

CHƯƠNG VIII. TRAO ĐỔI CHẤT VÀ DINH DƯỠNG

A. Trao đổi chất

1. Ý nghĩa sinh vật học của trao đổi chất

Trao đổi chất là đặc trưng cơ bản của cơ thể sống. Đó là điểm cơ bản để phân biệt giữa sinh vật và phi sinh vật. Trao đổi chất ngừng thì sự sống không còn nữa.

Trao đổi chất là sự sử dụng sinh học các chất dinh dưỡng hấp thu được cho quá trình tổng hợp (chẳng hạn cho sinh trưởng) và tiêu phí năng lượng. Trao đổi chất bao gồm hai quá trình cơ bản trái ngược nhau và có liên hệ mật thiết với nhau là đồng hóa và dị hóa. Đồng hóa là quá trình biến đổi những vật chất hữu cơ có cấu tạo đơn giản thành những vật chất có cấu tạo phức tạp để xây dựng cơ thể và tạo ra nguồn năng lượng dự trữ. Dị hóa là quá trình biến đổi những vật chất cấu tạo cơ thể và nguồn năng lượng dự trữ có cấu tạo phức tạp thành những vật chất đơn giản và phóng thích năng lượng mà cơ thể có thể lợi dụng được. Đồng hóa và dị hóa hoàn thành được là nhờ hai phản ứng phân giải và tổng hợp.

Những vật chất dinh dưỡng đều có tiềm tàng năng lượng nhất định nên trong quá trình vật chất biến đổi thì kèm theo sự biến đổi về năng lượng vì thế *trao đổi chất bao gồm hai mặt không tách rời nhau là trao đổi vật chất và trao đổi năng lượng.*

Trao đổi chất lại bao gồm hai nội dung:

- (1) sự trao đổi vật chất và trao đổi năng lượng giữa cơ thể với môi trường;
- (2) Sự chuyển hóa vật chất và năng lượng bên trong cơ thể.

2. Trao đổi chất

2.1 Trao đổi chất protein

Protein là thành phần quan trọng nhất của mọi cơ thể sống. Nó chiếm khoảng 16–18% trọng lượng cơ thể động vật và trong cơ thể nó ở *trạng thái cân bằng động*. Cân bằng động có nghĩa là các sản phẩm trung gian của quá trình trao đổi chất protein tuy có thể tạm thời ổn định nhưng về chất thì không ngừng đổi mới.

Khác với các hợp chất hữu cơ khác cũng tham gia tạo thành cơ thể, trong protid ngoài carbon, hydro, oxygen ra còn có nitrogen, sulfur và đôi khi có cả phospho. Protid phổ biến nhất là albumin và globulin chứa khoảng 54% C, 7% H, 16% N, 1% S và 0,22% O. *Mỗi loài động vật có các protein chuyên biệt của nó.*

2.1.1 Chuyển hóa protein trong cơ thể

Protein trong thức ăn sau khi tiêu hóa được hấp thu vào máu dưới dạng các acid amin rồi qua tuần hoàn tĩnh mạch cửa vào gan. Sau khi được hấp thu vào cơ thể, các acid amin thức ăn cùng với các acid amin từ quá trình dị hóa protein trong cơ thể tạo thành ‘tập hợp trao đổi chất các acid amin’. Các acid amin được chuyển hóa theo các hướng sau:

- Được tổng hợp thành protein mới trong cơ thể, bao gồm cả protein huyết tương và hemoglobin. Ở các động vật trưởng thành các protein luôn luôn được thay thế với những tỉ lệ khác nhau. Ở chuột 1/2 tổng số protein được thay thế trong 17 ngày, ở người là 86 ngày.

- Tạo thành những chất đặc biệt có bản chất protein như các hormone, các nucleic acid, các enzyme.

- Những acid amin dùng làm nguồn năng lượng sẽ được khử amin để tạo thành keto acid, từ keto acid sẽ tạo thành glycogen như nguồn dự trữ năng lượng tạm thời và thành lipid như nguồn dự trữ năng lượng lâu dài. Keto acid cũng có thể ôxi-hóa thành CO₂ và H₂O để giải phóng năng lượng cho cơ thể sử dụng.

Ngoài ra phần có đạm (gốc amin) có thể biến đổi thành ammonia, urea hoặc uric acid thải ra ngoài cơ thể.

- Thông qua tác dụng thay đổi gốc amin, gốc amin có thể chuyển sang các hợp chất khác tạo thành acid amin mới.

- Qua tác dụng khử gốc COOH tạo thành amin, bằng con đường này tyrosine chuyển thành tyramin và histidine thành histamin, là những chất có hoạt tính sinh học.

- Một phần acid amin có thể thải theo nước tiểu và phân.

2.1.2 Cân bằng nitơ

Sự cân bằng nitơ được biểu thị bằng công thức sau:

$$\frac{N}{n + n'} = k$$

N: lượng nitơ lấy vào qua thức ăn

n: lượng nitơ thức ăn không hấp thu được

n': lượng nitơ bị phân giải và bài tiết ra ngoài

- Khi $k = 1 \Rightarrow N = n + n'$ được gọi là trạng thái cân bằng đều xảy ra ở những cơ thể đã trưởng thành.

- Khi $k > 1 \Rightarrow N > n + n'$ được gọi là trạng thái cân bằng dương xảy ra trong thời kỳ cơ thể sinh trưởng, phát dục, hồi phục sức khỏe sau khi ốm hay sau khi đói.

- Khi $k < 1 \Rightarrow N < n + n'$ được gọi là trạng thái cân bằng âm xảy ra trong thời kỳ cơ thể già cỗi, đau ốm, thiếu dinh dưỡng hay là bị đói lâu ngày.

2.1.3 Vai trò của gan trong trao đổi chất protein

- Tổng hợp protein cho cơ thể.

Các loại protein huyết tương (prothrombin, fibrinogen) chủ yếu được tổng hợp ở trong tế bào gan.

- *Giải độc các sản phẩm phân giải protein.*

Gan có tác dụng biến đổi NH_3 (ammonia) do quá trình khử amin thành urea để được loại thải trong nước tiểu. Nếu cơ năng của gan bị phá vỡ, urea không hình thành được, lượng ammonia tăng lên động vật sẽ bị ngộ độc mà chết.

2.1.4 Vai trò của protein trong cơ thể

Khác với lipid và carbohydrate, acid amin trong cơ thể không có khả năng dự trữ và cũng không có chỗ dự trữ nhất định. Acid amin thừa trong ‘tập hợp các acid amin’ bị khử amin và sườn carbon được ôxi-hóa tạo năng lượng hay biến đổi thành carbohydrate hay lipid.

- Protein có vai trò vô cùng quan trọng đối với cơ thể, nó là thành phần cấu tạo của cơ thể (là thành phần chủ yếu tạo nên nguyên sinh chất tế bào), là nguyên liệu bổ sung và phát triển cơ thể. Có thể nói quá trình sinh trưởng của cơ thể là quá trình tổng hợp protein mới trong cơ thể.

Một số loại acid amin như tryptophane, lysine, histidine... rất cần thiết cho sự sinh trưởng cơ thể động vật mà bản thân chúng không tự tổng hợp được, phải dựa vào sự cung cấp từ thức ăn. Nếu thức ăn thiếu các thành phần acid amin đó thì sinh trưởng của động vật bị sút kém. Những chất này gọi là acid amin thiết yếu hay còn gọi là acid amin không thay thế được.

Protein nào chứa đầy đủ các loại acid amin gọi là protein có giá trị hoàn toàn. Những protein nào chứa nhiều loại acid amin thiết yếu thì có giá trị dinh dưỡng cao hơn.

- Protein còn là nguồn năng lượng. Mỗi gram protein được ôxi-hóa trong cơ thể sẽ sinh ra một năng lượng là 4,25 kcal.

2.2 Trao đổi chất lipid

Trong ống tiêu hóa mỡ của thức ăn được phân giải thành glycerol và acid béo. Khi vào tế bào biểu mô của màng nhày ruột chúng lại hợp thành mỡ trung tính rồi đi vào hệ bạch huyết, một phần nhỏ đi vào máu (30%).

2.2.1 Sự chuyển hóa lipid trong cơ thể

Khi vào cơ thể mỡ được chuyển hóa theo các hướng sau:

- *Dự trữ lại dưới dạng “mỡ dự trữ”, chủ yếu dưới da và các mô liên kết nội tạng.*

Các loài cá khác nhau thì nơi tích lũy mỡ cũng khác nhau. Cá sụn mỡ tích lũy ở gan nhiều nhất, cá chép tích lũy ở mỡ màng ruột, cá chày tích lũy mỡ nhiều nhất ở tổ chức liên kết dưới da, có loài tích lũy mỡ ở cơ.

- *Tổng hợp những thành phần cấu tạo tế bào của các tổ chức cơ thể (phospho-lipid).*

- Phân giải thành glycerol và acid béo sau đó *trực tiếp oxi hóa* thành CO_2 và H_2O hoặc *chuyển biến thành glycogen gan*.

- Được các tuyến thể sử dụng để tạo nên *thành phần của chất nội tiết đặc biệt như các hormone steroid*.

2.2.2 Vai trò của gan trong chuyển hóa lipid

Mỡ ở trong gan rất hoạt động về mặt trao đổi chất. Ba tác dụng chủ yếu của gan là:

- Làm cho acid béo bão hòa thành không bão hòa tạo điều kiện thuận lợi cho sự phân giải tiếp tục hoặc chuyển hóa của chúng.

- Tạo thành các vật chất phospholipid để tham gia xây dựng các mô (màng tế bào, nguyên sinh chất) hay bị ôxi-hóa.

- Tạo thành các thể ketone là sản phẩm trung gian của chuyển hóa mỡ. Sau khi được tạo thành ở gan các thể ketone này sẽ được chuyển đến các mô, nhất là mô cơ, để ôxi-hóa và sinh năng lượng.

2.2.3 Vai trò của lipid trong cơ thể

- Lipid là nguyên liệu có năng lượng cao nhất, 1 gr lipid khi được ôxi-hóa sẽ sinh ra 9,45 kcal. Lipid lại có thể dự trữ nhiều trong cơ thể nên có ý nghĩa quan trọng về mặt dự trữ năng lượng.

- Mỡ là dung môi của nhiều vitamin (A, D, E, K). Khi ăn những thức ăn có mỡ cũng thường có các loại vitamin này.

- Các acid béo có thể được tạo thành trong cơ thể do một loạt phản ứng phân giải và tổng hợp acid béo, chiều hướng của quá trình này phụ thuộc vào nhu cầu năng lượng của cơ thể. Tuy nhiên, các acid *linoleic, linolenic, arachidonic* và một số acid khác có lẽ không thể tổng hợp được trong cơ thể động vật, đó là những acid béo không thể thay thế chỉ có trong thực vật. Khi thức ăn thiếu những acid này thì sự trao đổi mỡ, thành thực sinh dục, ... bị rối loạn.

- Mỡ là một trong các thành phần của tổ chức, đặc biệt phospholipid là thành phần quan trọng của màng tế bào và nguyên sinh chất có liên quan đến tính thấm thấu của tế bào.

2.3 Trao đổi chất carbohydrate (COH)

Các đường đa (polysaccharide) trong thức ăn sau khi tiêu hóa biến thành các đường đơn (monosaccharide). Khi monosaccharide được hấp thu vào máu thì biến thành cái gọi là đường máu. Qua sự tuần hoàn của máu, đường máu phân bố đến khắp bộ phận trong cơ thể.

2.3.1 Sự chuyển hóa của COH trong cơ thể

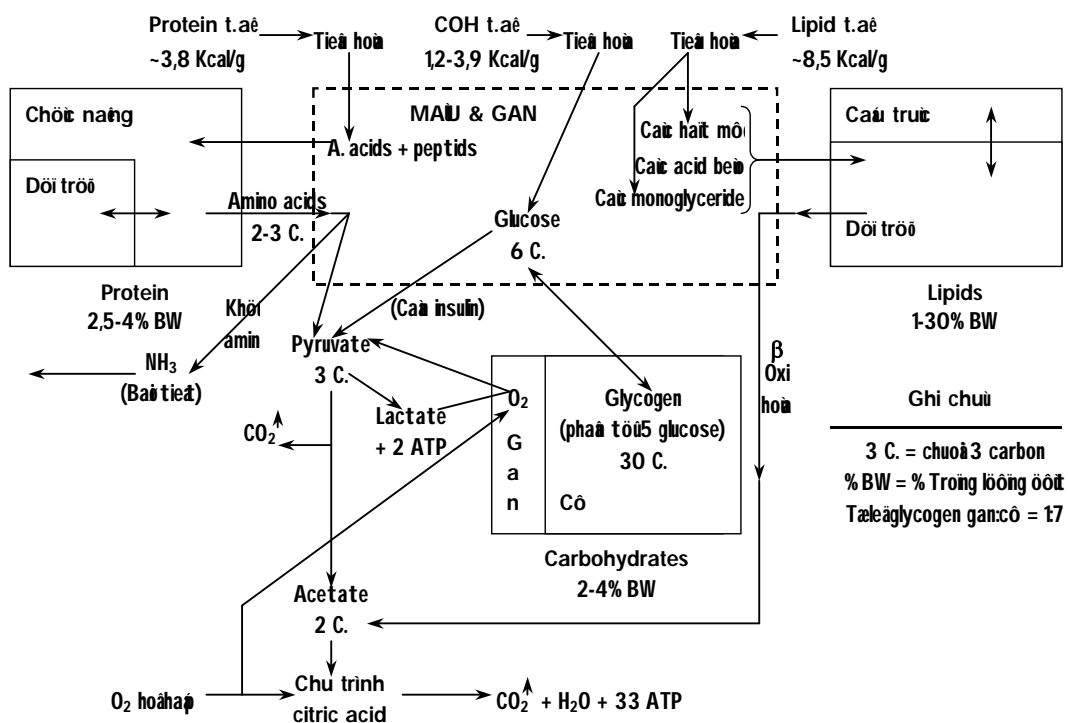
Có 3 bước chuyển hóa:

- Một phần được các mô trực tiếp sử dụng làm nguyên liệu cung cấp năng lượng.
- Một phần được tổng hợp thành năng lượng dự trữ tạm thời glycogen, chủ yếu ở gan và cơ. Tỷ lệ hàm lượng glycogen của gan và cơ là 1:7.
- Một phần lớn glucose chuyển hóa thành lipid như nguồn năng lượng lâu dài.

2.3.2 Vai trò của gan trong chuyển hóa COH

- Vì tất cả động vật sử dụng glucose như một nguồn năng lượng cho các hoạt động của bản thân chúng nên gan có một vai trò quan trọng trong sự trao đổi chất đường. Trước hết, nó duy trì một nguồn quan trọng của glycogen vượt quá nhu cầu trao đổi chất của riêng bản thân nó, sẵn sàng chuyển hóa thành glucose tự do bởi quá trình glucogenolysis tức là sự phân giải glycogen để duy trì hàm lượng đường máu. Về phương diện này glycogen gan tác động như một nguồn carbohydrate cho toàn bộ cơ thể. Sau khi glucose thức ăn đi từ ruột vào máu và nồng độ glucose máu gia tăng, gan hấp thu một số glucose này từ máu và biến đổi nó thành glycogen, và cùng với các cơ quan khác như cơ, não và các mô khác làm cho hàm lượng đường máu dần dần giảm xuống. Khi glucose máu giảm xuống dưới một mức nào đó, một phần của glycogen gan được phân giải và giải phóng vào trong máu là glucose tự do và bằng cách này hàm lượng đường máu được giữ trong những biến động nhỏ.

- Vai trò quan trọng khác của gan trong trao đổi chất đường là tổng hợp glucose mới (gluconeogenesis). Trong khi đó các cơ có thể sử dụng mỡ dự trữ như một nguồn năng lượng nhưng hệ thống thần kinh thì phụ thuộc vào glucose dẫn xuất từ acid amin được tạo ra bởi sự phân giải các protein mô.



H.41 Các con đường trao đổi chất chính của các protein, carbohydrate và lipid ở cá

2.3.3 Vai trò COH trong cơ thể

COH là nguồn năng lượng chủ yếu cho mọi hoạt động sống của cơ thể. Mỗi gr glucose khi ôxi-hóa hoàn toàn sản sinh ra 4,25 Kcal. Khi thức ăn chứa COH tăng lên thì sự phân giải lipid và protid trong cơ thể giảm đi, vì năng lượng chủ yếu do glucose cung cấp.

Glucose sau khi được hấp thu vào máu sẽ chuyển hóa thành glycogen như nguồn dự trữ năng lượng tạm thời và phần lớn thành lipid như nguồn dự trữ năng lượng lâu dài.

COH là một trong những thành phần không thể thiếu được trong cấu tạo của tổ chức cơ thể như các chất glucoprotein ở màng tế bào.

2.4 Trao đổi chất nước

Nước trong cơ thể có tỉ lệ cao nhất, ở động vật cao đẳng có khoảng 70–75% nước so với trọng lượng, ở loài cá có khoảng 80–85%. Nói chung tỉ lệ đó tương đối ổn định, song sự ổn định này cũng là một loại cân bằng động, nghĩa là nước trong cơ thể luôn luôn mất đi nhưng lại được bổ sung không ngừng.

Nước trong cơ thể một phần nhỏ ở dạng tự do, nhưng phần lớn ở dạng liên kết; ví dụ liên kết với protid thành thể keo. Trạng thái liên kết này làm cho nước mất tính chất chuyển động và sức hòa tan.

Trong tình trạng mất nước sẽ tạo nên sự rút nước ở tổ chức đồng thời cũng sẽ dẫn đến mất nhiều muối ảnh hưởng đến sự cân bằng acid-base, dẫn đến tình trạng ngộ độc acid. Nước trong cơ thể có ý nghĩa quan trọng về sinh lý. Bởi vì:

- Nước là thành phần quan trọng của nội môi trường. Nếu nước giảm xuống thì nồng độ thẩm thấu của máu tăng lên, máu chảy chậm chạp không thể cung cấp kịp thời các chất dinh dưỡng cho các cơ quan, trở ngại đến sự trao đổi chất của các tổ chức.

- Mọi phản ứng sinh hóa trong cơ thể đều xảy ra trong nước. Thiếu nước sẽ trực tiếp ảnh hưởng đến quá trình sinh hóa của cơ thể.

- Tỉ nhiệt của nước tương đối cao và nước có thể dự trữ được nhiều nhiệt nên có thể ngăn chặn sự biến đổi đột ngột của thân nhiệt, duy trì sự hoạt động bình thường về trao đổi chất trong cơ thể.

Vai trò quan trọng của nước có thể được minh họa, ví dụ khi cá bị đói lâu, mỡ dự trữ hoàn toàn bị tiêu biến nhưng cá vẫn sống; song chỉ cần mất 10% nước của toàn cơ thể, cá sẽ chết.

Cá là động vật thủy sinh, dịch cơ thể có áp suất thẩm thấu rất khác với môi trường bên ngoài nên thường xuyên có sự trao đổi nước giữa cơ thể với môi trường. Thông qua hoạt động của thận, cá có thể điều hòa quá trình trao đổi này.

2.5 Sự trao đổi muối khoáng

Ngoài các chất chủ yếu như đạm, đường, mỡ được tạo thành từ carbon, hydro, oxygen và nitrogen ra, trong cơ thể còn có khá nhiều nguyên tố tạo thành muối vô cơ cung

cấp cho nhu cầu của cơ thể. Vai trò của chúng khác nhau, có loại là nguyên liệu tạo nên tổ chức, có loại là chất cần thiết để duy trì chức năng sinh lý bình thường, có loại là chất xúc tác phản ứng hóa học.

- là nguyên liệu của tổ chức như các muối phosphate potassium và carbonat potassium là thành phần quan trọng của xương và răng. Sắt là thành phần quan trọng của myoglobin và hemoglobin; phospho là thành phần quan trọng của phospholipid... Tất cả đều là những thành phần không thể thiếu được để duy trì sự hoạt động bình thường của cơ thể.

- loại duy trì chức năng sinh lý bình thường như các loại muối kiềm giúp cân bằng acid-base, duy trì áp suất thẩm thấu và cân bằng nước, v.v.

- là chất xúc tác như trong phản ứng trao đổi chất COH, Mg^{2+} có thể thúc đẩy cho phản ứng tiến hành thuận lợi. Một số các kim loại là chất hoạt hóa các enzyme tiêu hóa...

- các muối khoáng có vai trò đặc biệt quan trọng trong sự dẫn truyền thần kinh và là thành phần cấu tạo của các hormone có tác dụng điều hòa quá trình trao đổi chất bình thường của cơ thể dưới ảnh hưởng của các yếu tố bên trong cũng như bên ngoài.

Ở cá thường xuyên có sự trao đổi muối khoáng với môi trường bên ngoài. Cá thông qua hoạt động của mang, ruột và thận để điều hòa các quá trình trao đổi này.

+ Tác dụng sinh lý của một số nguyên tố vi lượng

Nguyên tố vi lượng tồn tại trong cơ thể với một lượng rất nhỏ (10^{-3} – $10^{-12}\%$) nhưng có ảnh hưởng rõ rệt đến quá trình trao đổi chất của cơ thể. Những nguyên tố quan trọng nhất là sắt (Fe), đồng (Cu), cobal (Co), iod (I), mangan (Mn), kẽm (Zn) và fluor (F).

- Sắt (Fe): Fe trong cơ thể dưới dạng hợp chất hữu cơ (hemoglobin, myoglobin...) và hợp chất vô cơ (Fe dự trữ). Sắt dự trữ chủ yếu ở trong gan sau đó là tỳ tạng và tủy xương. Sắt trong cơ thể ở nhiều dạng khác nhau về phương diện kết hợp hóa học và về phương diện chức năng.

Sắt là một thành phần của hemoglobin giữ vai trò vận chuyển oxygen.

- Đồng (Cu): Cu là bộ phận tạo nên nhiều enzyme ôxi-hóa như polyphenol oxidase, lactase, acid ascorbic oxidase và tyronase nên nó có liên hệ chặt chẽ với hô hấp mô bào. Cu là chất xúc tác tạo thành Hb, thúc đẩy sự sử dụng sắt. Thiếu đồng thì sự biến dưỡng Fe cũng bị ảnh hưởng, động vật xuất hiện triệu chứng thiếu máu có tính chất dinh dưỡng, sinh trưởng ngừng.

Đồng tham gia tạo thành sắc tố đen. Lượng Cu cần thiết vào khoảng 6/7 Fe.

- Cobal (Co): Co là một bộ phận tạo thành vitamin B₁₂. Ở cá chép, sự bổ sung Co trong thức ăn làm gia tăng số lượng hồng cầu và hàm lượng Hb, giảm tỉ lệ chết, gia tăng sinh trưởng và sinh sản và gia tăng sự lợi dụng thức ăn của cá.

- Iod (I): hàm lượng iod trong cơ thể rất ít, đa số chứa trong tuyến giáp, I tham gia tạo thành Iodotyrosine và thyroxine được phân bố rộng rãi và chỉ có ở động vật xương sống.

Iod thông qua hoạt động của tuyến giáp để kích thích trao đổi chất của cơ thể. Nếu thiếu I động vật bị các rối loạn về sinh trưởng và thành thực sinh dục.

- Mangan (Mn): Mn là chất kích thích của nhiều enzyme trong cơ thể, nó có ảnh hưởng trực tiếp đến việc tích lũy Ca, P và thúc đẩy tác dụng tạo xương.

Khi trong thức ăn hàng ngày của động vật non không đủ Mn thì hàm lượng enzyme phosphatase trong máu và xương giảm ảnh hưởng đến hóa cốt xương của con vật, xương bị biến hình. Động vật trưởng thành thiếu Mn thì chức năng sinh dục sẽ suy yếu.

- Kẽm (Zn): Zn là thành phần cần thiết của enzyme carbonic anhydrase, chất xúc tác sự hydrat hóa của CO₂ trong nhiều mô như mang, tế bào máu đỏ và thận động vật xương sống cho nên Zn là nhân tố cần thiết cho quá trình hô hấp của mô bào và cân bằng acid-base của thận.

- Fluor (F): F được tìm thấy trong các chất đơn vị ở xương và răng nhưng trong sự thặng dư gây ra những cấu trúc không bình thường. F có thể ức chế một số enzyme do đó khi F quá nhiều sẽ ảnh hưởng đến trao đổi chất.

2.6 Vitamin và sự trao đổi chất

Vitamin là những chất hữu cơ cần thiết cho cơ thể. Chúng không phải là những nguyên liệu chủ yếu để tạo nên cơ thể, cũng không thể cung cấp năng lượng nhưng lại là *một trong những thành phần của nhiều enzyme quan trọng tham gia vào quá trình trao đổi chất*. Lượng vitamin được đòi hỏi rất ít nhưng vì phần lớn động vật không tự tổng hợp được nên phải lấy từ thức ăn. Khi cơ thể thiếu hay thừa vitamin thì động vật sẽ mắc những loạn chứng đặc biệt – các bệnh thiếu hay thừa vitamin.

2.6.1 Vitamin hòa tan trong nước

Các vitamin hòa tan trong nước có chức năng như các coE trong các phản ứng trao đổi chất chuyên biệt, cần thiết đối với hầu hết, nếu không nói là tất cả, tế bào động vật.

2.6.2 Vitamin tan trong mỡ

- Các vitamin A: được biết dưới 2 hình thức A₁ và A₂. Vitamin A₁ hiện diện ở động vật xương sống cao đẳng và cá biển, còn A₂ chiếm ưu thế ở cá nước ngọt. Hai phân tử vitamin A được tạo thành từ một phân tử β carotene, có trong nhiều thực vật, xảy ra ở gan, nhưng chính ở ruột.

Trong sự thiếu hụt trầm trọng nó có thể gây ra sự trì hoãn sự phát triển xương và làm tổn thương da cá. Dư thừa vitamin A trong khẩu phần có thể gây độc, triệu chứng là sinh trưởng giảm, microhematocrit bị hạ thấp và sự bào mòn vi đuôi và cuống đuôi.

- Vitamin D: có nhiều hình thức D₁, D₂, D₃

D_3 hiện diện ở gan cá giúp sự hấp thu Ca từ ống tiêu hóa, và với parahormone điều hòa mức độ canxi máu và sự hoạt hóa Ca cho sự khoáng hóa xương.

- Vitamin E: sự thiếu hụt vitamin E gây ra một sự thoái hóa của biểu bì tinh nang cho ra những tình trạng không hoạt động. Sự hoại tử gan, xuất huyết cục bộ và tổn thương tinh sào đã được quan sát ở cá.

- Vitamin K: hiện diện với 2 hình thức K_1 và K_2

Ở thịt cá có K_2 , kích thích sự tạo thành prothrombin cần thiết cho sự đông máu. Sự thiếu hụt dẫn đến sự xuất huyết.

B. Năng lượng sinh học (bioenergetics)

1. Tổng quan

Bioenergetics là nghiên cứu việc sử dụng năng lượng bởi các sinh vật sống. Đối với động vật, nghiên cứu này bao gồm phân tích các nguồn năng lượng, các phương pháp thu năng lượng, các con đường phân bố của nó trong con vật, các cường độ sử dụng dưới những điều kiện khác nhau và trạng thái năng lượng cuối cùng của các sản phẩm đang rời khỏi con vật.

Các đơn vị của năng lượng thường là calorie (cal) hay kilocalorie (Cal hay kcal) và joule (J) hay kilojoule (kJ) trên một đơn vị trọng lượng chuyên biệt. Cường độ tiêu hao (sử dụng) năng lượng thường được tính kcal/kg/giờ hay kcal/kg/ngày.

Việc đo năng lượng tiêu hao trực tiếp với sản xuất nhiệt thì khó áp dụng với các động vật máu lạnh nhỏ, chẳng hạn như cá, nên năng lượng tiêu hao luôn luôn được đo gián tiếp thông qua tiêu hao oxygen. Tiêu hao oxygen đôi khi được tính bằng mL O_2 /kg/giờ (với thể tích oxygen được điều chỉnh theo nhiệt độ và áp lực không khí) nhưng thuận tiện nhất là tính bằng mg O_2 /kg/giờ. Giữa thể tích và trọng lượng oxygen có thể chuyển đổi: 1 mg O_2 = 0,70 mL O_2 ; và giữa oxygen và năng lượng: 1 mg O_2 /kg/giờ = 0,00337 kcal/kg/giờ hay 0,081 kcal/kg/ngày, 1 kcal/kg/giờ = 297 mg O_2 /kg/giờ; và 1 kcal = 4,184 kJ.

Đối với các động vật, nguồn năng lượng cơ bản là thức ăn nhưng năng lượng thức ăn sẽ không có giá trị cho tới khi thức ăn được ăn vào, tiêu hóa và đồng hóa bởi hệ thống tiêu hóa. Phần lớn năng lượng được giải phóng từ thức ăn bởi quá trình ôxi-hóa nên năng lượng sinh học thường được khảo sát dưới dạng tiêu hao oxygen.

Các khía cạnh phân tử của dòng năng lượng (energy flow), một nội dung của trao đổi chất (metabolism), là một sự kết hợp chức năng của gan và cơ, nhưng cũng liên quan đến sự điều hòa thẩm thấu và bài tiết các sản phẩm thừa của bộ máy trao đổi chất. Một số lượng năng lượng và vật chất thô không cần cho duy trì và các yêu cầu thông thường cho hoạt động sống thường nhật sẽ được sử dụng cho tăng trưởng, sản xuất các sản phẩm sinh dục và dự trữ.

Alexander (1967) diễn tả ý tưởng chung của sự phân bố năng lượng và sự quan trọng của việc sử dụng năng lượng hiệu quả trong một công thức:

$$\mu F = g (G + H) + R + S$$

Trong đó:

F: lượng thức ăn ăn vào

G: sinh trưởng (sản xuất mô mới)

H: các giao tử

R: trao đổi chất cơ bản

S: bơi hay hoạt động khác

μ : hằng số, thường bằng 0,8 (20% thức ăn bị mất trong phân, nước tiểu, hoặc ammonia thải bởi mang mà không đi vào các con đường sản xuất năng lượng trong quá trình trao đổi chất của cá)

Yếu tố tăng trưởng và sản xuất giao tử, g, xấp xỉ bằng 2 bởi vì cần gấp đôi năng lượng để sản xuất các mô mới so với việc duy trì các mô hiện tại. Một số tỉ lệ phần trăm tiêu biểu cho việc sử dụng thức ăn trong công thức của Alexander như sau:

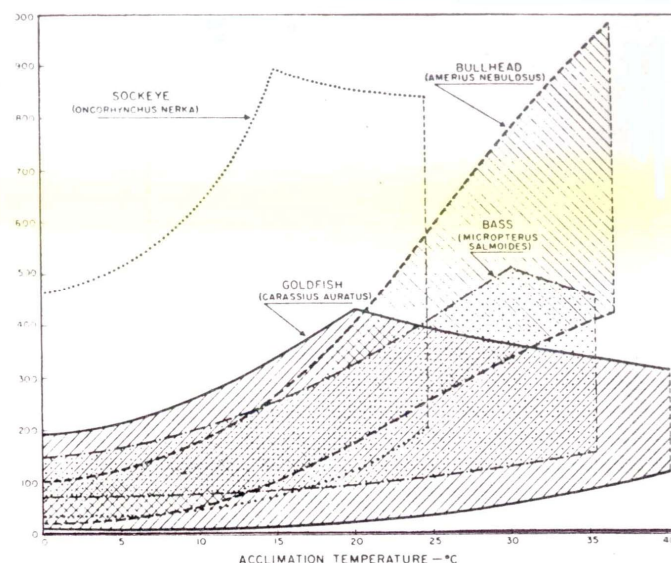
$$0,8 \times 100 = 2(5 + 1) + 34 + 34$$

Có những thời điểm làm cho các giá trị trên không chính xác, chẳng hạn cá không ăn khi di lưu hay sinh sản. Một thí dụ khác là ở cá bơn (flounders) được cho ăn một khẩu phần ăn tối thiểu vẫn tiếp tục sinh trưởng nhưng không sản sinh giao tử, $H = 0$. Hay cả hai cường độ vận động (S) và trao đổi chất cơ bản (R) có thể thay đổi theo nhiệt độ và mùa vụ.

Ý nghĩa của công thức trên là chỉ ra ảnh hưởng tương đối lớn trên sự sinh sản (H) của những thay đổi tương đối nhỏ trong bất kỳ thay đổi của các yếu tố khác. Ví dụ, nếu thức ăn ăn vào tăng từ 100 lên 101, sự sản xuất giao tử tăng từ 1 lên 1,4 (40%). Hay nếu cá ăn lượng thức ăn bình thường nhưng giảm vận động 2% ($S = 32$) thì H sẽ tăng lên 2 (100%). Sinh trưởng và sinh sản dường như là tổng số và là sự kết hợp của một lịch sử quá khứ của cá phối hợp với khả năng đề đối phó với môi trường của nó.

2. Bao hoạt động (performance envelope) của cá

Một cách diễn tả những khả năng năng lượng sinh học của một con cá là với một đa giác 4 cạnh (bao hoạt động). Các cạnh phải và trái là những giới hạn nhiệt độ gây chết cao và thấp cho một con cá nào đó trong khi các cạnh trên và dưới là các cường độ tiêu hao oxygen tối thiểu (ứng với trao đổi chất cơ sở hay tiêu chuẩn) và tối đa (hoạt động tích cực ổn định). Biên giới trên thường gồm 2 phần, phần bên trái được cho là bị giới hạn bởi nhiệt độ trong khi phần bên phải dường như bị giới hạn bởi



H.42 Cường độ tiêu hao oxygen của 4 loài cá trong sự liên hệ với nhiệt độ (theo Brett, 1972)

tính giá trị của oxygen. Phần lớn, nhưng không phải là tất cả, cá cho thấy có sự gián đoạn tương tự về cường độ tiêu hao oxygen cực đại.

Phần lớn các cường độ tiêu hao oxygen trong một ngày tiêu biểu trong đời sống của một con cá xảy ra trong các biên giới bao hoạt động của nó và phần lớn là ở nửa dưới của giới hạn cơ bản và tích cực. Giới hạn hoạt động của cá thì tương tự như lưỡng cư và bò sát nhưng thấp hơn chim và hữu nhũ.

Phạm vi trao đổi chất (metabolic scope) là tỉ số giữa cường độ tiêu hao oxygen tích cực và cơ sở. Các loài cá khác nhau có phạm vi trao đổi chất khác nhau.

3. Trao đổi năng lượng

Vật chất dinh dưỡng đều có chứa năng lượng nên quá trình trao đổi vật chất cũng kèm theo quá trình trao đổi năng lượng. Các quá trình trao đổi năng lượng rất phức tạp, hình thức đa dạng nhưng *cuối cùng đều biến thành nhiệt năng thải ra ngoài.*

3.1 Giá trị nhiệt của các chất dinh dưỡng

Mỗi gram COH hoặc lipid dù đốt cháy bên ngoài hay bên trong cơ thể đều sinh ra một năng lượng $Q = 4,25$ Kcal và $9,45$ Kcal. Mỗi gram protein khi đốt cháy bên trong cơ thể sinh ra một năng lượng $Q = 4,25$ Kcal (khi đốt cháy bên ngoài cơ thể tỏa ra $5,4$ Kcal). Trị số năng lượng của các chất dinh dưỡng *khi đốt cháy bên trong cơ thể được gọi là giá trị nhiệt của thức ăn.*

Mặc dù những giá trị này được dùng cho tất cả các loài động vật trong nhiều năm (và vẫn còn trong nhiều nghiên cứu) gần đây chúng đã được điều chỉnh tùy theo khả năng tiêu hóa của con vật được nghiên cứu.

Phillips and Brockway (1959) đã xác định các giá trị nhiệt đối với 3 loài cá hồi (brook, brown và rainbow trout) nhận thấy chúng có khả năng tiêu hóa và hấp thu 85% đối với lipid, 40% đối với carbohydrate và 90% đối với protein. Sử dụng các mức độ tiêu hóa nói trên và có sự điều chỉnh cho protein đối với hàm lượng nitơ của nó (nitrogen không thể có giá trị về năng lượng), các tác giả xác định giá trị nhiệt đối với cá hồi là $3,9$ kcal/g protein, 8 kcal/g lipid và $1,6$ kcal/g COH.

Các giá trị này không cố định đối với các loài cá khác trừ phi chúng tiêu hoá các nhóm thức ăn được đánh giá tương tự như cá hồi.

3.2 Tính toán năng lượng thức ăn

Năng lượng thức ăn được xác định bởi nhiệt sinh ra trong sự đốt cháy hoàn toàn trong một nhiệt lượng kế (calorimeter). Đơn vị tính là calorie (cal) hay kilocalorie (Cal, kcal) và joule (J) hay kilojoule (kJ) là số lượng nhiệt cần thiết để nâng nhiệt độ 1 kg nước lên 1°C . (1 kcal = $4,184$ kJ).

Có hai phương pháp được dùng để tính toán giá trị năng lượng của khẩu phần thức ăn.

(1) Năng lượng được xác định một cách trực tiếp trong một bom nhiệt lượng kế (Maynard và Loosh, 1962).

(2) Năng lượng tổng cộng của khẩu phần ăn được xác định gián tiếp từ giá trị nhiệt trung bình của các nhóm chất dinh dưỡng (protein, lipid, COH).

Phương pháp thứ hai thường được dùng vì phương pháp thứ nhất thì lâu, phức tạp và tốn kém.

4. Các yếu tố chủ yếu ảnh hưởng đến trao đổi chất cơ thể

4.1 Trao đổi chất cơ sở (tiêu chuẩn)

Với mục đích thực tiễn để đánh giá hay so sánh cường độ trao đổi chất người ta thường dùng khái niệm trao đổi chất cơ sở.

Trao đổi chất cơ sở là sự trao đổi chất của động vật trong điều kiện tiêu chuẩn. Động vật ở tình trạng yên tĩnh, dạ dày không có thức ăn, thần kinh không bị căng thẳng và nhiệt độ môi trường tối thích hợp. Năng lượng do trao đổi chất cơ sở sinh ra chủ yếu để duy trì những hoạt động tối thiểu của các cơ quan nội tạng, thần kinh và các chức năng sống tối thiểu khác, năng lượng này chỉ có thể giúp cơ thể tồn tại chứ không thể sinh trưởng.

4.2 Các yếu tố ảnh hưởng đến trao đổi chất của cá

4.2.1 Các yếu tố bên trong

+ *Loài cá*: các loài cá khác nhau có cường độ trao đổi chất khác nhau. Các loài cá có tính ăn tương tự nhau, cá nào có cường độ trao đổi chất lớn hơn thì tốc độ sinh trưởng lớn hơn.

+ *Tuổi cá*: cường độ trao đổi chất của cá nhỏ cao hơn của cá lớn.

Cá chép cỡ 12 g có cường độ trao đổi chất 24,48 kcal/kg.ngày và cá chép cỡ 100 g có cường độ trao đổi chất 7,97 kcal/kg.ngày

+ *Phái tính*: cá đực có cường độ trao đổi chất cao hơn cá cái.

+ *Thành thực sinh dục*: trong quá trình phát triển tuyến sinh dục, cường độ trao đổi chất cũng không giống nhau. Cá ở giai đoạn IV thành thực của tuyến sinh dục có cường độ trao đổi chất cao nhất.

+ *Dinh dưỡng và đói*: khi cá ăn no cường độ trao đổi chất tăng lên và khi bị đói thì cường độ trao đổi chất giảm xuống. Cá ăn các loại thức ăn khác nhau thì cường độ trao đổi chất khác nhau.

Trong những ngày đầu của sự đói, cường độ trao đổi chất giảm rất nhanh và sau đó giảm rất chậm. Khi đói năng lượng cần thiết để duy trì sự sống của động vật hoàn toàn nhờ vào vật chất của cơ thể. Ở hữu nhũ thứ tự vật chất trao đổi là glycogen, lipid và protein. Ở

cá, Nagai và Ikeda (1971) có nhận xét ngược lại, thứ tự chất trao đổi là lipid, glycogen và protein.

+ *Sự vận động*: cá vận động nhiều có cường độ trao đổi chất cao hơn cá ít vận động.

4.2.2 Các yếu tố bên ngoài

+ *Nhiệt độ*: khi nhiệt độ gia tăng thì cường độ trao đổi chất của cá tăng nhưng có một khoảng nhiệt độ, khi nhiệt độ tăng, cường độ trao đổi chất của cá tăng không đáng kể. Khoảng nhiệt này được gọi là “phạm vi nhiệt độ thích hợp của cá”. Phạm vi nhiệt thích hợp thay đổi tùy theo loài cá và giai đoạn sinh trưởng của cá. Cá lớn có phạm vi thích hợp rộng hơn cá nhỏ. Đối với mỗi loài cá có một nhiệt độ tối hảo cho trao đổi chất của nó, và nếu được cho phép một con cá sẽ chọn môi trường thuận lợi nhất về nhiệt độ, và nhiệt độ tối hảo này nằm trong phạm vi nhiệt thích hợp.

+ *Ánh sáng*: cá được giữ dưới ánh sáng có cường độ trao đổi chất lớn hơn cá giữ trong bóng tối.

+ *Mùa vụ*: cá hoạt động mạnh nhất vào các tháng mùa hè, kém hoạt động vào các tháng mùa đông; nói cách khác, cường độ trao đổi chất của cá cao ở mùa hè, thấp ở mùa đông do đó nhu cầu năng lượng các tháng hè cao hơn các tháng mùa đông.

+ *Dòng nước*: cá ở nước chảy có cường độ trao đổi chất cao hơn cá ở nước tĩnh. Lưu tốc nước gia tăng sẽ làm gia tăng năng lượng được đòi hỏi cho việc duy trì ở môi trường. Đây không phải là năng lượng bơi cần thiết mà là năng lượng gia tăng được yêu cầu để duy trì vị trí trong môi trường.

+ *CO₂ và pH*: cá sống trong môi trường có nồng độ CO₂ cao hay pH thấp thì có cường độ trao đổi chất thấp hơn cá sống trong môi trường có nồng độ CO₂ thấp và pH cao.

C. Dinh dưỡng của cá

1. Khái niệm

Dinh dưỡng là sự cung cấp những vật chất cần thiết cho việc duy trì đời sống (trao đổi chất). Một số vật liệu sẽ được dùng cho sự xây dựng các tổ chức của cơ thể (đồng hóa) và một số cho việc tạo ra năng lượng (dị hóa). Thức ăn của động vật có thể phân chia thành thức ăn năng lượng và sinh trưởng như carbohydrate, lipid và protein và thức ăn không năng lượng như các khoáng chất, vitamin, nước và oxygen. Phần lớn các thức ăn không năng lượng đóng vai trò bổ sung cho các thức ăn năng lượng và mặc dầu rất nhiều trong chúng được đòi hỏi với số lượng rất nhỏ (các vitamin, các nguyên tố vi lượng) nhưng chúng rất cần thiết cho đời sống.

2. Giá trị dinh dưỡng của khẩu phần thức ăn

Được xác định bởi:

- Một sự cân bằng giữa các thức ăn năng lượng và sinh trưởng (carbohydrate, lipid và protein) nhằm đảm bảo sự cung cấp vật liệu năng lượng cho hoạt động đồng hóa tối hảo

và vật liệu sống cho sự phát triển bao gồm kiến tạo các mô, sinh sản và thành lập các sản phẩm mà cơ thể cần (hemoglobin, hormone, enzyme, ...).

- Sự hiện diện của các nguyên tố (khoáng chất) nhất là nguyên tố vi lượng và chất xúc tác cần thiết (vitamin).

- Sự cung cấp đầy đủ thức ăn phụ (nước và oxygen).

- Ngoài ra, giá trị dinh dưỡng của khẩu phần còn được xác định bởi khả năng cá có thể tiêu hóa và hấp thu tốt nhất. Nó phụ thuộc trạng thái vật lý của thức ăn và loại và số lượng của enzyme trong ống tiêu hóa.

3. Nhu cầu năng lượng

3.1 Nhu cầu năng lượng tổng cộng

Thức ăn sau khi trải qua quá trình tiêu hóa được cơ thể hấp thu và sử dụng vào 2 mục đích: một phần tạo thành vật chất của cơ thể và một phần được dị hóa để cung cấp năng lượng cần thiết cho các hoạt động sống. Các vật chất cơ thể sau đó cũng qua quá trình dị hóa để tạo ra năng lượng. *Như vậy có thể nói năng lượng thức ăn hấp thu được gồm những dạng năng lượng tích lũy và năng lượng tiêu hao. Tỷ lệ giữa hai dạng này thay đổi tùy theo loài cá và tùy theo giai đoạn sinh trưởng.*

Ở cá pike, tỉ lệ này khoảng 14–33% calorie hấp thu được tích lũy trong các mô và khoảng 67–86% năng lượng hoạt động (Winberg, 1960). Ở cá hồi (trout) tỉ lệ này là 30/70 (Phillips và Brockway, 1959). Ivlev (1939) tìm thấy ở cá sheatfish 65,7% calorie của noãn hoàng được tích lũy trong cơ thể sau khi hấp thụ noãn hoàng hoàn toàn, 34,3% calorie được dùng cho năng lượng. Điều này sẽ trở nên khó khăn gấp đôi khi cá sheatfish lớn hơn do phải tìm kiếm thức ăn của chúng và tự duy trì trong môi trường, là những hoạt động không cần thiết cho cá trong thời gian chúng sống trong một môi trường được bảo vệ và tùy thuộc vào noãn hoàng như nguồn thức ăn.

3.2 Tính toán nhu cầu năng lượng

Cá sử dụng các nguồn năng lượng thức ăn ăn vào (C) cho các mục đích:

- (1) Tổng hợp các mô của cơ thể (P)
- (2) Cung cấp năng lượng cho quá trình trao đổi chất (R)
- (3) Sản phẩm thừa được thải ra ngoài (E)

$$C = P + R + E$$

+ P có thể bao gồm các thành phần sinh trưởng (P_g) hoặc/và sinh sản (P_r)

$$P = P_g + P_r$$

+ Trao đổi chất tổng cộng bao gồm một số thành phần phụ

- Trao đổi chất tiêu chuẩn, R_s , khi con vật ở trạng thái nghỉ;

- Trao đổi chất thông thường (duy trì), R_R , khi con vật ở trạng thái hoạt động bình thường;

- Trao đổi chất khi ăn, R_F , ứng với tác động động lực đặc biệt (SDA, Specific Dynamic Action) khi con vật vừa ăn;

- Trao đổi chất vận động, R_A , khi con vật ở trạng thái vận động tích cực;

$$R = R_S + aR_{R-S} + bR_{F-S} + cR_{A-S}$$

Với a, b, c là tỉ lệ thời gian

+ E có thể bao gồm phân (F), sản phẩm bài tiết trong nước tiểu: urea, ammonia (U) và chất nhày (Muc)

+ Tổng hợp các thành phần riêng biệt, ta có

$$C = (P_g + P_r) + (R_S + aR_{R-S} + bR_{F-S} + cR_{A-S}) + (F + U + Muc)$$

Theo Brett và Groves (1979) thì

- Cá ăn động vật: $100C = 29P + 44R + 7U + 20F$

- Cá ăn thực vật: $100C = 20P + 37R + 2U + 41F$

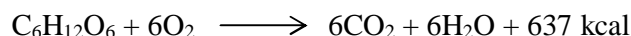
3.3 Cách tính nhu cầu thức ăn hàng ngày của cá

Nhu cầu năng lượng của cá được xác định gián tiếp thông qua tiêu hao oxygen và thương số hô hấp RQ (Respiratory quotient) của cá. RQ được xác định như sau.

Cách tính RQ:

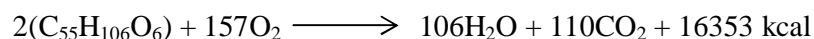
$$RQ = \frac{VCO_2}{VO_2}$$

+ Đối với trao đổi chất đường



$$RQ = \frac{VCO_2}{VO_2} = \frac{6 \cdot 22,4}{6 \cdot 22,4} = 1$$

+ Đối với trao đổi chất lipid



$$RQ = \frac{VCO_2}{VO_2} = \frac{110 \cdot 22,4}{157 \cdot 22,4} = 0,7$$

+ Đối với trao đổi chất protid

Bảng thực nghiệm đốt cháy 200 g protid cần 96,61 L O₂ và sinh ra 77,31 L CO₂

$$RQ = \frac{VCO_2}{VO_2} = \frac{77,31 \text{ L CO}_2}{96,61 \text{ L O}_2} = 0,8$$

Như vậy RQ của động vật bình thường chỉ biến động trong khoảng 0,7–1. Động vật ăn cỏ có khuynh hướng có RQ cao hơn động vật ăn thịt.

	Carbohydrate	Lipid	Protein	
kcal/g	4,25	9,45	4,25	
L O ₂ /g	0,82	2,03	0,97	
L CO ₂ /g	0,82	1,43	0,78	
RQ	1	0,7	0,8	
kcal/L O ₂	5,0	4,7	4,5	
J/mg O ₂	14,76	13,72	13,36	(NH ₃)
			13,60	(Urea)

Căn cứ vào nhu cầu năng lượng của cá nuôi và giá trị nhiệt của thức ăn, người ta có thể tính nhu cầu thức ăn hàng ngày của cá một cách gần đúng.

Để so sánh hiệu quả của các khẩu phần thức ăn người ta thường dùng hệ số thức ăn (Feed Conversion Ratio, FCR) là khối lượng thức ăn cần thiết để tạo ra một đơn vị khối lượng thịt cá. Nhưng về giá trị dinh dưỡng của khẩu phần người ta thường căn cứ trên số calorie của thức ăn cần để tạo ra một khối lượng thịt cá.

Phillips và Brockway (1959) tính toán trên cá brook trout.

Loại thức ăn	Năng lượng thức ăn	Năng lượng → 1 kg thịt cá	Hệ số thức ăn
Thức ăn tự nhiên	640 kcal/kg	2.000 kcal/kg	3,1
Bột thịt khô	1540 “	4.600 “	3
Thịt	990 “	2.600 “	2,6