

Bioenergetica in aquacultuur-onderzoek

Hans van Weerd, Vakgroep Visteelt en Visserij, LU Wageningen

De studie van de bioenergetica van vissen richt zich op opname, omzetting en benutting van energie en de daarmee gepaard gaande verliezen. Energie wordt verkregen door opname van voeder, gaat verloren in feces en via uitscheiding (excretie), wordt gebruikt voor het doen verlopen van stofwisselingsprocessen en wordt vastgelegd in nieuw lichaamsweefsel (groei).

De bioenergetische benadering wordt in de visserijkunde gebruikt voor schatten van groei en productie en om voederconsumpties te voorspellen. Ook in de ecologie vindt de benadering haar toepassing, bijvoorbeeld bij het schatten van het belang van energetische kosten van foerageren voor de overlevingsstrategie van een soort.

De bioenergetica verschaft een fysiologisch kader om de relatie tussen voederopname en groei bij vissen te bestuderen, onder verschillende omstandigheden. Het relatieve belang van omgevings en andere factoren voor de groei van vissen kan worden geëvalueerd. In die zin wordt de bioenergetica vaak toegepast in aquacultuur-onderzoek.

In de bioenergetica wordt de verdeling van de met het voer opgenomen energie bestudeerd door het opstellen van zogenaamde energiebudgetten met als doel om via de relaties tussen de diverse "budgetposten", effecten van experimentele of omgevingsvariabelen te kunnen vaststellen.

In het voorliggende stuk worden basisprincipes en bepalingsmethoden uitgelegd en wordt een indruk gegeven van verschillen tussen en binnen vissoorten. Er is voornamelijk gebruik gemaakt van publikaties van Heinsbroek (1987), Jobling (1994) en De Silva en Anderson (1995), waarin ook belangrijke andere literatuurverwijzingen staan. In een volgende bijdrage zal worden ingegaan op het totstandkomen van verschillen tussen en binnen soorten, m.a.w. hoe de verdeling van de energiestroom uit het voer over de diverse budgetposten invloed kan worden. Dit zal dan verder worden toegelicht aan de hand van voorbeelden uit de praktijk van de aquacultuur.

Bioenergetica

Energie

Energie wordt gedefinieerd als "capaciteit om arbeid te verrichten". Energie is te meten

wanneer die van de ene in de andere vorm wordt omgezet (bijvoorbeeld in warmte). Energie wordt uitgedrukt in de eenheid calorie (cal), gedefinieerd als de hoeveelheid warmte die 1 g water 1°C in temperatuur doet stijgen, of Joule (J), gedefinieerd als de hoeveelheid energie die een massa van 1 kg kan versnellen met 1 m/s over een afstand van 1 m. Meestal echter wordt energie uitgedrukt in kiloJoules (kJ), waarbij 1 kcal overeen komt met 4,2 kJ. Energie is geen nutriënt als zodanig, maar ligt opgeslagen in de chemische bindingen van nutriënten, voornamelijk in eiwit (24 kJ/g), vet (39 kJ/g) en koolhydraten (17 kJ/g). Deze energie komt na consumptie -gedeeltelijk- beschikbaar voor processen als weefselvorming, handhaven zout- en waterbalans, voedseltransport door de darm, ademhaling, voortplanting en spierarbeid. Een ander gedeelte gaat als warmte of afvalproduct verloren.

Het opstellen van een energiebudget

Bij het opstellen van een energiebudget wordt gepoogd aan te geven hoe de met het voeder opgenomen energie wordt verdeeld over diverse elementen ("budgetposten"), die hieronder besproken zullen worden. Uitgangspunt bij bioenergetische studies is dat het verstrekte voeder daadwerkelijk wordt opgegeten.

Desalniettemin blijkt dat budgetten vaak niet compleet zijn, d.w.z. dat niet 100% van de met het voer verstrekte energie wordt teruggevonden. Niet waargenomen voerverspilling blijkt hierbij een rol te spelen, zelfs onder zeer gecontroleerde experimentele omstandigheden.

De energiebudgetvergelijking

In de literatuur bestaan vele notaties voor de samenstellende elementen van een energiebudget. In zijn meest algemene en eenvoudige vorm heeft een energiebudget de volgende vergelijking:

$$R = F + U + M + P, \text{ waarin}$$

R staat voor rantsoen, wordt ook wel afgekort als C (consumptie)

F staat voor energieverlies met de feces (onverteerde voerenergie)

U staat voor energie in uitgescheiden stofwisselingsprodukten

M staat voor stofwisseling (metabolisme), wordt ook wel afgekort als H (warmte) of R (ademhaling)

P staat voor produktie, wordt ook wel afgekort als G (groei)

Alle elementen worden uitgedrukt in energie-eenheden, bijvoorbeeld kJ/g/dag.

De verschillende elementen R, F, U, M, en P kunnen als volgt worden beschreven:

R is de met het rantsoen verstrekte hoeveelheid energie (voornamelijk afkomstig van eiwit, vet en koolhydraten)

F is de energie die het lichaam met de feces verlaat. Dit is voor het overgrote deel daadwerkelijk niet-verteerde voederener-

gie, maar ook energie in lichaamsmateriaal (slijm, darmcellen). In de praktijk zijn beide echter moeilijk afzonderlijk te bepalen. De wél verteerde (en geabsorbeerde) energie wordt door de vis gebruikt voor stofwisseling, activiteit en groei en is derhalve in principe terug te vinden in de hierna volgende elementen U, M en P.

U is de energie in uitgescheiden stofwisselingsprodukten. Het betreft waarschijnlijk uitsluitend stikstof (N) houdende excretieprodukten waarin energie aanwezig is, afkomstig van de-aminatie van "overtollige" aminozuren en van afbraak van lichaamseiwit ("turnover" en "breakdown"). Deze laatste -endogene- excretie is moeilijk afzonderlijk vast te stellen (verstrekken van eiwit-vrij dieet of na vasten). De voor de vis energetische goedkoopste manier van uitscheiding van N-bevattende produkten is wanneer dit geschiedt als ammoniak (NH_3). Uitscheiding in de vorm van ammonium (NH_4^+) geschiedt ook, maar kost meer energie. Normaliter vindt ongeveer 80% van N-excretie plaats in de vorm van $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$. Daarnaast ook wel in de vorm van ureum (tot 20% van N-excretie bij zoetwatervis; tot 40% bij zeevis) of - in zeer geringe mate - als aminozuren, amines, creatine, creatinine en urine zuur. De meeste uitscheiding vindt plaats via de kieuwen, ten dele ook daadwerkelijk via de urine. Daarnaast treden verliezen op via de huid.

M staat voor de energieverliezen geassocieerd met diverse lichaamsfuncties (stofwisseling) en resulteert via de ademhaling in produktie van CO_2 , water en warmte, en de bovengenoemde excretieprodukten. De warmteproduktie is een maat voor de "intensiteit" van de stofwisseling en kan als zodanig (direct) of indirect via meten van de ademhaling (O_2 -consumptie en CO_2 -produktie, eventueel met inachtneming van energie in excretie), worden bepaald.

M is onder te verdelen in onderhoudsstofwisseling (M_m), activiteitsstofwisseling (M_a) en stofwisseling in verband met vertering,

absorptie en verwerken van het voedsel (M_p). Onderhoudsstofwisseling (M_m) heet ook wel basale, standaard, rust of lage routinestofwisseling, en wordt in principe bepaald bij niet-gevoerde (geen effect voor consumptie en verwerking) en niet-ongewoon actieve vis gehouden bij een voor de soort normale temperatuur. M_m weerspiegelt het instandhouden van noodzakelijke levensfuncties (o.a. celactiviteit, ademhaling, bloedsomloop, zout- en waterbalans). De activiteitsstofwisseling (M_a) hangt samen met spieractiviteit voor voortbewegen en handhaven van de positie van het lichaam in het water. De intensiteit van M_a is uiteraard afhankelijk van het activiteitsniveau van de vis. Verschillende activiteitsniveau's worden onderscheiden op basis van zwemsnelheid, te weten i) lang-voorgehouden ("sustained") zonder in vermoeidheid te resulteren, ii) aangehouden ("prolonged"), resulterend in vermoeidheid en iii) explosief ("burst"), korter dan 20 sec. De stofwisseling in verband met vertering, absorptie en verwerken van het voer (M_f) wordt ook wel genoemd "standard dynamic action (SDA)" of "heat increment of feeding (H_E)".

Deze budgetpost heeft gedeeltelijk te maken met energiekosten van het zoeken en bemachtigen van voer en met verhoogde activiteit tijdens het voeren (dus eigenlijk meer een onderdeel van M_a). M_f heeft echter vooral te maken met stofwisselingsprocessen na de voeropname ("postprandiaal"). Het gaat daarbij enerzijds om vertering en absorptie, maar anderzijds met name om de daaropvolgende omzettingen (de-aminatie en andere omzettingen in de lever en eiders) ten behoeve van biosynthese, "turnover" en depositie van weefselcomponenten. M_f uit zich als een zogenaamde postprandiale piek na de voeropname. De tijdsduur van deze piek is afhankelijk van de passagesnelheid van het voedsel door de darm, maar ook van andere factoren. M_f wordt wel uitgedrukt als percentage van de energie-inhoud van het rantsoen (R), en be-

draagt dan bijvoorbeeld 6% bij sucrose, 13% bij vet en 30% bij eiwit.

P P is de energie die uiteindelijk in het lichaam wordt vastgelegd, oftewel groei. De groei onderverdeeld worden gedacht in somatische groei (P_s) en gonadale groei (P_g). Het uiteindelijke doel van aquacultuur is het maximaliseren van P (met name P_s) en het minimaliseren van de andere budgetposten uit de vergelijking, terwijl een acceptabele lichaamssamenstelling gehandhaafd blijft.

Het meten van de elementen van het energiebudget

Zelden worden alle componenten van het energiebudget (R, F, U, M en P) onafhankelijk en tegelijkertijd gemeten; vaker gebeurt het dat de in de praktijk moeilijkst meetbare elementen worden geschat als "sluitpost" (als R verminderd met de som van de bekende elementen). Het bezwaar van deze methode is dat meetfouten, onlosmakelijk verbonden met het bepalen van de afzonderlijke elementen, zich opstapelen bij het berekenen van die "sluitpost". In de gevallen waar wél alle componenten onafhankelijk en tegelijkertijd worden gemeten, blijkt zoals eerder gezegd, dat budgetten vaak niet compleet zijn, dat wil zeggen dat niet 100% van de met het voer verstrekte energie (R) wordt teruggevonden in F, U, M en P. Niet waargenomen voerverspilling vooral bij hogere voerniveau's blijkt hierbij een rol te spelen, zelfs onder zeer gecontroleerde experimentele omstandigheden.

Meting van de elementen geschiedt als volgt:

R Afhangelijk van het soort voeder en voermethodiek is het echte rantsoen (R) soms moeilijk te schatten, met name bij hogere voederniveau's. Nieuwe technieken zijn in ontwikkeling (Röntgen-opnamen van vis gevoerd met "gemerkt" voer) om exacte (individuele) voeropname beter te kunnen bepalen. De energie-inhoud van het voer wordt bepaald door meten van de warmte die vrijkomt bij verbranding van een repre-

Soort	F	U	M	P	Totaal
Anquilla:					
laag voerniveau	13	10	80	4	107
intermediair voerniveau	14	8	34	34	90
hoog voerniveau	15	8	22	16	61
Clarias gariepinus:					
laag voerniveau	20	6	41	29	95
intermediair voerniveau	24	5	21	38	87
hoog voerniveau	26	5	17	33	81
Pseudobagrus fulvidraco:	10	4	66	20	100
Siluris meridionalis^a:	18	33	49	100	
Cyprinus carpio:	10	5	50	35	100
Carassius auratus:	11	4	51	34	100
Pseudorasbora parva:	10	4	66	20	100
Rutilus:	21	5	28	46	100
Phoxinus:	6	4	66	24	100
Ctenopharyngodon idella:					
sla	74	3	18	5	100
tubifex	49	2	25	24	100
waterplanten ^a	67	21	12	100	
draadalgen ^a	14	78	8	100	
pellets					
optimum voerniveau ^a	30	38	32	100	
maximum voerniveau ^a	66	14	20	100	
Salmo trutta^a:	31	37	32	100	
Oncorhynchus mykiss^a:	25	27	48	100	
Oreochromis mossambicus:	11	6	50	33	100
Cichlasoma bimaculatum^b:	15	-	42	43	100
Ophiocephalus striatus:	4	9	66	21	100
Macropodus chinensis:	8	5	53	34	100
Gadus morhua^b:	1	-	78	21	100

^a F en U gezamenlijk bepaald

^b U niet bepaald

Tabel 1. Energiebudgetten van diverse vissoorten (in % van energieopname R)

sentatief monster in een bomcalorimeter.

- F Bepaling van F geschiedt meestal niet kwantitatief, maar door het schatten van de verteerbaarheid van energie, meestal aan de hand van een zogenaamde indicatorstof, toegevoegd (chroomdioxide) of van nature aanwezig (zuur-onoplosbaar as) in het voer en in de feces. Dit levert tezamen met de energie-inhoud van de feces (bomcalorimeter) de zogenaamde verteringscoëfficiënt op, waarmee F te berekenen is vanuit R. De verteringscoëfficiënt en daarmee de bepaling van F kan respectievelijk over- of onderschat worden wanneer de feces te laat (te lang verblijf in het water doet nutriënten uitlogen) of te vroeg ("strippen") worden verzameld. Het verzamelen van feces zo snel mogelijk na productie is dus cruciaal.

- U De bepaling van U wordt bemoeilijkt door het feit dat de concentratie van het voornaamste excretieproduct ($\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$) door zijn giftigheid voor vis, laag gehouden moet worden.

Vaak wordt uitgegaan van excretie van aléén maar $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ en worden door de vis geproduceerde hoeveelheden vermenigvuldigd met de energie-inhoud ervan (23,05 kJ/g). Soms wordt ook rekening gehouden (gemeten of geschat) met excretie van ureum (24,85 kJ/g).

- M M wordt normaliter indirect berekend als warmteproductie uit de O_2 -consumptie (13,56 kJ per g geconsumeerde O_2), aannemende dat aërobe (met verbruik van O_2) verwerking optreedt en vet en eiwit de voornaamste substraten zijn. Eigenlijk zou bij deze indirecte berekening van de warmteproductie ook rekening gehouden moeten worden met het geproduceerde CO_2 en niet volledig geoxideerde stoffen (N-verbindingen), maar dit wordt om praktische redenen (CO_2 is in water niet altijd betrouwbaar te bepalen en de bijdrage van N-excretie wordt gering geacht) niet gedaan. Consumptie van O_2 als maat voor activiteit (M_a) is minder nauwkeurig wanneer die activiteit

hoog is, omdat dan ook anaërobe (zonder verbruik van O_2) processen een rol gaan spelen. Een techniek zoals telemetrie wordt tegenwoordig wel toegepast om M_a beter te kunnen schatten.

- P P wordt bepaald door het vaststellen van de totale gewichtstoename ten gevolge van de voeropname en de energie-inhoud van een representatief begin- en eindmonster van de vis (bomcalorimeter). Technieken worden ontwikkeld om de energie-inhoud van levende vis te bepalen (tomografie, elektrische geleidbaarheid, correlatie met morfologische kenmerken) om onnauwkeurigheid ten gevolge van het onverhoopt niet representatief zijn van de monsters te voorkomen.

Energiebudgetten

Wanneer energiebudgetten van verschillende vissoorten worden bekeken, dan blijken soms niet onaanzienlijke verschillen in de verdeling van de energie over de diverse budgetposten aanwezig te zijn. In tabel 1 staan de energiebudgetten van een aantal vissoorten vermeld, onderverdeeld in de elementen F, U, M en P, en weergegeven als percentage van R. Met andere woorden aannemende dat C nauwkeurig kon worden bepaald, hetgeen zoals eerder genoemd niet altijd het geval is. Bovendien zijn sommige budgetten blijkbaar indirect bepaald, getuige het feit dat ze op precies 100% van R uitkomen.

Op basis van resultaten zoals in tabel 1 vermeld, zijn wel algemene energiebudgetvergelijkingen opgesteld door de verdeling van energie over de diverse budgetposten, maar deze gaan teveel voorbij aan de verschillen die bestaan tussen en binnen soorten, zoals uit de tabel blijkt. In de volgende bijdrage zal op mogelijke oorzaken van deze verschillen worden ingegaan.

Referenties

- Heinsbroek, L.T.N., 1987. *Effects of body weight, feeding level and temperature*

on energy metabolism and growth in fish. In: Energy Metabolism in Farm Animals - Effects of housing, stress and disease (M.W.A. Verstegen and A.M. Henken, Eds.). Martinus Nijhoff. Pp. 478-500.

- Jobling, M., 1994. *Fish bioenergetics. Fish and Fisheries Series 13. Chapman*

and Hall. 309 p.

- De Silva, S.S. and Anderson, T.A., 1995. *Fish nutrition in aquaculture. Aquaculture Series 1. Chapman and Hall. 319 p.*

Auteur Hans van Weerd