

13



# Bioenergetikk

Ronald W. Hardy<sup>1</sup>, Rolf Erik Olsen<sup>2</sup>, Trygve Sigholt<sup>3</sup>

<sup>1</sup>University of Idaho, <sup>2</sup>Norges tekniske naturvitenskapelige universitet, <sup>3</sup>BioMar

## SAMMENDRAG

Bioenergetikk er studiet av energimetabolismen hos dyr og inkluderer opptak, forbruk og tap av energi som følge av endringer i miljøet og dyrets livsbetingelser. Livet i fisk og andre dyr er avhengig av å forbruke den energien som opprinnelig ble produsert av planter og alger gjennom fotosyntesen. Energi hentes fra protein, lipider og karbohydrater. I landplanter lagres energi i frø, nøtter, bær, knoller og blader, vanligvis som karbohydrater. Alger i vann lagrer oftest energi i form av fett (lipid). Et system for kjemisk analyse, kalt proksimat analyse (omtrentlig analyse) deler forbindelsene i matvarer inn i fem kategorier (pluss vanninnhold), og brukes til å beregne energiinnholdet i matvarer og fôr. Tre av de viktigste kategoriene er protein, lipider og karbohydrater. De omsettes i cellene for å frigjøre den kjemiske energien som er lagret i matvarene. I cellene overføres mye av energien i disse næringsstoffene til energirike fosfatbindinger (ATP) som så kan brukes til all type metabolisme som aktivitet, vekst og reproduksjon. Energiinntak utover metabolske behov lagres i animalsk vev som lipider. Vekst innebærer syntese av vev og veksthastigheten til fisk og landdyr avhenger av energiinntaket. Det totale energiinnholdet i matvarer kalles bruttoenergi og måles ved forbrenning i et kalorimeter. Dyr kan ikke binde all energien i matvarer. Mye går tapt som ekskresjonsprodukter eller i generell basalmetabolisme. Det er derfor utviklet bioenergetiske modeller som beskriver hvor mye og hvordan tapet av bruttoenergi foregår. Bioenergetiske modeller forsøker å beregne forventet vekstøkning i fisk ut fra energinivåene i fôret. Disse dataene brukes så til å velge fôringsnivåer som gir maksimal vekst, best økonomisk vekst eller andre vekstmål. Modellene blir kontinuerlig forbedret etter hvert som ny kunnskap om optimale fôringsnivåer og presisjonsfôrformuleringer utvikles.

## 13.1 HVA ER ENERGI?

Begrepet bioenergetikk beskriver balansen mellom akkumulering, forbruk og tap av energi hos dyr. Energiutnyttelse og metabolisme er kjennetegn ved alle levende organismer, og uten et konstant inntak av energi i maten, kan ikke organismene opprettholde livsfunksjonene. Selv om energi er viktig i maten er det ikke et næringsstoff i seg selv. Energien kommer fra de energirike forbindelsene i dyrefôret og er avgjørende for deres vekst, helse og evne til å reproducere. Dette oppsummerer i hovedsak hva som er involvert i bioenergetikk, det vil si hvordan energibruk og metabolisme hos dyr påvirkes av matens energiinnhold, fôringsnivå, miljøforhold, størrelse og andre variabler. Begrepet dyr refererer i dette kapitlet til husdyr, fjørfe og oppdrettsfisk, med fokus på laks.

Alt dyreliv på jorden er avhengig av plantenes, inkludert algenes, evne til å fange opp energien fra sollys og omdanne den til plantevev via fotosyntese. Dette er en prosess som bruker atmosfærisk karbon (CO<sub>2</sub>) og vann (H<sub>2</sub>O) for å produsere reduserte karbonbaserte forbindelser som stivelse, lipider og protein. Disse forbindelsene inneholder kjemisk energi som frigjøres ved forbrenning i nærvær av oksygen for å gi CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O og energi som varme.



I årtusener har mennesker brent plantemateriale for å produsere varme, men sammenhengen mellom forbrenning og energimetabolisme ble først avslørt når det ble utviklet metoder som kunne måle forbrenningsproduktene. Den franske kjemikeren Antoine Lavoisier er kreditert med å oppdage at CO<sub>2</sub> og varme ble produsert av et dyr (de samme produktene som blir avgitt ved forbrenning), i dette tilfellet et marsvin, etter å ha spist et måltid. Lavoisier målte energien som ble

frigjort som varme ved å måle vekten av vann fra smeltet is plassert i et kammer som omga et annet kammer som inneholdt et dyr eller brennende mat. Det å kunne måle et fysisk eller biologisk fenomen er det første trinnet i mange vitenskapelige fremskritt. Lavoisiers funn førte til konseptet om at mat i hovedsak var drivstoff ved at det ga den energien som trengs for å drive levende dyrs aktiviteter, i likhet med energi som trengs for å drive livløse maskiner. Måling av mengden varme som frigjøres ved forbrenning eller dyremetabolisme kalles kalorimetri og er en metode som i dag brukes for å bestemme mengden energi i mat, animalsk vev og materialer som skilles ut fra dyr. Måleenheten for energi som blir frigjort som varme kaltes opprinnelig kalori (latin calor – varme), og ble definert som den mengden energi som kreves for å heve temperaturen i 1g vann fra 14,5 °C til 15,5 °C. En kilokalori, eller Kcal, er mengden som kreves for å øke tilsvarende temperatur i 1000g vann. Kalori ble brukt fra omkring 1819 til 1960 da et annet begrep for energi eller arbeid, joule (J) ble vedtatt av *Système International des Unites* (SIU eller *International System of Units*). Enheten joule beregnes som  $\text{kg} \times \text{m}^2 \times \text{s}^{-2}$  og brukes til å beskrive elektrisk og mekanisk energi i tillegg til termokjemisk energi som frigjøres som varme ved forbrenning av mat eller fra metabolisme. Hver kalori er lik 4,184 joule. Energiinnholdet i matvarer og fôr uttrykkes vanligvis som kilo J, kj, som er 1000 joule.

Biologisk forskning i Europa på 1800 tallet inkluderte kjemiske analyser av matvarer, animalsk vev og ekskresjonsprodukter, og man studerte hvordan disse parameterne ble påvirket av matinntak eller trening/arbeid. Matvarer ble delt inn i fem kategorier (pluss vann- eller fuktighetsprosent) basert på de fysiske og kjemiske egenskapene av bestanddelene. Mengden i prøvene ble uttrykt i prosent av totalvekten. Råprotein (CP) ble beregnet ut fra nitrogeninnholdet, råfett (rålipid) (CL) ble målt ved å ekstrahere med ikke-polare løsningsmidler som petroleumseter og aske ble målt ved å brenne alt organisk materiale i prøver og veie det som var igjen. Råfiber (CF) ble beregnet ved å måle det som var igjen etter serier av ekstraksjoner med syre og base (som fjernet proteiner, fett og andre komponenter), fratrukket askeprosenten. Nitrogenfritt ekstrakt (NFE) ble antatt å være ikke-fiber karbohydrat. Det siste ble ikke analysert, men heller beregnet ved å trekke prosentandelen fra de andre fraksjonene fra 100 ( $\text{NFE} = 100\% - (\% \text{CP} + \% \text{CL} + \% \text{CF} + \% \text{aske})$ ). Analyser ble utført på tørkede prøver og resultatene ble uttrykt enten på tørrvektbasis eller våtvektbasis (as is, eng. ) ved å justere for prosent fuktighet. Dette systemet for å analysere mat og fôr kalles proksimal analyse (proximate analysis) og gir en relativt god oversikt over makronæringsstoffene. Men analysen er ikke en analyse som sier noe om kvaliteten eller andre mer detaljerte egenskaper ved materialene.

Selv om man tidlig kunne fastslå at mat var å regne som drivstoff for kroppen, var det imidlertid uklart hvordan og hvilke bestanddeler av matvarene som ga dette "drivstoffet" som dyrene trengte. Nitrogen i proteiner ble funnet å være hovedbestanddelen av animalsk vev, og forskning viste at nitrogeninnholdet i dyr økte etter hvert som de vokste, selv når maten hadde lite nitrogen. Konvensjonell tenkning på den tiden var at proteinet i maten ble inkorporert direkte i vevets protein uten mye forandring. Flere forskere antydte også at dyr kunne bruke atmosfærisk nitrogen til å "animalisere" matvarer som var lave i protein (nitrogen), for eksempel planteprodukter. Hunder var populære forsøksdyr for å studere ernæring fordi de var villige til å spise en diett som bare bestod av en enkelt ingrediens. En forsker skrev i 1816 at "Alle vet at hunder kan leve veldig godt på brød alene". Imidlertid viste kontrollerte studier at hunder som bare spiste brød ikke overlevde i mer enn 50 dager og at de derfor trengte animalske produkter i fôret. Men heller ikke alle animalske produkter kunne brukes. Eksempler på dette var gelatin som er ekstrahert fra bein eller kjøtt som er ekstrahert med vann. I dag vet vi at gelatin mangler den essensielle aminosyren, tryptofan, noe som gjør det uegnet til å være den eneste proteinkilden for dyr. Francois Magendie foreslo at vannutvinning av kjøtt fjernet jern eller andre salter, fettmateriale eller melkesyre. Til tross for denne innsiktsfulle observasjonen ble det ikke gjennomført studier for å undersøke hvilke andre bestanddeler av kjøtt i tillegg til protein som var essensielle i dietter, før på tidlig 1900 tallet. En grunn til dette var utgivelsen av en innflytelsesrik bok av Justus von Liebig i 1842 med tittelen *Animal Chemistry or Organic Chemistry in its Application to Physiology and Pathology*. Liebig hevdet at muskelvev bare inneholdt protein, og derfor kom muskelkontraksjon fra en energigivende nedbrytning av proteinmolekyler som drev muskler og produserte urea. Derfor, resonnererte han, protein var det eneste sanne næringsstoffet. Imidlertid førte fortsatte analyser av matvarers kjemiske egenskaper til at man aksepterte at alle tre hovedkategorier av næringsstoffer i matvarer, protein, fett og karbohydrater, hadde kaloriverdier. Noen tiår senere begynte man å forstå at celler bruker

**Kunnskapsboks 1. Næringsstoffer og forbindelser i hovedkategorier**

**Råprotein (CP):** Basert på nitrogeninnhold og inneholder frie aminosyrer, proteiner, brus (kollagen, elastin, kondroitin) og ikke-protein forbindelser som urea, nukleotider og kitin i eksoskjeletter av krepsdyr og insekter. Dersom det er høye mengder ikke-protein nitrogenforbindelser i en fôringrediens vil det føre til ett tilsynelatende høyere innhold av råprotein. Råprotein (CP) som % av fôr = nitrogen (%) x 6.25.

**Rålipid:** Basert på ekstraksjon med ikke-polare løsningsmidler, typisk petroleums-eter. Inneholder triacylglyserol, noen strukturelle lipider fra cellemembraner, fettløselige vitaminer og steroidforbindelser som fytøstrogener fra plantebaserte ingredienser. De fleste strukturelle lipidene ekstraheres ikke uten at en foretar en syrehydrolyse av prøvene før ekstraksjonen. Syrehydrolyse brukes i analyse av fettinnhold i fiskefôr, og i feces. I feces er mange fettsyrer utfelt som kalsiumsalter og vil ikke bli ekstrahert om prøven ikke surgjøres først.

**Aske:** Rester som blir igjen etter en fullstendig forbrenning av prøven ved 550-600 °C. Inneholder essensielle makromineraler som kalsium, fosfor, magnesium, natrium og fosfor, essensielle mikro- eller spor-mineraler som jod, jern, kobber, mangan og sink, og til slutt mineraler som sand som ikke klassifiseres som næringsstoff.

**Råfiber:** Rester etter ekstraksjon med svak syre og deretter svak base, og subtraksjon av prosent aske. Inneholder for det meste ufordøyelige materialer, som cellulose, hemi-cellulose, lignin og kitin.

**Nitrogenfritt ekstrakt (NFE):** Beregnes ved å trekke den totale prosentandelen av andre kategorier fra 100. Inneholder enkle sukkerarter og oligosakkarider som for det meste er fordøyelige, men også noen ufordøyelige sukkerarter som stachyose og raffinose som finnes i noen oljefrø.

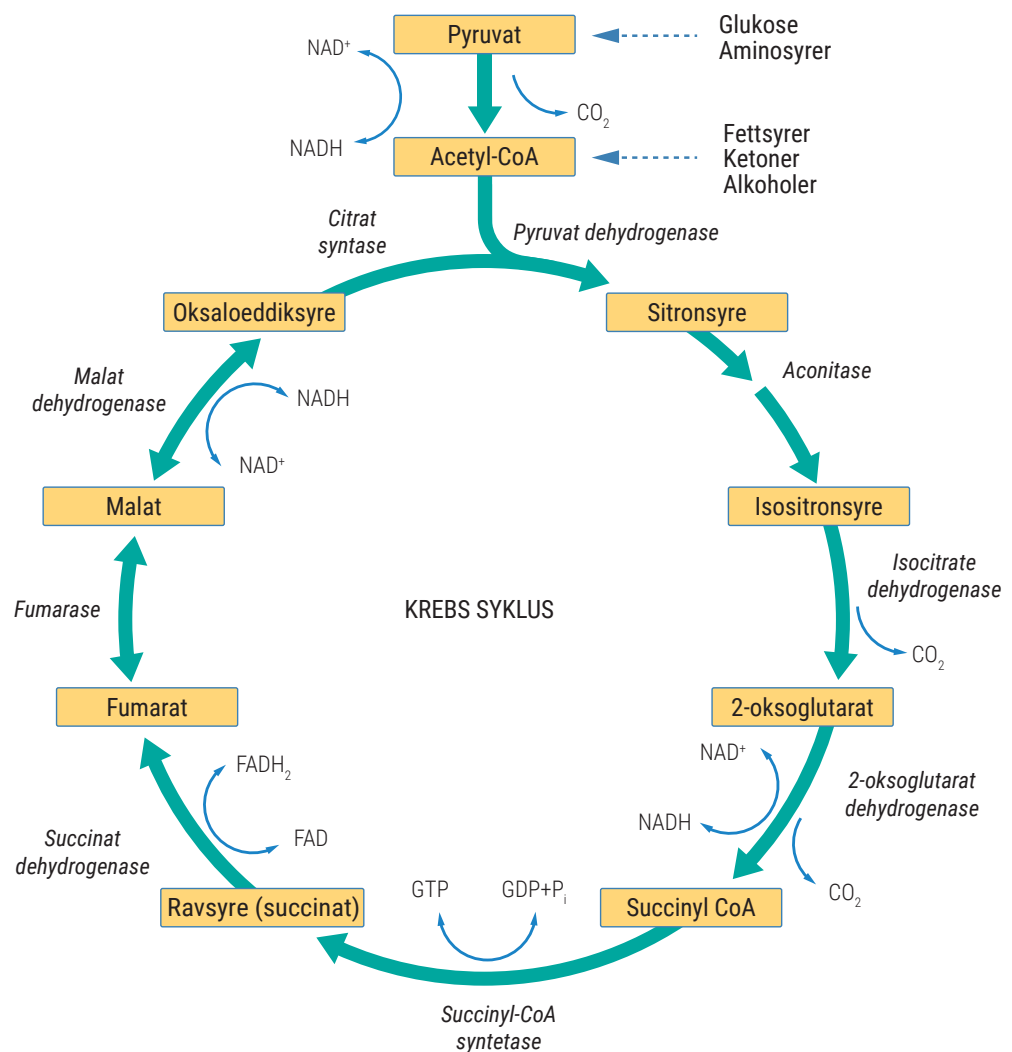
energi til å drive cellulær metabolisme. Prinsippene for binding av energi i fôrkomponenter og senere utnyttelse ble funnet til å være lik i alle dyreceller, inkludert fisk. Men det er store forskjeller i matens sammensetning hos landdyr og fisk. Dette skyldes i stor grad forskjeller i sammensetningen mellom terrestriske og akvatiske næringskjeder. Terrestrisk matenergi er i stor grad basert på plantematerialer som inneholder karbohydrater. Stivelse er lagringsformen av energi i terrestriske planter, spesielt i frø og knoller, og er en primær energikilde for landdyr. I den akvatiske næringskjeden er alger de primære produsentene som konverterer sollys til kjemisk energi. Hos mikroalger lagres energi både som karbohydrat og lipid, men mengden lipid øker dramatisk ved sulting (eksempelvis nitrogensulting som er vanlig) og kan i noen arter utgjøre over 50% av tørrvekten. Denne energien vil da bli overført opp i næringskjeden ved at algene blir spist av organismer som lever av dem. Makroalger vil ikke lagre energi som lipider. De lagrer heller energien i komplekse karbohydrater som ikke fordøyes godt av fisk, og bare noen få arter bruker dem som viktigste næringskilde. Makroalger brukes derfor lite i fiskefôr.

Energien i mat frigjøres ved oksidasjon av næringsstoffer i fôret, men oksidasjon betyr ikke forbrenning. Inne i cellene fanges energien i en høyenergetisk fosfatgruppe som kobles til adenosindifosfat (ADP) slik at det dannes adenosintrifosfat (ATP). ATP kan betraktes som den viktigste energivalutaen i levende organismer og er nødvendig for respirasjon, bevegelse, vekst, reproduksjon og alle aktiviteter som utføres av alle medlemmer av dyreriket. Energien i ATP frigjøres ved å spaltes av en fosfatgruppe slik at det igjen dannes ADP. Energien brukes til å drive biokjemiske energikrevende prosesser. ATP regenereres hovedsakelig i respirasjonskjeden ved en prosess som kalles oksydativ fosforylering. Elektronene for denne prosessen kommer hovedsakelig fra energirike mellomprodukter (som nikotinamid-adenin-dinukleotid, NADH) som dannes i trikarboksylsyresyklusen (TCA-syklusen). Disse prosessene foregår i cellenes mitokondrier under oksydasjon (nedbryting), av aminosyrer, fettsyrer og pyruvat (**figur 13.1**). Etter ett måltid, så vil utgangspunktet for disse prosessene være næringsstoffer fra mat, men utenom måltider, eller ved sult, vil disse mobiliseres i kroppen ved nedbryting av fettreserver, sukkerlagre (stivelse) eller proteiner.

Utgangspunktet for TCA-syklusen er pyrodruesyre, pyruvat, som er hovedproduktet av en prosess som heter glykolyse. Glykolyse foregår i cellenes cytosol og splitter glukose (6 karbonatomer) opp i to molekyler pyruvat (3 karbonatomer). Glukose kan komme fra nedbryting av langkjedede karbohydrater i maten som stivelse, eller fra kroppens egne lagre som glykogen. Glukose kan også lages i kroppen gjennom en energikrevende prosess som heter glukoneogenese. Etter at pyruvat er dannet, transporteres den fra cytosol og inn i mitokondriene. Pyruvat kan også brukes som substrat for syntese av ikke-essensielle aminosyrer og lipider.

**Figur 13.1.**

Trikarboksylsyresyklusen, sitronsyresyklusen eller Krebs syklusen. Pyrodruesyre, pyruvat, fra glykolyse dekarboksyleres (det skilles ut ett  $\text{CO}_2$ ) av pyruvat dehydrogenase, og det dannes acetyl-CoA som har to karbongrupper. Den kobles sammen med oksaloeddiksyre som har fire karbongrupper ved hjelp av enzymet citrat syntase og det dannes sitronsyre som har seks karbongrupper. Gjennom flere steg overføres energien (reduseres) til energirike nukleotider først og fremst nikotinamidadenin-dinukleotid (NADH) men også flavin-adenin-dinukleotid (FADH<sub>2</sub>) og et energirikt fosfat i guanosintriifosfat (GTP). Begge nukleotidene vil senere generere ATP gjennom respirasjonsskjeden. I syklusen vil også begge karbongruppene fra acetyl-CoA gå ut som  $\text{CO}_2$ , mens oksaloeddiksyte regenereres. Derav navnet sitronsyre-syklus.



### Kunnskapsboks 2, ATP-generering fra glukose

Kjemisk energi i glukose fanges opp som ATP gjennom en prosess som kalles cellulær respirasjon. Alle levende celler kan bruke denne prosessen. Det innebærer fire sekvensielle trinn, glykolyse, oksidasjon av pyruvat, sitronsyresyklusen (også kalt Krebs-syklusen eller trikarboksylsyre (TCA) -syklusen) og til slutt oksidativ fosforylering. Det er viktig å merke seg at katabolisme av aminosyrer og fettsyrer for energi kommer inn på ulike steder i denne prosessen og vil gi ulike mengder ATP. Imidlertid vil alle forbindelsene gi elektroner/energi som vil gå gjennom sitronsyresyklusen og oksidativ fosforylering for til slutt å produsere energi som ATP.

1. Glykolyse. Glukose er et sukker med seks karboner som omdannes til to molekyler av pyruvat, en tre-karbon forbindelse. I prosessen lages ATP og  $\text{NAD}^+$  omdannes til NADH som senere produserer ATP under oksidativ fosforylering.
2. Pyruvat oksidasjon. Pyruvatmolekyler transporteres til mitokondrier og omdannes til to-karbonmolekyler som er bundet til koenzym A, også kalt acetyl CoA.  $\text{CO}_2$  frigjøres og NADH genereres i løpet av dette trinnet.
3. Sitronsyresyklus. Acetyl CoA kombinerer med oksaloeddiksyre, et fire-karbonatomers molekyl og lager sitronsyre. Gjennom flere oksidasjonstrinn forkortes sitronsyre og ender igjen opp som oksaloeddiksyre. På flere steder i syklusen produseres ATP, NADH og FADH<sub>2</sub> samtidig som  $\text{CO}_2$  frigjøres (figur X.1).
4. Oksidativ fosforylering. NADH og FADH<sub>2</sub> overfører elektronene til elektrontransportkjeden. Her beveger de seg langs kjeden, frigjør energi og lager til slutt ATP. På slutten av kjeden overføres elektronene og tilhørende protoner til oksygen slik at det produseres vann ( $\text{H}_2\text{O}$ ).

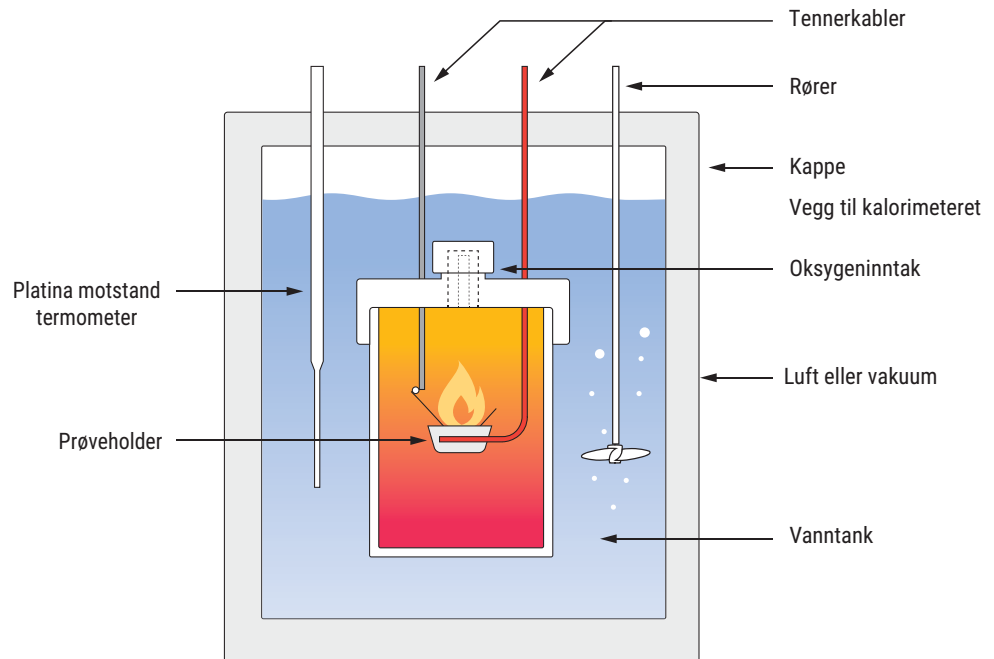
Full aerob oksidasjon av et molekyl glukose kan gi opptil 38 ATP-molekyler. Glykolyse gir en nettogevinst på 8 ATP. TCA-syklusen gir en nettogevinst på 24 ATP. Anaerob prosessering kan bare gi 2 ATP-molekyler.

## 13.2. PARTISJONERING AV ENERGI

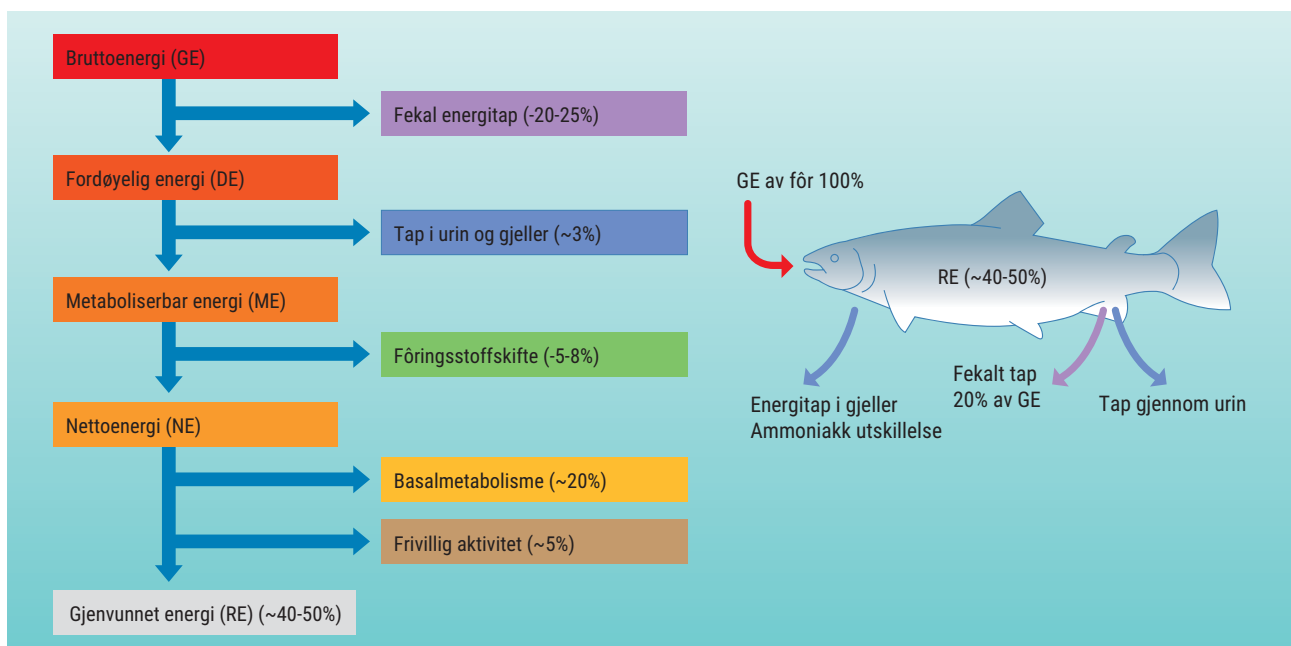
### 13.2.1. Energi i matvarer, bruttoenergi (GE)

Energien som frigjøres ved fullstendig forbrenning av viktige makronæringsstoffer i matvarer kalles bruttoenergi (GE) og varierer mellom kategorier basert på kjemisk sammensetning. I gjennomsnitt gir proteiner 23,6 kJ/g og karbohydrater gir 17,2 kJ/g, mens lipider gir mye mer energi, 39,6 kJ/g. Kaloriekvivalentene for disse verdiene er 5,64, 4,11 og 9,46 kcal/g for henholdsvis proteiner, karbohydrater og lipider. GE-innholdet i næringsmidler, fôringredienser og formulerte fôr kan beregnes ved å summere energiinnholdet av protein, karbohydrater og lipider i maten eller fôret. GE måles ved hjelp av et instrument kalt ett bombekalorimeter som inneholder et kammer der en nøye innveid prøve plasseres og kobles til en elektrisk ledning (**figur 13.2**). Kammeret blir deretter forseglet, satt under trykk med oksygen og plassert i et større kammer som inneholder en presis mengde vann ved 14,5 ° C. Det større kammeret blir deretter forseglet, og prøven antennes ved å sende en elektrisk strøm gjennom ledningen som er innebygd i prøven. Prøven antennes, brenner helt opp og frigjør varme som øker temperaturen på vannet i det større kammeret. GE av mat, fôr, vevsprøve eller avføringsprøve beregnes deretter gjennom økningen i vanntemperaturen i det ytre kammeret og vekten av prøven.

**Figur 13.2.** Skjematisk diagram over ett bombekalorimeter. Prøven legges i ett kammer med oksyngengass som er senket ned i en kjent mengde vann med temperatur 14.5°C. Kammeret er isolert fra omgivelsene for å unngå at vannet varmes opp utenfra. Prøven antennes med en glødetråd og prøven forbrennes. Dette vil varme vannet rundt beholderen og man kan beregne mengde produsert energi.



Dyr kan ikke bruke all energien (GE) i matvarer **figur 13.3**. For det første kan ikke alle bestanddeler i matvarer fordøyes. Proteiner, karbohydrater og lipider i matvarer brytes ned av fordøyelsesenzymer i mage-tarmkanalen til henholdsvis aminosyrer og korte peptider, glukose og fettsyrer. Disse forbindelsene vil så absorberes i tarmen og transporteres til leveren via leverportvenen. Noen bestanddeler av fôringrediensene, som fiber fra plantemateriale, rå stivelse eller brusk fra animalsk materiale, passerer gjennom fordøyelsesystemet uten å bli fordøyd og utskilles som avføring. Energien som går tapt i feces (fekalt energitap) måles ved bombekalorimetri (**figur 13.2**) og trekkes så fra GE for å beregne fordøyelig energi (DE).



**Figur 13.3.** Eksempel på energiflyt av ett standardfôr til laksefisk fra bruttoenergi, GE, til det deponeres i fisken i form av gjenvunnet energi (RE). Gjenvunnet energi inkluderer vekst, fettlagring og kjønnsmodning. Verdiene i flytskjemaet er variasjoner som er gitt for laks under normale oppdrettsforhold. Faktiske verdier vil variere mye med art, fôrsammensetning, diettens energiinnhold, aminosyreprofil, fiskestørrelse og miljøforhold. I svært aktive fiskearter vil for eksempel «frivillig aktivitet» utgjøre en langt større andel av energiflyten, og ved høyt proteininnhold i diettene vil tapet av energi (ammonium) over gjellene øke betraktelig. Gjenvunnet energi til vekst kan variere fra mellom 26 til 70% (se teksten).

### 13.2.2 Fordøyelig energi (DE)

Selv om måling av fordøyelighet kan gjøres på flere måter, så vil man i praksis måle fordøyelighet av fôringredienser eller fôr i fisk ved hjelp av tre ting: 1) en basaldiett, 2) en ufordøyelig markør (f.eks. yttriumoksid  $Y_2O_3$ ) som legges til basaldietten og kan passere gjennom maga-tarmkanalen i omtrent samme hastighet som matvarer uten å bli endret, og 3) en metode for å samle opp avføring som minimerer tap av løselige materialer i vannet. Grupper av fisk fôres så enten med basaldietten eller en basaldiett tilsatt den aktuelle testingrediensen (kalles testfôr). Vanligvis er forholdet 70:30, men det kan variere mye. Å samle all avføring fra fisk er utfordrende siden feces svært raskt taper mye biologisk materiale etter at den kommer i kontakt med vann. Det er utarbeidet ulike metoder som omfatter feller eller filter i avløpsvannet som minimaliserer dette tapet. Metodene er spesielt utbredt på ferskvannsfisk som karpe, men har også en viss utbredelse i laksefisk (Se også kapittel 12 om ulike metoder for å samle feces). For å unngå slikt tap av biologisk materiale er det også vanlig å samle avføring ved disseksjon eller stripping av individuelle fisk ved forsiktig stryking på buken som gjør at tarminnholdet fra baktarmen kommer ut. Metodene er spesielt utbredt på laksefisk. Etter tørking av feces analyseres fôr- og avføringsprøver for kjemisk sammensetning og inert markørinnhold. Dette kan man så bruke til å beregne tilsynelatende fordøyelighet av testingrediensen/fôret. Begrepet "tilsynelatende fordøyelighet" (ADC) brukes til å skille verdier oppnådd på denne måten fra "sann fordøyelighet". Avføring inneholder også ufordøyelige fôrkomponenter og en del endogent materiale (hovedsakelig døde tarmceller, bakterier og avfall fra galle). Sann fordøyelighet oppnås ved å trekke endogent energiinnhold fra total fekal energi. Endogent tap blir beregnet i terrestriske dyr og fjærfe ved å gi dyret ett et protein eller et fôr som ikke inneholder energi utenom proteinet, for så å samle avføring og analysere protein- eller energi-innhold. Dette er upraktisk i fisk siden det vanskelig å samle opp avføring så godt fra vannmassene. Formelen for beregning av tilsynelatende fordøyelighet av ett næringsstoff vises i **figur 13.4**. Se også kapittel 12 for eksempler og videre diskusjoner om metoder for oppsamling av feces og måling av fordøyelse.

$$ADC = 100 - \left( 100 \times \left( \frac{\% \text{ markør i fôret}}{\% \text{ markør i avføring}} \times \frac{\% \text{ næringsstoff i fôret}}{\% \text{ næringsstoff i avføring}} \right) \right)$$

Det finnes flere online databaser som viser fordøyelighetsverdier, inkludert DE, for de vanligste fôringrediensene. Eksempler på disse er gitt i «Anbefalt litteratur» i slutten av dette kapitlet. Dersom man studerer disse databasene nøye, så vil man se at DE for samme fôringrediens gjerne varierer fra studie til studie, selv når prøven analyseres i samme laboratorium (**tabell 13.1**). Det er mange grunner til at dette skjer. Fiskestørrelse påvirker fordøyelighet, det samme gjør eksperimentelle forhold som vanntemperatur, fôringsnivå og  $O_2$ -metning i vannet. Dette er naturlige variasjoner det er viktig å ha oversikt over, og ikke minst kontroll på, når man planlegger forsøk. Det kan som nevnt over også være flere feilkilder i metodene som benyttes for oppsamling av feces, og ikke minst i metodene de ulike laboratoriene bruker for å analysere prøvene. De DE-verdiene man får fra slike forsøk bør derfor kun betraktes som tilnærminger og ikke absolutte verdier. Men på tross av disse usikkerhetene og variasjonene anser de fleste fiskebiologier at resultatene man oppnår i DE som relativt robuste. Derfor brukes disse dataene av mange fiskeførselskaper når de formulerer fiskefôr, ofte ved hjelp av egne databaser de selv har bygd opp. DE-verdier og fordøyelig protein (DP) i fôringredienser er viktige elementer i presisjonsformulering av fôr.

**Figur 13.4.** Formel for tilsynelatende fordøyelighet av ett næringsstoff. Markør er stoffer, mineraler som krom, yttriumoksyd eller ufordøyelige fiber som ikke fordøyes eller tas opp av fisken.



**Tabell 13.1.** Gjentatte ADC-verdier for menhaden (sildefisk) fiskemel fra samme laboratorium (kilde, USDA/ARS fish digestibility database).

Fiskemel (Menhaden)	Organisk materiale (%)	Råprotein (%)	Energi (%)
Eksperiment 3	98	92	100
Eksperiment 4	70	85	90
Eksperiment 5	79	91	99
Eksperiment 6	85	85	100
Eksperiment 7	77	82	90
Eksperiment 9	77	90	100
Eksperiment 11	63	77	82
Eksperiment 12	68	82	91
Eksperiment 13	71	83	88
Eksperiment 14	77	79	88
Eksperiment 15	66	80	85
Eksperiment 16	77	87	86
Gjennomsnitt	74	83	91
Standardavvik	10.8	7.1	5.8
CV	0.15	0.090	0.06

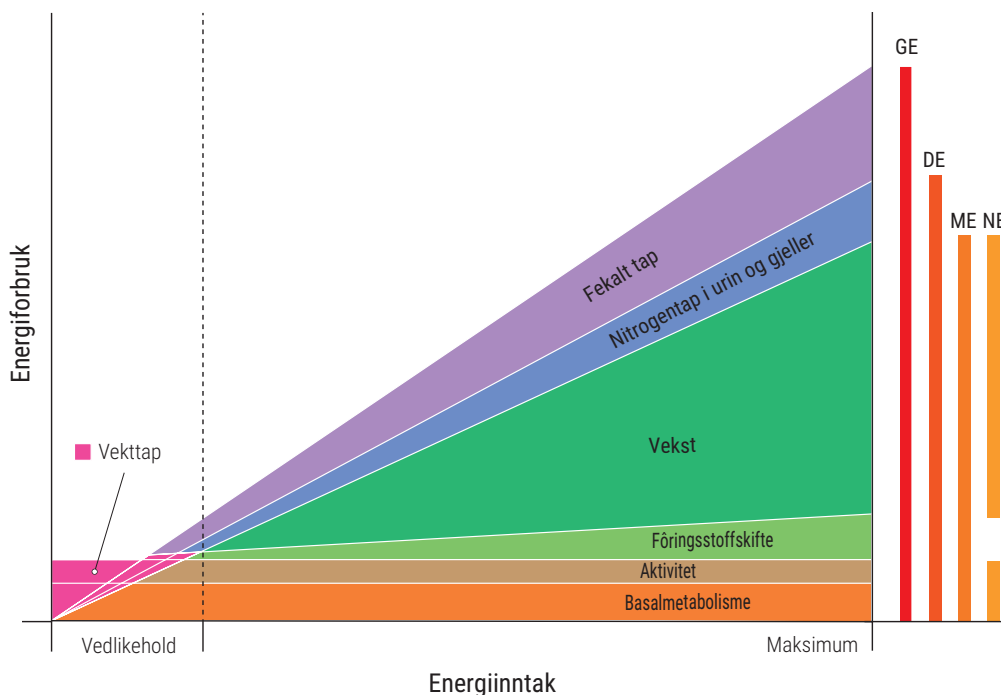
### 13.2.3. Metaboliserbar energi (ME)

Etter at næringsstoffene er absorbert og transportert til leveren, metaboliseres de eller transporteres til perifert vev hvor de kan brukes til å gi metabolsk energi, syntetisere cellulære proteiner og andre forbindelser, eller lagres som lipider for fremtidig bruk. Individuelle aminosyrer som overstiger umiddelbare behov for proteinsyntese i cellene vil deamineres, og karbonskjelettene vil benyttes ulike steder i metabolismen som i Krebs syklus for produksjon av energi eller fettsyresyntesen for energilagring. Aminogrupeer sendes gjennom blodet og skilles ut som ammoniakk via gjellene i fisk eller syntetiseres til urea eller urinsyre i nyrer av henholdsvis pattedyr og fugler. Overflødig glukose kan skilles ut i urinen, selv om dette tapet er svært lite i fisk, bortsett fra under ekstremt høyt glukoseinntak. Energien som går tapt ved utskillelse av metabolske produkter, trekkes fra DE for å gi metaboliserbar energi (ME). ME måles ved å samle opp ekskresjonsprodukter, det vil si urin og ammoniakk som skilles ut med gjeller, og så måle energien i hver fraksjon. En periode forsøkte man å måle ME verdier hos regnbueørret ved å holde fisk i ME-kamre som skilte avføring fra metabolitter som ble skilt ut over gjellene. Man verdiene man fikk ved denne metoden var svært høye og unøyaktige. En av årsakene lå i at disse kamrene forårsaket mye stress og dermed en ekstrem høy metabolisme som fisken ikke ville hatt under normale forhold. Denne metoden er derfor ikke blitt videreført.

Måling av ammoniakknivåer i oppdrettskaret til fisken eller i avløpsvannet etter et måltid (enkeltfisk eller grupper av fisk) gir et mer nøyaktig mål på utskillelse av metabolske produkter og derfor ME. Det er også viktig å merke seg at ME-verdiene påvirkes av fôrets sammensetning, spesielt aminosyre- og energiinnholdet. Aminosyreprofilene til mange fôringredienser skiller seg vesentlig fra aminosyrebehovet til fisk. Dette kan gi avvikende målinger av ME-verdier til fôringrediensene. Årsaken er som nevnt over at ubalanse i aminosyresammensetningen vil føre til at overskytende aminosyrer vil brytes ned og benyttes i energiproduksjonen mens ammoniakk går ut over gjellene. Ubalanse i aminosyresammensetningen av fôrene vil derfor øke nitrogentapet og redusere de beregnede ME-verdiene. Siden proteiner er en langt dyrere energikilde enn fett og karbohydrater, fokuserer dagens fôrprodusenter på å gi akkurat den mengden aminosyrer i dietten som fisken trenger. Endringer, og spesielt for høye mengder proteiner eller

skjev aminosyrebalanse i dietten vil påvirke energinivået i fôret. Derfor er ME-verdier i fôr beregnet ut fra ME-verdier av fôringredienser ofte ganske annerledes enn de målte verdiene av ME-innholdet i fôret. Kort sagt, i motsetning til DE-verdier, er ME-verdier ikke additive av årsaker som beskrevet over. DE-verdier av fôringredienser er additive, bortsett fra fôr som inneholder høye nivåer av ikke-løselige karbohydrater som kommer fra mel av visse oljefrø. Disse forbindelsene påvirker fordøyelsen, i stor grad fordi de øker hastigheten på passasje av mat gjennom fordøyelseskanalen. Moderne lakse- og ørretfôr inneholder lave nivåer av ikke-løselige karbohydrater, og derfor er det en akseptabel og nyttig praksis å beregne DE-innholdet i fôr ved å legge sammen proporsjonale DE-verdier av fôringredienser.

Mange metabolske prosesser krever kjemisk energi lagret som høy-energi fosfatbindinger, men ikke all kjemisk energi som frigjøres fra ATP (til ADP + energi) driver biokjemiske reaksjoner. Noe av energien går tapt som varme i metabolske prosesser og kalles fôringsstoffs-kifte, varmeinkrementstap eller Specific Dynamic Action (SDA). Energitalp fra ME er forbundet med tre metabolske aktiviteter: 1) fordøyelse og næringsopptak, 2) biokjemiske reaksjoner ved utskillelse av metabolske avfallsprodukter, og 3) biokjemiske reaksjoner involvert i endring og omdanning av metabolitter og avsetning av protein og fett i vevet. Disse aktivitetene er ufrivillige og foregår uansett om fisken fôres eller ikke. Dette betyr at fôringsstoffs-kiftet selvsagt øker med fôringsopptaket (**figur 13.5**).



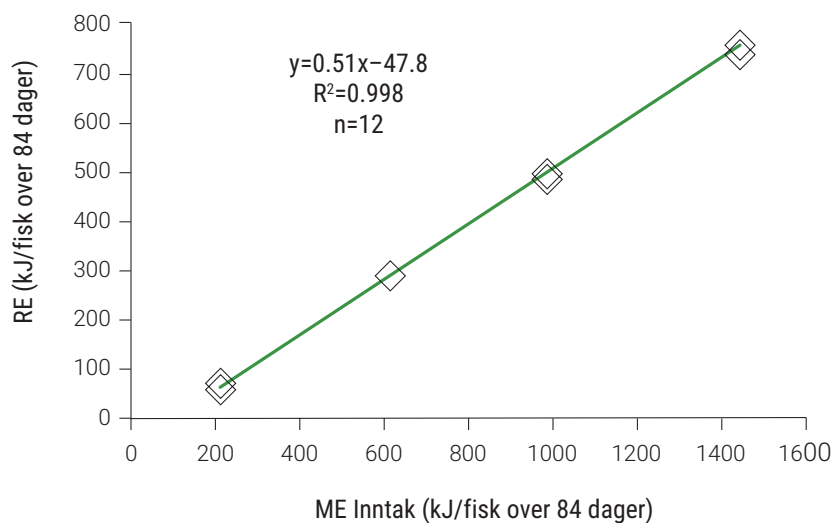
**Figur 13.5.** Forholdet mellom spist energi og fordeling av GE i fekal energi, fôringsstoffs-kifte, basalmetabolisme, frivillig aktivitet og vekst. Se **figur 13.3** for forklaring av begrepet. Ved lavt energiinntak (vertikal stiplede linje) er energiforbruket til basalmetabolisme og frivillig aktivitet høyere enn energiinntaket, og fisken vil tape vekt. Ved lavt fôringsnivå tilfredstilles disse behovene, men fisken vokser ikke. Med økende energiinntak øker alle biologiske prosesser og veksten er proporsjonal til fôringsopptaket opp til ett metningspunkt.

Generelt kan man si at hvor mye en fiskeart spiser har lite å si på sammenhengen mellom ME og tilbakeholdt energi. Selv om varmetapene forbundet med fordøyelse og næringsopptak, dannelse og utskillelse av metabolsk avfall og generell metabolisme (cellulære prosesser) øker med fôringsnivået, forblir fôringsstoffs-kiftet, (varmeinkrementstapet), konstant som en prosentandel av DE- eller ME-inntak for en gitt fôrformulering. Ulike fôrformuleringer vil imidlertid gi forskjellige verdier for fôringsstoffs-kiftet da de vil ha ulike krav til energiforbruk til fordøyelse av næringsstoffer som protein, lipid og karbohydrat (stivelse). Videre vil forskjeller i forholdet mellom fordøyelig protein og DE også påvirke fôringsstoffs-kiftet, først og fremst i forbindelse med utskillelse av metabolsk avfall og omdanning av metabolske mellomprodukter. Eksempelvis vil omdannelse av ett overskudd av aminosyrer eller glukose til fettlager (energi i lipid) kreve ekstra forbruk av energi. Fôringsstoffs-kiftet kan bestemmes ved å måle varmen som går tapt når dyr faste og trekke den verdien fra varmetapet i fôrede dyr. I moderne akvakultur skal også varmeproduksjon fra fisken inngå i design og energibruk av resirkuleringsanlegg (RAS). Varmetapet fra fisk (oksykalkoeffisient) kan beregnes til 194 kJ/L oksygen (13,6 kJ/g oksygen).

### 13.2.4. Nettoenergi

Når man trekker fôringsstoffsiftet fra ME gir dette netto energi (NE) som er definert som mengden GE som faktisk er tilgjengelig for dyr å bruke. NE prioriteres brukt til basalmetabolismen. Når det behovet er tilfredsstillt brukes resterende energi til frivillig aktivitet (bevegelse), vekst og reproduksjon. Når man trekker fra energien som er brukt til basalmetabolisme og frivillig aktivitet fra NE får man ut den energien som er beholdt i fisken, såkalt gjenvunnet energi (recovered energy, RE). Det er altså den prosentandelen av GE som beholdes i fiskens vev. RE i fisk fôret med komplette dietter varierer fra 26% til 70%, avhengig av fiskeart, fiskestørrelse, eksperimentelle oppdrettsforhold og andre faktorer. Sagt på en annen måte, så varierer energitapet fra 30 % til 74 % når fornybar energi over en periode trekkes fra ME-inntaket i samme periode (**figur 13.6**). Fôrintaket hos en gitt fiskeart har liten effekt på forholdet mellom tilbakeholdt energi og ME-inntak fordi, som diskutert over, så er fôringsstoffsiftet angitt i prosent av ME som ikke varierer med fôringsnivå.

**Figur 13.6.** Forholdet mellom inntaket av metaboliserbar energi og gjenvunnet energi i atlantisk laks. Her ble fiskene gitt diettene i nesten tre måneder. Legg merke til lineariteten i regresjonen. Basert på Bureau et al 1999 og NRC 2011.



### 13.2.5. Basalmetabolisme

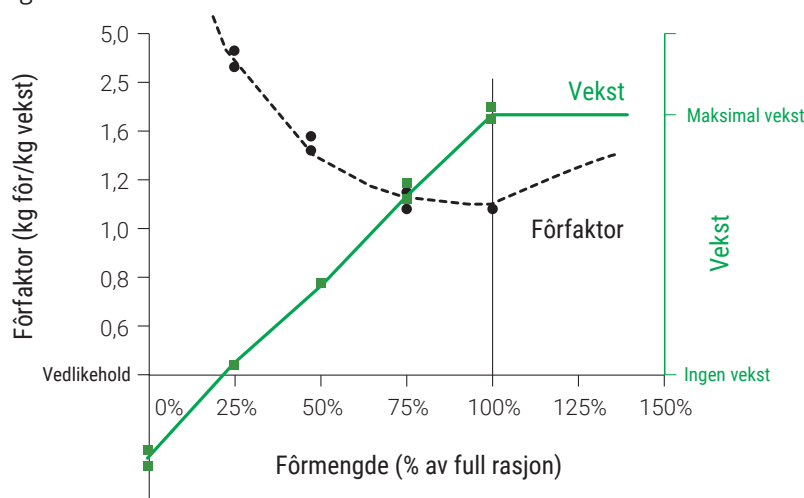
Basalmetabolismen er den metabolske aktiviteten som kreves for å opprettholde livet og inkluderer respirasjon, blodsirkulasjon, homeostase, immunaktivitet og cellulær metabolisme, alt som trengs for å frembringe cellulær energi. Det er den mengden netto energi som kreves av ett dyr eller en fisk som er i ro, men inkludert den aktiviteten som kreves for at fisk skal kunne overleve i vannet, mye likt den energien som brukes av landdyr for å motsette seg tyngdekraften (gå, stå, holde opp hodet og lignende). Fisk har flere fordeler i forhold til landdyr når det gjelder netto energiutnyttelse. For det første varierer basalmetabolismen til fisk, vekselvarme dyr, med vanntemperaturen, mens den for varmblodige terrestriske dyr, fugler og mennesker er uavhengig av omgivelsestemperaturen så lenge den er innenfor normale områder. Fisk trenger derfor ikke å produsere varme fra kjemisk energi for å opprettholde kroppstemperaturen, i motsetning til fugler og pattedyr. En annen viktig forskjell er at fisk lever i vann og er nøytralt flytende. De trenger ikke å bruke energi for å motsette seg tyngdekraften. Den tredje store forskjellen er at de fleste benfisk kan skille ut ammoniakk fra deaminering av aminosyrer direkte til vannet over gjellene. Ammoniakk er giftig, men det transporteres så raskt til gjellene at det ikke vil akkumulere i fisken. Pattedyr må bruke metabolsk energi for å konvertere ammoniakk til urea, en mindre giftig, vannløselig nitrogenforbindelse som utskilles over nyrene til urinen. Fugler går et skritt videre og omdanner urea til urinsyre som er ett mer nitrogenrikt men mindre vannløselig materiale som til slutt utskilles over nyrene. Urinsyre kan skilles ut med mindre vann enn urea og er viktig når landdyr vil hindre vanntap.

Den vekselvarme (poikiloterme) naturen til fisk påvirker basalmetabolismen fordi metabolismen øker med økende vanntemperatur. Studier som estimerer fiskens basalmetabolisme basert på oksygenforbruk viser at metabolismen øker lineært fra lave suboptimale vanntemperaturer, men er kurvelineær ved høyere temperaturer. Ved de øvre temperaturerene for en fiskeart vil fôringsaktiviteten reduseres, hjerte- og respirasjonsfrekvensen øker, og til slutt, når en dødelig vanntemperatur nås, får fisken hjertestans og dør. Den nøyaktige temperaturen varierer mye mellom fiskearter. De fleste laksefisk får store problemer

i området 22-25 °C. Kroppsvekt påvirker også basalmetabolismen. Små fisk bruker mer energi per kilo kroppsvekt enn stor fisk. Dette gjelder de fleste kaldblodige og varmblodige dyr. Dette kompliserer beregninger av basalmetabolismen. Når det basale energiforbruket plottes mot fiskevekt, er helningen til den resulterende linjen ikke lineær. For å korrigere dette opphøyer man kroppsvekten med potensen 0,8. Dette normaliserer forholdet mellom fiskevekt og energiforbruk i et omfang som er egnet for praktiske anvendelser. Valget av 0,8 som eksponent er basert på mange studier på ulike fiskearter som rapporterer verdier mellom 0,5 og 1,0. Ved konvensjon aksepteres 0,8 som ett nøyaktig estimat. Denne justerte vekten kalles metabolsk vekt og brukes til å beregne energibudsjetter i fisk. I fôr uttrykkes energien som kJ/g eller MJ/kg, men energibudsjettet uttrykkes også som kilojoule per fisk per dag (kJ/fisk/dag) eller kilogram metabolsk vekt per dag (kJ/kg<sup>0,8</sup>).

### 13.2.6. Vedlikehold av fiskens energibehov

Alle dyr, inkludert fisk, går ned i vekt når de ikke spiser over en periode fordi basalmetabolismen må opprettholdes uansett om den spiser eller ikke. Dette betyr at det er ett nivå av fôr (energi) hvor fisken kun opprettholder vekten. Dette er definert som energiinntaket for vedlikehold. Fôr- eller energiinntak under dette nivået fører til vekttap, og inntak over dette nivået resulterer i vektøkning (**figur 13.7** og **figur 13.5**). Som man kan se ut fra figuren, så vil en liten rasjon mat kun opprettholde vekten, mens utover det vil fisken vokse. Men siden mesteparten av energien vil gå til opprettholdelse av livsfunksjoner, så vil bare en liten del av energien omsettes i vekst. Eksempelvis vil det kreve 5 kg fôr for hvert kilo vekst av fisken dersom den bare gis omkring 30-40% av det optimale. Etter hvert som fôrresasjonen øker, øker også veksten, og små laks vil kunne ha en fôrfaktor på under 0.6 som betyr at den vokser 1 kg på 0.6 kg fôr. Dette synker jo større fisken blir. Eksemplet i **figur 13.7** representerer en fisk på 3-4 kg. Det nøyaktige nivået av mengden vedlikeholds fôr fisken behøver for å opprettholde vekten kan bestemmes ved å overvåke fiskevekten eller måle hele kroppens energiinnhold over en periode på forskjellige inntaksnivåer. Det er også viktig å merke seg at fisk kan avsette protein og forbruke fettdepoter når den føres på vedlikeholdsnivå. Dermed kan den fortsatt akkumulere proteiner fordi lipider brukes til energi. Lipidet vil i stor grad erstattes med vann. Dette fører til at fettmengden i fisken reduseres, vanninnholdet i fisken øker, og våtvekten av fisken forblir konstant. I fôrforsøk blir energiinnhold eller fettinnhold målt i tillegg til vekt for å forstå mer av hvordan fôret virker. Til tross for slike begrensninger i vedlikeholdskonseptet er det likevel nyttig som en veiledning når man skal velge fôringsnivå til fisk i oppdrett, spesielt når målet er å begrense vektøkning før slakting. Det er også verdt å merke seg at man med veldig høy utfôring kan ha redusert fôreffektivitet. Dette har flere årsaker, og kan blant annet skyldes at ny mat skyver delvis fordøyd mat for raskt gjennom tarmen slik at opptaket av næringsstoffer blir ufullstendig.



**Figur 13.7.** Eksempel på fôrfaktor i laks fra små til høye rasjoner. Ved små rasjoner vil fisken miste vekt eller kun opprettholde vekten (vedlikehold, ingen vekst). I slike tilfeller er fôrfaktoren (den mengden fôr som må til for å få ett kilo tilvekst) svært høy. Ved økende rasjon, vil stadig mer av dietten gå til vekst og fôrfaktoren synker. I små fisk kan fôrfaktor komme ned på 0,55. I dette eksemplet vises laks på omlag 3 kg, hvor 1,1 er en svært god fôrfaktor. Ved høy rasjon over 100% vil veksten ikke øke mer, og fôrfaktor synker igjen blant annet på grunn av at fisken ikke vil fordøye maten like godt. Modifisert og fritt justert etter Bergheim og Åsheim 1996 og Waagbø, Espe, Hamre, Lie, Fiskeernæring 2001.

### 13.3. PRAKTISK BRUK AV BIOENERGETIKK I FORMULERING AV FISKEFÔR

Systemet med å dele GE-innholdet i fôr opp i DE, ME og NE gir et veikart for å forklare de århundrer gamle observasjonene med at metabolisme av mat i dyr ligner vanlig forbrenning ved at begge prosessene forbruker O<sub>2</sub> og produserer varme, CO<sub>2</sub> og H<sub>2</sub>O. Det bioenergetiske systemet ble opprettet delvis fordi metoder for å måle og kvantifisere energiinntak og energitap ble utviklet. Studier av energimetabolisme innebærer måling av varme- og CO<sub>2</sub>-generering eller måling av O<sub>2</sub>-forbruk hos dyr (eller mennesker) etter et måltid. Med fisk har måling av O<sub>2</sub>-forbruk vist seg å være den mest effektive og produktive tilnærmingen. Som diskutert over så er den mengden kjemisk energi som frigjøres når fôret forbrennes ved bombekalorimeter større enn den mengden energi som bindes og utnyttes i cellulær metabolisme. For eksempel frigjør forbrenning av ett mol glukose 2803 kJ (670 kcal), mens mengden energi bundet i høyenergetiske fosfatbindinger (ATP) fra samme mengde glukose er 1398 kJ (334 kcal). Dermed er det bare omtrent 50% av den totale kjemiske energien i glukose som er bundet og tilgjengelig for å gjøre cellulært arbeid. Den gjenværende kjemiske energien går tapt som varme. Det som er av interesse for fôrprodusentene til oppdrettsnæringen er hvor mye av GE i fôr som er tilgjengelig for å støtte metabolisme og vekst. Altså hvordan påvirker DE-innholdet i fôr vekst og hvilke faktorer eller fôrformuleringer påvirker effektiv utnyttelse av næringsstoffene, spesielt de dyre komponentene som protein og aminosyrer.

Bruttoenergi (GE) av fôr er relativt enkelt å måle ved bombekalorimetri eller ved beregning ut fra protein-, lipid- og karbohydrat-innhold. Men det er DE som fôrbedrifter bruker når de formulerer fiskefôr. På det praktiske nivået er DE- og ADC-verdier av fôringrediensene viktige fordi ingrediensverdier er additive, noe som forenkler beregningen av DE- og ADC-verdier i fôr for å oppfylle målene. Fôrselskapene har som nevnt egenutviklede databaser som inneholder data på sammensetning, næringsinnhold og DE for energi, protein og organisk materiale i alle vanlige fôringredienser. Noen ingredienser, spesielt fiskemel og terrestriske animalske proteinkilder varierer betydelig i innholdet av råprotein, lipid og DE når de kommer fra forskjellige kilder. Ofte skyldes dette ulike produksjonsprosesser. Derfor analyserer fôrselskaper hver batch av fôringrediensene, ofte ved hjelp av raske og ikke-destruktive metoder som kjernemagnetisk resonansspektroskopi (NMR) eller infrarød spektroskopi (NIR). Dette øker presisjonen av fôrformler. Fôrselskaper formulerer alltid fôr for å overskride spesifikasjonene for å unngå problemer med eventuelle avvik i analysene. Men man ønsker heller ikke å overskride spesifikasjonene for mye siden dette er kostbart. Det de i hovedsak da "gir bort" er protein, lipid og energi.

Å bruke DE-verdier for å forutsi ME- og NE-verdier av fôr eller, enda viktigere for oppdrettere, for å forutsi fiskens vekst er ikke nødvendigvis en nøyaktig prosess. Flere faktorer påvirker ME- og NE-verdier av fôr til fisk. For det første, som diskutert ovenfor, er fisk svært effektive til å metabolisere aminosyrer for å gi metabolsk energi, i stor grad fordi den metabolske kostnaden for å utskille ammoniakk fra deaminering av aminosyrer er lav. Aminosyrer som er brutt ned ved deaminering er ikke tilgjengelige for vevssyntese. Dersom tilstrekkelig DE tilføres i fiskefôr fra andre kilder enn protein, så øker effektiviteten av proteinet i diettene. Det betyr at mer av proteinet brukes til produksjon av vev i fisken. Fagterminologien av dette er at retensjonen av proteinet øker, og at vi får ett høyere forhold mellom vekst i fiskens proteinmasse (g) / protein i fôret (g). Denne faktoren øker når nivåene av ikke-protein-DE i fôret øker opp til et optimalt nivå. Tidligere ble denne effekten referert til som en "proteinparende effekt" og ble tilstrebet slik at proteinet skulle kun gå til nydanning av vev (hovedsakelig muskler) mens ikke-protein DE skulle gå til å drive energiomsætningen. Følgelig er fiskefôr, spesielt laksefôr, formulert for å være innenfor et optimalt område av forholdet DP/DE for å sikre rask vekst. Dette forholdet vil endres etter hvert som fisken vokser. Stor laks synes å være genetisk «programmert» til å avsette mer fett og føres vanligvis med et fôr med lavere DP/DE og høyere fettinnhold. Likeledes vil DP og DE forholdet endres når fisken begynner å gå inn i kjønnsmodning. Da øker forholdet igjen siden det blir stor nydanning av proteiner i rogn. Andre forhold som også påvirker det optimale DP/DE forholdet er vanntemperatur, fotoperiode og andre sesongmessige variasjoner. For å få kontroll med dette gjennomfører fôrselskapene mange forsøk som kartlegger alle disse forholdene slik at de kan lage optimale dietter for de fleste forhold. I naturen står fisken overfor perioder med overflod av mat og matmangel, og må akkumulere energi i form av fettdepoter slik at

den kan overleve perioder med begrenset mattilgang som gjennom vinteren. Energiallokering er forbundet med endringer i protein- og energimetabolisme, spesielt hos settefisk før overføring til sjøvann. Hos ung steelhead ørret (en anadrom form av regnbueørret, *Oncorhynchus mykiss irideus*) stanser for eksempel muskelveksten, målt gjennom genuttrykk av myosin eller som hastigheten på proteinavleiring (muskelmasse), med avtagende daglengde på sensommeren og høsten. Lipidnivået i hele kroppen hos settefisk øker uavhengig av DP/DE-forholdet i fôret. Det er derfor ingen gevinst i proteinavleiring. I dette tilfellet vil overskytende aminosyrer omdannes til energireserver (lipid). Kort etter vintersolhverv begynner daglengden igjen å øke og metabolismen øker, og man ser en økning i uttrykket i genuttrykket av myosin, en økning i proteindeponering, og en reduksjon i hele kroppens lipidprosent. Denne prosessen topper seg om våren når fisken normalt vandrer ut til havet. Når oppdrettet postsmolt av atlantisk laks har blitt overført til ett sjøvannsanlegg, ser de ut til å være mindre følsomme for de metabolske effektene av avtagende fotoperiode. Men det er likevel klare effekter av lys og fisken vokser generelt bedre ved lange fotoperioder helt frem til slakt. Dette har gjort at mange oppdrettere holder fisk på lange daglengder ved bruk av kunstig lys til godt utover høsten. Mesteparten av fôret i en produksjonssyklus for laks brukes i den avsluttende fasen i sjøvann. En laks vil for eksempel spise om lag 100g fôr fra 0 til 100g, mens den vil spise 4 kg fôr fra 1 kg til 5 kg størrelse. Det er i denne fasen at optimalisering av DP/DE forholdet i fôret har størst økonomisk innvirkning på fôrets kostnad og dermed også kostnaden ved å produsere fisken.

### 13.4. BIOENERGETIKK OG PRAKTISK ANVENDELSE I LAKSEOPPDRETT

Praktisk bruk av bioenergetikk til fiskeoppdrett dreier seg om å bruke bioenergetisk informasjon i modeller for å forutsi fiskens vektøkning. Enkelt sagt, fiskeoppdrett er å konvertere relativt å konvertere relativt billige råvarer til høyverdig menneskemat. Jo mer effektiv denne prosessen er, desto mer sannsynlig er det at firmaene er lønnsomme. Bioenergetiske modeller er en tilnærming til å forutsi fiskens økning i kroppsvekt og er basert på energiflyt fra DE til gjenvunnet energi (RE). Modellene antar at dyr spiser for å møte en etterspørsel etter førenergi, en antagelse som ser ut til å være sant innenfor visse grenser. Denne antagelsen fører til konklusjonen om at mengden fôr som kreves for å støtte veksten av eksempelvis ett kilo fisk vil være høyere ved bruk av ett lavenergifôr sammenlignet med å gi fisken med ett høyenergifôr som i praksis er ett lipidfôr. Husk også at GE av lipider er mer enn to ganger GE av like mye protein, og at DE følger samme mønster. Det er verdt å huske på at bioenergetiske modeller ikke beskriver de iboende egenskapene ved biologi *per se*. Snarere er de metoder tillater forskere å "modellere" vekstforholdet i fisk slik at man kan «forutse» konsekvensen dersom input variablene endres. Under visse forhold kan bioenergetiske modeller nøyaktig forutsi fiskens vektutvikling, under andre forhold kan de gi ett godt estimat på veksten. Videre er bioenergetiske modeller nyttige for å forutsi fekalt og metabolsk avfall fra oppdrettsanlegg. Dette kan benyttes til å beregne rensekapasitet eller miljøbelastninger i ett visst geografisk område.

Bioenergetiske modeller antar at når organismer får en optimal daglig tilførsel av energi i dietten, så vil de nå sitt maksimale nivå av gjenvunnet energi (RE) (**figur 13.3**), forutsatt at andre essensielle næringsstoffer også leveres. Disse modellene er relativt enkle og lar oppdretterne bestemme et optimalt fôringsnivå basert på DE-innholdet i fôret. Enkel refleksjon viser imidlertid at fornybar energi ikke er selve målet med fiskeoppdrett. Snarere er det en markør knyttet til fiskens vektøkning. Faktisk økning i fiskevekt refererer til økning av kroppsmasse altså den RE som deponeres i vevsprotein og vevslipid. I fisk vil en stor del av økningen av kroppslipid erstatte vann, fisken får altså redusert vanninnholdet. Dette bytte mellom vann og lipid vil derfor ikke føre til økt fiskevekt, men kun en økning i RE. Innom visse grenser vil tap av fettlager, som sult, derfor bare føre til økning av vanninnholdet i fisken. Dette illustrerer en av begrensningene til bioenergetiske modeller, de forutsier ikke økning av mager kroppsmasse i fisk. Videre er hver spesifikk modell bare anvendelig innenfor et begrenset utvalg av fiskestørrelser og miljøforhold. Bioenergetikkmodeller er nyttige, men man må huske at modeller bare er tilnærminger. Modellene er heller ikke basert på hvordan næringsstoffer i fôret faktisk brukes i fiskens metabolisme og vekst. Fisk forbruker energien i fôrene, men de binder og bruker den ved å metabolisere næringsstoffer, hvorav de fleste har flere roller i cellulær metabolisme og cellefunksjoner.

Bioenergetisk modellering kalles noen ganger for 'nærings-strøm' modellering. En alternativ modelleringstilnærming som ble utviklet for å beskrive husdyrvekst kalles «næringsbehov» modellen. Modellen ble først utviklet for svin av Birkett og de Lange omkring år 2000, og innebærer kvantifisering av metabolismen til spesifikke næringsstoffer slik at man kan forutsi vektøkning i stedet for å begrense analysene til energien i grupper eller klasser av næringsstoffer som protein eller lipid. Næringsbehovmodellene følger flyten av ett næringsmiddel gjennom seks biologiske steg eller prosesser: 1) næringsinntak, 2) konvertering av næringsstoffer til anabole og energigivende forbindelser, 3) fekal utskillelse, 4) urin utskillelse, 5) syntese av produkter og deres retensjon eller sekresjon og 6) basale næringskostnader. Metoden kan derfor skille hva som skjer med de enkelte næringskomponentene fra de tas opp til de metaboliseres som metabolsk energi. Eksempelvis kan man følge enkelte aminosyrer når de blir bestanddeler av strukturelle proteiner syntetisert i cellene eller som substrater i andre biologiske systemer som hormoner, neurotransmittere eller komponenter i immunsystemet. Ett eksempel på slik anvendelse av en næringsbehovsmodell i laks kan sees i anbefalt litteratur, Glencross og medarbeidere (2022). Selv om behovet for slike modeller lenge har vært stort, har begrensningene ofte ligget i analytisk kapasitet og metode til å kvantifisere de enkelte næringsstoffene. Det har imidlertid vært en betydelig utvikling i analytisk kapasitet over de siste tiårene, og som følge av det følger også stor vitenskapelig utvikling. Vi vil derfor se en utvikling hvor nye og forbedrede næringsbehovsmodeller i fremtiden kan bidra til nye og mer presise vekstmodeller basert på forbedrede målbare biologiske responser på næringsinnhold. Dette området benevnes i dag som 'omics'.

Fôrprodusenter bruker ADC til energi, protein og og andre næringsstoffer for å formulere svært effektive fiskefôr. I oppdrett av atlantisk laks oppnås rutinemessig fôrfaktorer (FCR) på 1,0-1,2 i sjøvannsfasen. For noen tiår siden var FCR på over 2,0 standard i lakseoppdrett. Mens forbedringer i fôringssystemer, laksegenetikk og fiskehelse alle har bidratt til å redusere FCR, er endringer i fôrformuleringer, spesielt utviklingen av høyenergifôr og formuleringer basert på nøyaktige estimater av DE-innhold i fôringredienser, hoveddriveren for mer effektiv fôrutnyttelse. Informasjon om ADC for energi (DE), protein og lipider i fôringredienser har gjort det mulig for fôrprodusentene å redusere eller eliminere dårlig fordøyelige fôringredienser i laksefôr og øke DE-nivåene av fôret. Dette har resultert i økt fôreffektivitet. Å formulere fôr for å dekke aminosyrebehovet til laksefisk har også økt proteinretensjonen fra ca. 25 % på midten av 1990-tallet til over 40 % i dag. Til tross for disse forbedringene sitter proteinretensjonen i moderne laksefôr fast på midten av 40-tallet. Eksperimentelle fôr har nådd verdier ned til omlag 50%, så det er rom for forbedring allerede i dag. Det er imidlertid øvre grenser for energi- og proteinretensjon. Hos laks og alle oppdrettsdyr og fjørfe er det en aktiv omsetning av cellulære proteiner. Proteiner blir kontinuerlig syntetisert og katabolisert (nedbrutt) i celler, og denne konstante prosessen med anabolisme og katabolisme er karakteristisk for alle levende organismer. Proteinene fra dietten vil derfor brukes til nydannelse av vev, men også til utskifting i eksisterende vev. Alle disse prosessene krever cellulær energi, og energikostnaden for proteinomsetning er en viktig årsak til at retensjon av DE og DP generelt er mindre enn 50% i oppdrettsfisk og dyr.

### Kunnskapsboks 3 – Formler for vekst og fôrutnyttelse.

Fire vanlig brukte mål på fiskens størrelse i formel 1), 2), 3) og 4) under. **Gjennomsnittsvekt** er total biomasse i gram eller kg delt på antall fisk. Dette kan være i kar eller merd. I 1) vises en praktisk tilnærming hvor man måler total biomasse og teller antallet fisk. I mindre karforsøk, kan man også måle vekten på individuelle fisk. Økning i vekt er sluttvekt minus startvekt, og kan benyttes til å beregne **prosent vektøkning** som vist i ligning 2). Vektøkning kan beregnes på kar/merdbasis basert på vekter av all fisk. Dersom man benytter fisk med individuelle merker, kan man beregne hvor mye hver enkelt fisk har vokst. **Prosent lengdeøkning** 3) kan beregnes på samme måte. Det er vanlig at man bruker gaffellengde hos oppdrettsfisk, dvs. man måler lengden til vinkelen på halefinnen. Dette gjøres for å unngå feil pga av slitt halefinne. Enkelte publikasjoner, spesielt på små fisk og mange marine arter oppgir total lengde, altså til spissen på halefinnen.

$$1) \text{ Gjennomsnittsvekt} = \frac{\text{Total biomasse}}{\text{Antall fisk}}$$

$$2) \text{ Vektøkning (\%)} = \frac{\text{Sluttvekt} - \text{Startvekt}}{\text{Startvekt}} \times 100$$

$$3) \text{ Lengdeøkning (\%)} = \frac{\text{Sluttlengde} - \text{Startlengde}}{\text{Startlengde}} \times 100$$

$$4) \text{ Kondisjonsfaktor (K)} = \frac{\text{Vekt (kg)}}{\text{Lengde (cm)}^3} \times 100$$

**Kondisjonsfaktor** (K eller CF eng.) 4) forteller noe om responsen på fôret og er spesifikk for hver enkelt art. Hos stor atlantisk laks er den gjerne mellom 1,1-1,5. Den er ofte korrelert til totalt fettinnhold i atlantisk laks. Fisk som ikke spiser, eller som har lav appetitt kan ha kondisjonsfaktor på f.eks 0,6. Kondisjonsfaktor øker med økende vekt. Den avtar vanligvis under lys-indusert smoltifisering hvor fisken spiser lite men øker stort i lengdevekst.

$$5) \text{ SGR} = \frac{\ln V2 - \ln V1}{\text{dager}} \times 100$$

**Spesifikk vekstrate** (SGR) 5) er av de mest brukte mål på tilvekst og kalles spesifikk vekstrate. Den angis ofte som % daglig tilvekst, men det er ikke matematisk korrekt. SGR i 5) angir endringen i logaritmen til vekt per tidsenhet ganger 100. Se 6) under for korrekt formel. Man skal alltid oppgi formelen når man angir vekst så leserne vet om en bruker formel 5) eller 6). Svært mange publikasjoner bruker 5). Ln angir den naturlige logaritmen, dvs. en logaritme med grunntall e. V1: Startvekt, V2: Sluttvekt. SGR varierer både med størrelsen på fisken og temperatur. SGR kan regnes ut med totalt antall dager eller dager med fôring.

$$6) \text{ SGR}^* = 100 (e^{\text{SGR}} - 1)$$

SGR\* angir % vektøkning per tidsenhet (dager). Formelen bruker Eulers tall (e ~ 2,71281828) opphøyet i SGR fra formel 5) minus 1. En multipliserer med 100 for å få %. Feilen i tallverdi man får ved å bruke formel 5) i stedet for 6) er liten ved lav vekst, men er stor ved rask daglig tilvekst som hos yngel.

Forventet % daglig tilvekst, SGR\*, hos fisk er generelt høyest i larvestadiet og synker etter hvert som fisken blir større. Veksten vil også avta ved synkende temperaturer. I Norge har laks under startfôring ofte en daglig tilvekst omkring 5%. Ved 10 °C vil SGR\* være 1,8 for en 100g fisk, 1,0 for en 1 kg fisk, og 0,4 for en 5 kg fisk. De samme verdiene ved 5 °C vil være henholdsvis i området 0,9, 0,5 og 0,2.

Thermal Growth Coefficient (TGC) 7), kalles også **Vekstfaktor 3** (VF3) da man opphøyer vekten i 1/3. TGC er relativt uavhengig av fiskestørrelse og temperatur og er ofte et bedre målingsverktøy for vekst. Sum døgngader er gjennomsnittstemperatur ganget med antall dager. Man skal være skeptisk til TGC verdier for yngel (< ~5 g) og svært stor fisk (> ~6 kg) og forhold som er utenfor laksens vanlige temperatur-områder (4-16 °C) for vekst.

For atlantisk laks i sjøvann ligger TGC vanligvis i området 2,7-3,5 over hele sjøvannsperioden mens den i små fisk i ferskvannsfasen kan være i overkant av 1,0. TGC er vanligvis noe høyere i Nord-Norge enn i Sør-Norge for en utsatt generasjon. V1: Startvekt (g), V2: Sluttvekt (g). Bruker man kg i stedet for gram multipliserer man med 10 000.

$$7) \text{ TGC} = \frac{V2^{1/3} - V1^{1/3}}{\text{Sum døgngader}} \times 1000$$



**Fôrfaktor** (Feed Conversion Ratio: FCR) 8) er et mål på hvor effektivt fisken utnytter fôret uttrykt som hvor mange kilo fôr fisken trenger for å vokse ett kilo. Her måles nøyaktig hvor mye fôr fisken har spist, og død fisk, og fisk tatt ut til prøve legges til i regnestykket for å justere for vektøkningen. Eventuell død fisk må legges til i formelen for vektøkning. Fôrfaktor målt ved ulike temperaturer kan ikke sammenlignes. Slike forsøk kan imidlertid bare gjennomføres i kontrollerte karforsøk hvor man har egne installasjoner for å samle opp fôr som ikke er spist. I kommersiell sammenheng benytter man derfor forenklinger hvor man ikke inkluderer overskuddsfôr i beregningene. Her forventes det at oppdrettere har såpass god kontroll med utfôring at overskuddet blir så lite som mulig. I **biologisk fôrfaktor**,  $FCR_{bio}$  9) måler man ikke overskuddsfôr, men man måler all fisk, også tapt biomasse med dødfisk og fisk tatt ut til prøve. Dersom man ikke vet vekten på dødfisk, men kun antall døde fisk bruker man gjennomsnittsvikt av fisk midt i perioden som et estimat. **Økonomisk fôrfaktor**,  $FCR_{eco}$  10) måler ikke overskuddsfôr eller dødfisk. Dette er derfor en faktor som sier noe om fortjenesten til oppdretter i praktisk oppdrett.  $FCR_{bio}$  rundvekt for atlantisk laks i hele sjøvannsperioden ligger i området 1,1 – 1,2, mens  $FCR_e$  for sløyd vekt er omkring 1,5.

$$8) \text{ Fôrfaktor (FCR)} = \frac{\text{Total mengde fôr gitt-fôringsoverskudd(kg)}}{\text{Vektøkning+eventuell død fisk (kg)}}$$

$$9) \text{ Biologisk fôrfaktor (FCR}_{bio}) = \frac{\text{Total mengde fôr gitt (kg)}}{\text{Vektøkning+eventuell død fisk (kg)}}$$

$$10) \text{ Økonomisk fôrfaktor (FCR}_{eco}) = \frac{\text{Total mengde fôr gitt (kg)}}{\text{Vektøkning (kg)}}$$

I noe litteratur oppgir man fôrfaktor som den inverse verdien  $1/FCR$ . Den kalles da **fôreffektivitet** (Feed efficiency, FE) og sier noe om hvor mye fôr som er nødvendig for å få en vektøkning på f.eks 1 kg.

$$11) \text{ Fôreffektivitet (FE, \%)} = \frac{\text{Vektøkning (kg)}}{\text{Total mengde fôr gitt (kg)}} \times 100$$

**Proteinutnyttelse** 12) måles som proteinretensjon (protein retention: PR). Fisken skiller ut nitrogen fra overskudd av protein når aminosyreprofilen i fôret er ubalansert i forhold til behov. Lavt nitrogenutslipp er et tegn på god proteinutnyttelse. Dette er viktig for at fôret skal bli kostnadseffektivt (protein er et dyrt næringsstoff) og for å redusere nitrogenbelastningen på miljø eller biofilter i RAS-anlegg.

$$12) \text{ Proteinutnyttelse (PR, \%)} = \frac{\text{protein i tilvekst (g)}}{\text{proteininntak (g)}} \times 100$$

**Proteineffektivitets ratio** 13) (Protein Efficiency Ratio, PER) måler fôrets evne til å fremme vekst. **Netto proteinutnyttelse** 14) (NPU) gir informasjon om hvor mye aminosyrer fra fôret som er omgjort til protein, sammenlignet med hvor mye fisken har spist. PER og NPU er ofte viktige data i utvikling av kostnadseffektive og miljøvennlige fôr.

$$13) \text{ Proteineffektivitets ratio (PER)} = \frac{\text{Vektøkning (g)}}{\text{Proteininntak (g)}}$$

$$14) \text{ Netto-proteinutnyttelse (NPU)} = \frac{\text{Avleiret Nitrogen}}{\text{Nitrogen-opptak}}$$

## 13.5 LITTERATUR

### 13.5.1 Anbefalt litteratur

Databaser med data for fordøyelighet av råvarer.

[www.iaffd.com](http://www.iaffd.com)

[www.fao.org/fishery/affris/feed-resources-database/en/](http://www.fao.org/fishery/affris/feed-resources-database/en/)

[www.ars.usda.gov/pacific-west-area/aberdeen-id/small-grains-and-potato-germplasm-research/docs/fish-ingredient-database/](http://www.ars.usda.gov/pacific-west-area/aberdeen-id/small-grains-and-potato-germplasm-research/docs/fish-ingredient-database/)

<https://feedipedia.org/>

Birkett S and de Lange K. 2001a. Limitations of conventional models and a conceptual framework for a nutrient flow representation of energy utilization by animals. *Brit J Nutr.* 86, 647. [doi.org/10.1079/BJN2001441](https://doi.org/10.1079/BJN2001441)

Birkett S and de Lange K. 2001b. A computational framework for a nutrient flow representation of energy utilization by growing monogastric animals. *Brit J Nutr.* 86, 661. [doi.org/10.1079/BJN2001441](https://doi.org/10.1079/BJN2001441)

Bureau DP and Hua K, 2008. Models of nutrient utilization by fish and potential applications for fish culture operations. *Math Mod Anim Nutr*, pp.442-461. [doi.org/10.1079/9781845933548.0442](https://doi.org/10.1079/9781845933548.0442)

Cho CY and Kaushik SJ. 1990. Nutritional energetics in fish: Energy and protein utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *World Rev Nutr Diatet*, 61, 132e172. [doi.org/10.1159/000417529](https://doi.org/10.1159/000417529)

Dumas A, France J, Bureau D. 2010. Modelling growth and body composition in fish nutrition: where have we been and where are we going? *Aquacult Res* 41, 161. [doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02323.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02323.x)

Glencross BD, Miller M, Araujo BC, Walker SP, Symonds JE. 2022. Development of a nutrient-demand model for king salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) to predict dietary macronutrient and amino acid requirements across the grow-out production phase. *Aquaculture* 561, 738623. [doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738623](https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738623)

Kaushik SJ, Scharma JW. 2022. Bioenergetics, 17-55 In: *Fish Nutrition 4th ed* (Hardy R and Kaushik S, eds). Elsevier, London. ISBN: 9780128195871

National Research Council (NRC). 2011. Nutritional requirement of fish and shrimp. National Academy Press, Washington, DC. ISBN: 978-0-309-47322-4

Overturf K and Hardy RW. 2001. Myosin expression levels in trout muscle: a new method for monitoring specific growth rates for rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) on varied planes of nutrition. *Aquacult Res* 32, 315. [doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00582.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00582.x)

Rubner M. 1883. The calculated values of the principal organic foodstuffs in animals. *Z Biol*, 9, 313.

Snekker K. 2003a. A short history of nutritional science: Part 1 (1785-1885). *J Nutr*, 133, 638. [doi.org/10.1093/jn/133.3.638](https://doi.org/10.1093/jn/133.3.638)

Snekker K. 2003b. A short history of nutritional science: Part 2 (1885-1912). *J. Nutr*, 133, 975. [doi.org/10.1093/jn/133.4.975](https://doi.org/10.1093/jn/133.4.975)

Aas TS, Ytrestøyl T and Åsgård T. 2020. Utnyttelse av fôrressurser i norsk oppdrett av laks og regnbueørret i 2020. Faglig sluttrapport. Nofima rapportserie 2/2022. <https://nofima.brage.unit.no/nofima-xmlui/handle/11250/2977260>

### 13.5.2. Referanser til figurer og tabeller

Bergheim A and Åsgård T. 1996. Waste production from aquaculture. In DJ Baird, MCM Beveridge, LA Kelly, JF Muir (eds). Aquaculture and water resource management. 50-80. Oxford: Blackwell Science. [ISBN-13, 978-0632039265](#)

Bureau, D.P, P.A. Azevedo, and C.Y. Cho. 1999 Growth and nutrient deposition as a function of feeding level in salmonides. In International Workshop on Fish Nutrition and Growth, Wuhan, Hubei, China

National Research Council (NRC) 2011. Nutrient Requirements of Fish and Shrimp. Washington, DC: The National Academies Press. [doi.org/10.17226/13039](https://doi.org/10.17226/13039).

Waagbø R, Espe M, Hamre K og Lie Ø. 2001. Fiskeernæring, Kystnæringen Forlag og Bokklubb AS, [ISBN 978827595020](#)

### ILLUSTRASJONER OG FIGURER

Samtlige illustrasjoner og figurer er av Knut Gangåssæter, Doghouse. Eventuelle copyright-rettigheter og eierskap beholdes uten avkortning.

