túi mật và kích thích sự tiêu hóa và hấp thu các mỡ thức ăn và các chất liên hệ đến mỡ chẳng hạn các vitamin tan trong chất béo (A, D, E và K). Mật không phải là một enzyme mà là hỗn hợp các muối hữu cơ và vô cơ được sản xuất trong gan như các sản phẩm của quá trình dị hóa hemoglobin và cholesterol. Nếu so sánh với mật của người thì mật cá cũng chứa các muối mật, bilirubin, cholesterol, các acid béo và lecithin.

Các enzyme thủy phân chất đường (gọi chung là carbohydrases) thì phong phú, đặc biệt ở cá ăn thực vật. Ruột cá chép trưởng thành có sự hoạt động của maltase, sucrase, lactase, melibiase, cellobiase và một glucosidase. Amylase cũng hiện diện ở cá hồi và một số cá ăn động vật nhưng với số lượng ít hơn so với cá chép và cá ăn thực vật khác. Các carbohydrase có hoạt lực cao ở cá ăn thực vật so với cá dữ do thức ăn của chúng có hàm lượng carbohydrate cao hơn.

4. Sự Hấp Thu

Nghiên cứu hấp thu là nhằm hiểu rõ cơ chế mà các dưỡng chất đi qua thành ruột và phân phối thông qua sự tuần hoàn.

Quá trình hấp thu ở cá được nghiên cứu ngược – bất cứ chất gì không xuất hiện trong phân được giả thiết đã được hấp thu. Để nghiên cứu sự tiêu hóa hay hấp thu người ta bổ sung một chất chỉ thị mà không thể tiêu hóa hay hấp thu vào trong thức ăn (chẳng hạn chromium oxide). Có một sự thay đổi lớn tỉ lệ thức ăn ăn vào được hấp thu tùy thuộc khả năng tiêu hóa của nó. Thức ăn chứa số lượng lớn vật chất thực vật hay chất không thể tiêu hóa như bùn có mức độ hấp thu nhỏ hơn 20%. Cá hồi được cho ăn thức ăn chế biến tiêu biểu có tỉ lệ hấp thu khoảng 80%.

Các cơ chế hấp thu ở cá không rõ. Ở động vật hữu nhũ có hai con đường hấp thu. Các sản phẩm thủy phân carbohydrate và protein đi ngang các tế bào thượng bì ruột vào máu. Các lipid, nếu được thủy phân thành glycerol và acid béo sẽ được hấp thu tương tự; nhưng nếu không được thủy phân và được nhũ tương hóa (các giọt mỡ có kích thước nhỏ) sẽ đi vào các ống bạch huyết trong các vi nhung mao ruột và sau đó vào tuần hoàn máu. Ở cá có một hệ thống bạch huyết nhưng sự hiện diện của nó trong vách ruột thì tối thiểu hay không có. Tuy nhiên, sau một bữa ăn, các tế bào thượng bì ruột giàu chất lipid đã được quan sát. Ở cá hồi vân (rainbow trout), sự hấp thu lipid từ ruột sử dụng cả hai con đường cửa tụy (hepatic portal) và bạch huyết. Ở cá vền (bream), có một sự gia tăng các tế bào lymphocyte tuần hoàn trong quá trình tiêu hóa và sự gia tăng này được cho rằng để hỗ trợ cho sự hấp thu lipid (Smirnova, 1966).

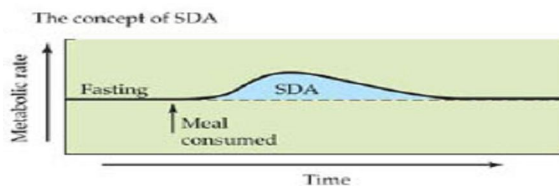
5. Cơ Chế Kiểm Soát Lượng Ăn và Phương Pháp Tính Toán Lượng Ăn của Cá

5.1 Cơ chế kiểm soát lượng ăn

- Năng lực cực đại của dạ dày có thể là yếu tố giới hạn lượng thức ăn ăn vào.

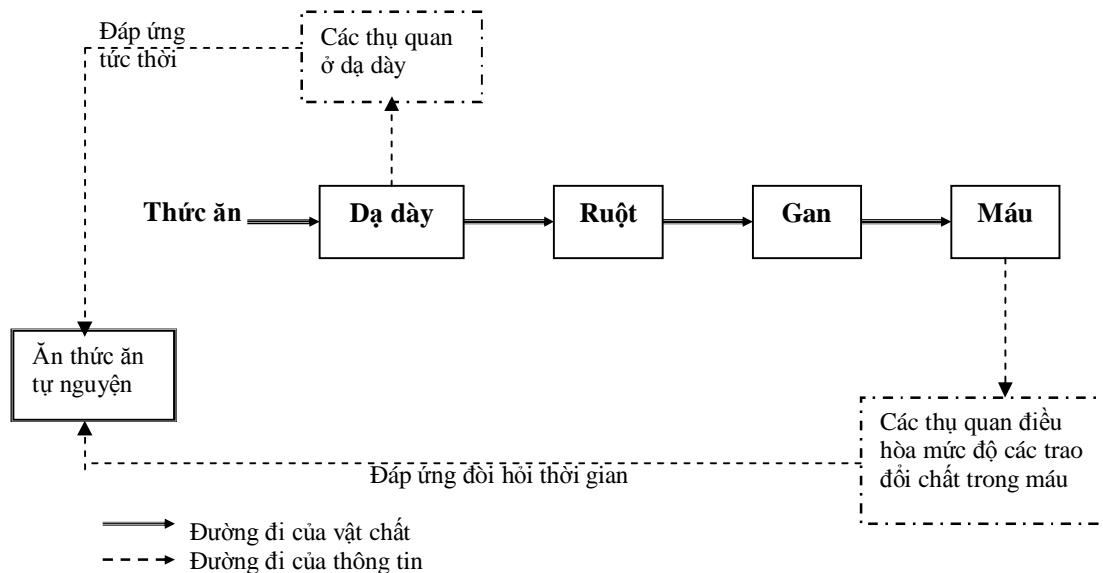
- Lượng thức ăn ăn vào để thỏa mãn nhu cầu năng lượng của cá. De Ruiter (1968) cho rằng sự thiếu năng lượng trao đổi chất (do đói) ở cá tạo ra sự gia tăng những tín hiệu dẫn đến gia tăng đáp ứng ăn mồi và việc ăn làm giảm tín hiệu dẫn đến giảm đáp ứng ăn.

- Người ta nhận thấy sau một bữa ăn dẫn đến một sự gia tăng sản xuất nhiệt và tiêu hao oxygen của con vật. Sự gia tăng cường độ trao đổi chất này được biết như là “tác động động lực đặc biệt” (Specific dynamic action, SDA) của thức ăn ăn vào. Ở cá, SDA gia tăng đột ngột sau khi ăn, đạt tới một cực đại rồi sau đó giảm dần tới một mức độ trước khi ăn. Cơ chế sinh hóa của SDA chưa được biết rõ nhưng năng lượng tạo ra được giả thiết có liên hệ đến sự khử amin của các amino acid. Nếu cường độ ăn các amino acid lớn hơn cường độ sử dụng chúng cho sự tổng hợp protein, các amino acid phải được khử amin dẫn đến sự ôxi-hóa sinh học hay cung cấp các sườn carbon (cho sự tổng hợp các chất khác) và sự bài tiết các sản phẩm nitơ phi protein. Vì vậy có thể giả thiết rằng máu có một năng lực mang cực đại đối với các chất này (các acid amin và các sản phẩm thủy phân) và hàm lượng của chúng có thể là một nhân tố kiểm soát lượng ăn.



H.15 Sơ đồ biểu thị sự gia tăng cường độ trao đổi chất gây ra bởi tác động động lực đặc biệt (SDA: Specific Dynamic Action)

Cơ chế sinh hóa của SDA chưa được biết rõ nhưng năng lượng tạo ra được giả thiết có liên hệ đến sự khử amin của các amino acid. Nếu cường độ ăn các amino acid lớn hơn cường độ sử dụng chúng cho sự tổng hợp protein, các amino acid phải được khử amin dẫn đến sự ôxi-hóa sinh học hay cung cấp các sườn carbon (cho sự tổng hợp các chất khác) và sự bài tiết các sản phẩm nitơ phi protein. Vì vậy có thể giả thiết rằng máu có một năng lực mang cực đại đối với các chất này (các acid amin và các sản phẩm thủy phân) và hàm lượng của chúng có thể là một nhân tố kiểm soát lượng ăn.



H.16 Sơ đồ cơ chế kiểm soát lượng ăn của cá

5.2 Phương pháp tính toán lượng ăn của cá

Một số phương pháp đã được sử dụng để tính toán lượng ăn của cá.

(1) Lượng ăn của cá có thể được đo dễ dàng dưới những điều kiện thí nghiệm. Sau khi một số lượng được biết của một loài cá dữ và mồi của nó được thả trong một ao. Sự ăn mồi qua một thời gian nào đó có thể được tính toán bằng cách giới thiệu một số cá mồi được đánh dấu vào trong ao và được thu mẫu ngay sau khi cá mồi được thả. Từ tỉ lệ cá mồi được đánh dấu và không được đánh dấu, số lượng cá mồi được ăn có thể được xác định.

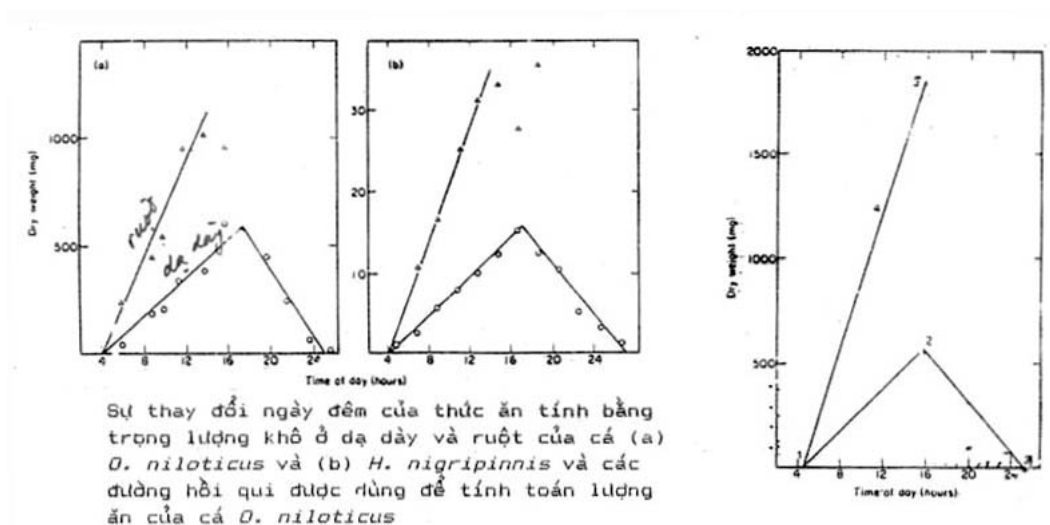
(2) Một phương pháp thực địa dùng tính toán lượng ăn của cá được đề nghị bởi Bajkov (1935) dựa trên nghiên cứu trên cá whitefish thu thập trong môi trường tự nhiên của chúng. Lượng chất chứa trong dạ dày được xác định ngay sau khi bắt, một số cá được giữ trong bể không có thức ăn và được thu mẫu dần dần để xác định lượng thức ăn còn lại trong dạ dày và thời gian để thức ăn trong dạ dày được tiêu hóa hết. Lượng ăn hàng ngày (D) được tính toán bởi công thức:

$$D = A (24/n)$$

Trong đó:

A là số lượng trung bình của chất chứa trong dạ dày

n là thời gian là trong dạ dày (thời gian tiêu hóa hết thức ăn trong dạ dày)



H.17 Phương pháp tính toán lượng ăn của cá rô phi (theo Moriarty và Moriarty, 1973)

(3) Moriarty và Moriarty (1973) tìm thấy cá rô phi (*O. niloticus*) trong hồ Geogre (Uganda) có dạ dày trống rỗng khoảng từ 1 đến 4 giờ sáng. Cá bắt đầu ăn môi vào lúc sáng sớm và chất chứa trong dạ dày gia tăng dần dần. Sự gia tăng này tiếp tục cho đến khi cá ngừng ăn vào lúc chiều tối. Sau đó có sự giảm dần trọng lượng thức ăn trong dạ dày. Trong khi ăn môi, một phần thức ăn được đưa ngay xuống ruột. Do đó có một sự gia tăng dần dần thức ăn trong ruột cho tới khoảng 12 giờ trưa, là thời điểm thức ăn đi đến hậu môn và được thải ra ngoài. Từ những tính toán hồi qui lượng thức ăn trong dạ dày và trong ruột, các tác giả đã tính toán được lượng thức ăn hàng ngày của cá rô phi. Sự tương quan giữa lượng thức ăn hàng ngày (tính bằng trọng lượng khô) và trọng lượng cá được cho bởi công thức:

$$Y = 271 + 13,3X$$

Trong đó:

Y là lượng phytoplankton thức ăn ăn vào (mg/ngày)

X trọng lượng tươi của cá (g)

(4) Lượng ăn hàng ngày có thể xác định dựa trên nhu cầu năng lượng tổng cộng của cá. Phương pháp này bao gồm những tính toán tốc độ sinh trưởng trong tự nhiên, những đo

lượng trong phòng thí nghiệm về năng lượng được sử dụng cho quá trình trao đổi chất, mất qua phân và bài tiết (trong nước tiểu, qua mang):

$$C = P + R + E$$

Trong đó:

C là nhu cầu năng lượng (Kcalo) tổng cộng;

P là nhu cầu năng lượng cho sinh trưởng;

R là nhu cầu năng lượng cho trao đổi chất;

E là năng lượng bị mất qua phân và bài tiết.

(5) Elliott và Person (1978) đã tính toán lượng ăn hàng ngày của cá từ số lượng thức ăn hiện diện trong dạ dày và cường độ bài thải thức ăn của dạ dày (stomach evacuation rate).

Gọi: R là cường độ bài thải thức ăn của dạ dày (thường là hàm số mũ)

F là cường độ ăn mỗi của cá (là hằng số)

Thì cường độ thay đổi chất chứa trong dạ dày (S) được cho bởi công thức:

$$(ds/dt) = F - R - S \quad (1)$$

Vì vậy số lượng *thực sự* của thức ăn trong dạ dày (S_t) sau t giờ sẽ là:

$$S_t = S_0 e^{-Rt} + (F/R)(1 - e^{-Rt}) \quad (2)$$

Trong đó S_0 là lượng thức ăn ban đầu có trong dạ dày (ở thời điểm thu mẫu), e là cơ số của hàm số mũ và R là cường độ bài thải thức ăn của dạ dày được tính theo công thức:

$$R = (\ln S_0 - \ln S_0') \quad (3)$$

Cường độ ăn trong mỗi giờ được cho bởi:

$$F = [(S_t - S_0 e^{-Rt})R] / (1 - e^{-Rt}) \quad (4)$$

Và lượng ăn trong t giờ là:

$$C_t = F * t = [(S_t - S_0 e^{-Rt})R * t] / (1 - e^{-Rt}) \quad (5)$$

Lượng ăn ngày đêm của cá sẽ là:

$$C = \sum C_t \quad (\text{với } C_t > 0) \quad (6)$$

Trong công thức này (6) đòi hỏi phải tính toán lượng chất chứa trung bình của dạ dày lúc bắt đầu (S_0) và chấm dứt (S_t) của thời gian (t giờ) giữa các lần thu mẫu và tính toán lượng bài thải thức ăn của dạ dày (R).

Trong thực tiễn cần tiến hành thu mẫu liên tục trong 24 giờ, khoảng cách giữa các lần thu mẫu là t giờ. Ở mỗi lần thu mẫu, một nửa số cá bị giết để xác định lượng chất chứa của dạ dày lúc bắt đầu (S_0), một nửa số cá được giữ trong bể không chứa thức ăn và bị giết

sau t giờ để xác định lượng chất chứa của dạ dày S_0' . Các giá trị này được dùng để tính toán St (công thức 2) và R (công thức 3).

6. Các Yếu Tố Ảnh Hưởng đến Cường Độ Ăn Môi và Tiêu Hóa ở Cá

Tốc độ tiêu hóa của cá biểu thị cường độ thủy phân của thức ăn trong ống tiêu hóa dưới tác dụng của các enzyme tiêu hóa, nó liên hệ đến khối lượng thức ăn được thủy phân và khối lượng vật chất mới được tạo thành. Tốc độ tiêu hóa của cá phụ thuộc vào nhiều yếu tố bên trong cũng như bên ngoài cơ thể.

6.1 Nhiệt độ

Cá ở trạng thái nghỉ ngơi có nhiệt cơ thể bằng nhiệt môi trường ngoài. Mọi sự thay đổi của nhiệt độ bên ngoài đều ảnh hưởng rất lớn đến quá trình trao đổi chất ở cá. Cá chép là loài cá sống ở vùng nước ấm, khoảng nhiệt độ thích ứng là 8–30°C. Khi nhiệt độ môi trường xuống thấp hơn 8°C cá chậm tăng trưởng. Khi nhiệt độ gia tăng thì cường độ tiêu hóa gia tăng nhưng khi vượt ngưỡng thích hợp trên (> 30°C) thì cường độ trao đổi chất lại giảm.

Nhiệt độ tăng làm tăng đáp ứng ăn môi của cá. Nhiệt độ tăng cũng làm tăng lượng ăn (% trọng lượng cơ thể/ngày) của cá.

6.2 Sự thay đổi theo mùa và ngày đêm

Tùy theo thời gian trong năm nhiệt độ của môi trường sẽ thay đổi và đồng thời ảnh hưởng đến cường độ trao đổi chất ở cá. Các thực nghiệm nghiên cứu về sự biến đổi cường độ tiêu hóa ở cá hồi ngày và đêm cho thấy nhu cầu về oxygen giảm thấp trong khoảng thời gian từ 9–12 giờ, khoảng 5–8 giờ sáng và khoảng 15–20 giờ thì nhu cầu oxygen của cá lên cao nhất. Đây là thời điểm cho cá ăn thích hợp nhất. Khi hàm lượng oxygen của nước giảm sẽ làm giảm lượng ăn của cá.

6.3 Sự thay đổi theo tuổi và sự thành thực sinh dục

Cá lớn ăn nhiều thức ăn hơn cá nhỏ nhưng lượng ăn tương đối (% trọng lượng cơ thể) của cá nhỏ cao hơn cá lớn. Các nghiên cứu cho thấy cường độ tiêu hóa thức ăn ở cá giảm khi tuổi gia tăng. Ví dụ: ở cá chép một tuổi sử dụng thức ăn trong một giờ ở 17°C cao hơn gấp 2 lần so với cá chép 3 tuổi trong cùng thời gian. Thực nghiệm cho thấy có một sự thay đổi khá lớn về nhu cầu dinh dưỡng đối với sự thành thực của tuyến sinh dục. Trong thời kỳ thành thực sinh dục, cá cần một lượng thức ăn nhiều hơn so với thời gian đẻ trứng.

6.4 Sự thay đổi theo các hoạt động của cơ

Các thực nghiệm cho thấy các loài cá sống ở sông với dòng chảy mạnh có nhu cầu O_2 cao hơn so với các loài cá sống ở vùng nước tĩnh. Bơi lội đòi hỏi năng lượng vì vậy lượng ăn gia tăng với mức độ vận động. Lưu tốc của nước tăng cũng làm tăng lượng ăn của cá.

6.5 Sự thay đổi theo điều kiện môi trường

Đối với các loài cá nước ngọt khi độ pH < 3,6 hoặc > 10,8 quá trình trao đổi chất sẽ ngừng hẳn và cá chết. Nhu cầu oxygen của cá đạt mức tối ưu ở độ pH từ 7 – 8. Cường độ trao đổi chất ở cá còn bị ảnh hưởng bởi yếu tố độ mặn của nước. Thông thường cường độ trao đổi chất gia tăng đôi chút khi độ mặn tăng. Tuy nhiên khi độ mặn tăng quá lớn và vượt quá khả năng chịu đựng của cá, cường độ trao đổi chất sẽ giảm. Khi cường độ trao đổi chất tăng, cá cần nhiều năng lượng nên lượng ăn của cá cũng tăng và ngược lại.

6.6 Các yếu tố khác

Sự hợp đàn có thể dẫn đến sự thiếu cục bộ lượng thức ăn trong vùng bị chiếm giữ bởi đàn và vì vậy có thể giảm lượng ăn của từng cá thể. Mật độ thức ăn tăng sẽ làm giảm cường độ ăn của cá.